

select directly from natural stands. As JOKELA (1966) noted, formal clonal testing may not be essential for evaluating juvenile resistance to rust. The moderate genetic correlation between foliation date and growth suggests that selection for early foliation may be profitable. Data from a clonal test (WILCOX and FARMER 1967) also support this conclusion. The relationship may be particularly important on droughty sites where early spring increment is the main component of growth.

Test data on inheritance of foliation dates are important from other viewpoints. First, the rather strong regression of half-sib progeny means over parent values indicates that a clonal seed orchard from field selections may be used to produce seedlings with highly predictable phenology. Second, the combination of wide variation and strong genetic control observed in this and other studies (FARMER 1966, WILCOX and FARMER 1967) suggests the existence of phenological divisions within the breeding population in the lower Mississippi Valley. Trees which for genetic reasons flower early in the season may never cross with late-flowering trees even though they are in the same stand. This breeding pattern may also affect the population structure with respect to other characters.

Since a relatively small amount of variance was associated with family differences in growth and fiber length, response to selection for these characters will be much less than for the others. This is further demonstrated by the fact that field selection of parents for growth was completely ineffective in terms of juvenile progeny performance. While selection from a test population will be more effective than field selection, appreciable year-to-year changes of family rankings in this test and of clone rankings in others (WILCOX and FARMER 1967) accentuate the need for sensitive long-term evaluation of growth.

The positive genetic correlation between growth and fiber length is similar quantitatively to that reported by FARMER and WILCOX (1966) and indicates that in the test population fiber length will respond positively to selection for diameter. However, this correlation has not been observed in preliminary clonal tests (FARMER and WILCOX 1968). Correlation coefficients for specific gravity X growth are too low to be of practical significance, as has been observed previously (FARMER and WILCOX 1966, FARMER and WILCOX 1968).

The effect of the 9 X 9 lattice design was similar to that observed in a clonal test with a triple lattice design (FARMER and WILCOX 1968). The greatest increase in efficiency over randomized blocks was observed in parameters of growth.

Literature Cited

- COCHRAN, W. G., and COX, G. M.: Experimental designs, 611 pp. 2nd Ed., New York: John Wiley and Sons, Inc. (1957). — FARMER, R. E., Jr.: Variation in time of flowering and seed dispersal of eastern cottonwood in the lower Mississippi Valley. *Forest Sci.* 12: 343–347 (1966). — FARMER, R. E., Jr., and WILCOX, J. R.: Variation in juvenile growth and wood properties in half-sib cottonwood families. In: Joint Proc., Second Genetics Workshop of the Soc. Amer. Forest. and the Seventh Lake States Forest Tree Impr. Conf. 1965, pp. 1–4. U. S. Dep. Agr. Forest Serv. Res. Pap. NC-6, 110 pp. North Central Forest Exp. Sta., St. Paul, Minn. (1966). — FARMER, R. E., Jr. and WILCOX, J. R.: Preliminary testing of eastern cottonwood clones. *Theoretical and Applied Genetics* 38: 197–201 (1968). — JOKELA, J. J.: Incidence and heritability of *Melampsora* rust in *Populus deltoides* BARTR. In: Breeding pest-resistant trees. 1st Ed., pp. 111–117. New York: Pergamon Press (1966). — SMITH, D. M.: Maximum moisture content method for determining specific gravity of small wood samples. U. S. Dep. Agr. Forest Serv. Forest Prod. Lab. Rep. 2014, 8 pp. (1954). — WILCOX, J. R., and FARMER, R. E., Jr.: Variation and inheritance of juvenile characters of eastern cottonwood. *Silvae Genetica* 16: 162–165 (1967).

Untersuchungen zur Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen in Pflanzenbeständen

IV. Probleme der optimalen Parzellengröße in Feldversuchen

Von M. HÜHN*)

a) Einleitung:

Bei Feldversuchen, wo man die einzelnen zu prüfenden „Sorten“ meist parzellenweise auspflanzt und wo bei der Weiter- und Gesamtverrechnung oft nur die Parzellenmittelwerte benutzt werden, spielt die Frage nach der optimalen Form und Größe der Parzellen eine große Rolle.

„Feldversuche mit „Sorten“ o. dgl. von Pflanzenarten müssen die Verhältnisse in geschlossenen Pflanzenbeständen simulieren, wenn ihr Ziel ein Ertragsvergleich der Sorten ist, die im betreffenden Versuch durch repräsentative Stichproben vertreten sind. Das ist nicht bei allen Feldversuchen der Fall, denn oft gilt es, Zuchtwerte, Kombinationseignungen u. ä. von Individuen, Linien u. a. zu prüfen. Dabei werden meist Familien von Vollgeschwistern, Halbgeschwistern oder Individuen anderer Verwandtschaftsgrade verwendet, die speziell für Versuchszwecke hergestellt wurden, jedoch nicht für eine direkte prakti-

sche Verwendung bestimmt sind“ (STERN 1968). Bei unseren folgenden Konkurrenzbetrachtungen sollen aber nur die Probleme bei Versuchen des erstgenannten Typs untersucht werden. Hierher gehören also auch z. B. die aus der Sicht der Forstpflanzenzüchtung besonders interessierenden Provenienzversuche.

Die Frage nach der optimalen Versuchseinheit stand schon früh — sowohl aus biologischen und versuchstechnischen als auch ökonomischen Erwägungen — im Mittelpunkt des Interesses (KIESELBACH 1917 und 1923; STRAND 1956; WRIGHT und FREELAND 1958; HANSON, BRIM und HINSON 1961; FREESE 1961; CONKLE 1963; FLETCHER, HOWELL und FAULKNER 1967; SCHUTZ und BRIM 1967; STERN 1968).

„In Versuchen mit ein- oder mehrjährigen Kulturpflanzen der Landwirtschaft oder des Gartenbaues kann man in der Regel schon bei Versuchspartellen von wenigen Quadratmetern Größe annehmen, daß sie die in geschlossenen Reinbeständen der Sorten zu erwartenden Verhältnisse hinreichend genau widerspiegeln. Allenfalls sind hier die Partellenränder als Fehlerquellen interessant, an denen Nachbarschaftseffekte oder Randwirkungen ent-

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

stehen, oder wie man es sonst genannt hat. Ursache dieser Fehlermöglichkeiten ist in allen Fällen die an den Parzellenrändern andersartige Konkurrenzsituation: während im Parzelleninneren jede Pflanze mit anderen der gleichen Sorte konkurriert, konkurrieren die Randpflanzen auch mit Pflanzen der auf den Nachbarparzellen stehenden Sorten. Der Grad der Verzerrung des Ertrags von kleineren Parzellen gegenüber einem Ausschnitt aus einem Reinbestand hängt von der Größe der Parzellen und den genetisch bedingten Differenzen zwischen den Konkurrenzigenschaften im Versuch benachbarter Sorten ab. In forstlichen Versuchen ist es üblich, durch Isolierstreifen aus sorteneigenem Material für den Parzellenkern Verhältnisse zu schaffen, die denen eines Ausschnitts aus einem größeren Reinbestand der betreffenden Sorten entsprechen“ (STERN 1968).

Diese Probleme spielen eine große Rolle bei Nachkommenschaftsprüfungen, wo ja benachbarte Parzellen, die verschiedene „Sorten“, z. B. verschiedene Verwandte, enthalten, in Konkurrenz treten. Die Aussagekraft solcher Nachkommenschaftsprüfungen anhand von Parzellenmitteln gilt natürlich nur solange, als Konkurrenz innerhalb der Parzellen (Familien) vorherrscht. Versuche mit kleinen Parzellen haben daher nur eine begrenzte Laufzeit, da mit zunehmendem Bestandesalter und damit abnehmender Stammzahl auf den Parzellen der Anteil an Konkurrenten aus anderen Familien zunimmt. Wegen der mit zunehmender Parzellengröße steigenden Kosten und wegen des besseren Ausgleichs der Bodenheterogenität durch viele kleine Parzellen, ist man bei Versuchen der Land- und Forstwirtschaft bemüht, die Parzellen so klein wie möglich zu halten.

Gegen die Verwendung von möglichst kleinen Parzellen spricht natürlich die Erhöhung der Zahl der nötigen Isolierstreifen zur Herabsetzung des Einflusses von Außenkonkurrenz. Gegen zu kleine Parzellen sprechen aber auch noch andere Gründe: „So stellt jede Baumgruppe eine Gruppe durch Konkurrenz interkorrelierter Individuen dar. Die Meßwerte für die einzelnen Bäume sind also nicht voneinander unabhängig, sondern durch Konkurrenz korreliert. Der hieraus resultierende Beurteilungsfehler ist noch nicht hinreichend untersucht. Bei kleinen Parzellen ist also nicht nur die Konkurrenz nach außen, sondern auch die Innenkonkurrenz selbst eine Fehlerursache“ (STERN 1969). — Bei allen folgenden Untersuchungen zur optimalen Parzellengröße soll stets nur von dieser Innenkonkurrenz die Rede sein; d. h. wir nehmen an, daß eine Ausschaltung des Einflusses von Außenkonkurrenz — z. B. durch Isolierstreifen — vorliegt. Es sollen also nur die Verhältnisse in den „Parzellenkernen“ untersucht werden. Alle Fragen, die die praktische Durchführbarkeit und die finanzielle Seite dieser Isolierstreifen betreffen, bleiben außer Betracht.

Weiter wollen wir für den zu untersuchenden Pflanzenbestand eine regelmäßige Verteilung der Pflanzen annehmen. Die Folge hiervon ist, daß die Dichtstandsvariation entfällt, und daß nur Boden- und Konkurrenzkorrelationen übrigbleiben.

In älteren Pflanzenbeständen ist die Verteilung der Pflanzen aber nie regelmäßig, und man hat daher versucht, Näherungen zu finden, die eine Aufteilung der Variationsursachen ermöglichen (BROWN 1965, KENNEL 1966, NEWNHAM 1966, JACK 1967, MEAD 1967, SAKAI und MUKAIDE 1967, STERN 1966 und 1968).

Viele dieser Verfahren basieren auf der Gültigkeit der „empirischen Regel“ von F. SMITH. SMITH (1938) war einer

der ersten, der sich mit der Frage nach der optimalen Form und Größe der Parzellen beschäftigte. Er fand, daß die Parzellenform keinen so sehr entscheidenden Einfluß besitzt und daß der Zusammenhang zwischen der Gesamtvarianz V_0 und der Varianz der Parzellenmittel V_n in den meisten Fällen sehr gut durch folgende Formel beschrieben werden kann:

$$V_n = \frac{V_0}{n^b} \quad (1)$$

Dabei ist n die Pflanzenzahl pro Parzelle und b ein empirisch zu bestimmender Parameter. — Die meisten der in landwirtschaftlichen Versuchen berechneten b -Werte liegen zwischen 0,2 und 0,8.

Pflanzen der gleichen Parzelle sind nicht voneinander unabhängig, sondern können aus vielerlei Gründen korreliert sein, z. B. positiv korreliert durch ähnliche Bodenverhältnisse, negativ korreliert durch Konkurrenz usw. Der Elimination dieser Abhängigkeiten, dieses „Fehlers“, dient der F. SMITH'sche Exponent b , der also eine teilweise Berücksichtigung dieser Korrelationen zwischen den Meßwerten einer Parzelle erlaubt.

Aus (1) folgt nach logarithmischer Transformation

$$\log V_n = \log V_0 - b \cdot \log n \quad (2)$$

D. h.: In einem doppelt-logarithmischen Netz hängt die Varianz der Parzellenmittel linear von der Pflanzenzahl pro Parzelle ab.

Auch theoretische Untersuchungen — besonders die Arbeiten von WHITTLE (1954 und 1956) — beschäftigen sich mit der Frage, wie diese b -Werte aus theoretischen Annahmen über die möglichen Kovarianzfunktionen zu verstehen und abzuleiten sind.

Eine ausführliche Diskussion von (1) gibt MATÉRN (1960), der nachwies, daß (1) für eine große Reihe von isotropen Kovarianzfunktionen eine asymptotische Gültigkeit besitzt. Allerdings bestätigen diese Untersuchungen von MATÉRN nicht die SMITH'sche Annahme der Unabhängigkeit von der Parzellenform.

Die Berücksichtigung von Bodenheterogenitäten durch den Exponenten b (der ja nach (2) ein Regressionskoeffizient ist) hat sich in vielen Versuchen als gültig erwiesen: Denn in Versuchen, in denen die Ergebnisse nicht durch Konkurrenz beeinflusst waren (entweder weil sie vor Eintritt der Konkurrenz gemessen waren oder aber Parzellen hatten, die ausreichten, um Konkurrenzeffekte vernachlässigen zu können), konnte man den Einfluß der Bodenkorrelationen untersuchen, und man fand fast immer die Gültigkeit von (1). — Es ist aber in der Praxis nicht möglich, den Einfluß der Konkurrenzkorrelationen unabhängig von den beiden anderen Korrelationsursachen — der Dichtstands- und Bodenvariation — zu untersuchen. Daher werden wir unsere folgenden Überlegungen zur Einschätzung von Konkurrenzeffekten durch theoretische Betrachtungen an Beständen mit Konkurrenz — aber ohne Dichtstands- und Bodenvariation — durchführen; d. h. wir nehmen wieder an, daß die Umweltkomponente nur die aus Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen bedingten Anteile enthält.

Die Untersuchungen von SHRIKHANDE (1957), SAKAI und HATAKEYAMA (1963), FREEMAN (1963), SAKAI und MUKAIDE (1967) und RIVES (1969) beruhen auf der Gültigkeit von (1). Für die Beurteilung dieser Ergebnisse ist es also von entscheidender Bedeutung, ob und eine wie gute Näherung die Formel (1) bei existierenden Konkurrenzeffekten ist. Diese Frage ist jedoch nicht so einfach zu entscheiden, da die Kovarianz in Parzellen bei Vorliegen von Konkurrenz eine

etwas kompliziertere Form hat. Es gibt dann nämlich (wie in HÜHN 1970, Teil III ausgeführt wurde) verschiedene Korrelationskomponenten: Einmal sind direkt benachbarte Pflanzen negativ (oder positiv, je nach der Korrelation zwischen den beiden Konkurrenzmerkmalen; siehe hierzu: HÜHN 1970, Teil III) korreliert; diese Konkurrenz resultiert also in einem negativen (positiven) Kovarianzterm, während Pflanzen, die gemeinsame Konkurrenten haben, stets positiv korreliert sind. Allerdings ist diese Kovarianz meistens wesentlich kleiner und der negative (positive) erste Teil überwiegt (siehe auch hierzu: HÜHN 1970, Teil III).

Anhand von achtzehn Versuchsflächen mit Kiefern und Fichten versuchen STERN (1968) und MUHS (1968), Aussagen über Konkurrenzeffekte und daraus abzuleitende optimale Parzellengrößen zu machen, indem sie die Entwicklung und Abhängigkeit der Intraklasskorrelationen von Alter und Parzellengröße betrachten und interpretieren. Da diese experimentell festgestellten Korrelationen Bruttoresultate aus vielen wirkenden Korrelationsursachen sind, ist es nicht zu verwundern, daß die verschiedenartigsten Verhältnisse beobachtet werden und daß keine eindeutigen Gesetzmäßigkeiten abgeleitet werden können. Eine Verringerung dieses breiten Spielraumes für subjektive Interpretationen ist nur durch eine genauere Kenntnis der genetischen Konkurrenz-Parameter möglich. Korrelationskoeffizienten alleine sind dazu völlig ungenügend, da derselbe Korrelationskoeffizient bei völlig verschiedenen genetischen Parametern auftreten kann, so daß Rückschlüsse auf diese kaum möglich sind (HÜHN 1970, Teil III).

In den folgenden Untersuchungen sollen Aussagen über optimale Parzellengrößen bei Vorliegen von Konkurrenzeffekten abgeleitet werden. Da sich in vielen Versuchen — auch bei Konkurrenz als Korrelationsursache, wie die Simulationsuntersuchungen von SINGH (1967) ergaben — quadratische Parzellen als die günstigsten erwiesen haben, sollen im Folgenden keine Betrachtungen über optimale Parzellenformen mehr angestellt werden. Bei allen Untersuchungen sind also stets quadratische Parzellen vorausgesetzt.

Die beiden Hauptfragen, die untersucht werden, sind:

- 1) Gilt das Gesetz von F. SMITH bei Konkurrenz als Korrelationsursache?
- 2) Welche Parzellengröße ist bei gegebener Konkurrenzsituation optimal?

Nach einer früheren Vermutung von STERN (mündliche Mitteilung) gilt das SMITH'sche Gesetz auch bei Konkurrenz, und es ist:

- $b < 1$: bei überwiegender Bodenkorelation,
 $b = 1$: wenn weder Konkurrenz- noch Bodeneffekte da sind oder sie sich zu Null addieren und
 $b > 1$: bei überwiegender Konkurrenzkorrelation.

Diese Vermutung wird untersucht, präzisiert und geklärt.

Wie in den ersten drei Arbeiten (HÜHN 1969, HÜHN 1970 Teil II, HÜHN 1970 Teil III) beschränken wir uns auf den einfachsten Fall: ein Locus mit zwei Allelen und nehmen wieder an, daß zur Beschreibung der Konkurrenzigenschaften einer Population jeder Genotyp X zwei Merkmale besitzt: Konkurrenzfähigkeit F_X und Konkurrenzwirkung W_X , die beide wie normale quantitative Merkmale vererbt werden. Die Werte der drei Genotypen (mit den Häufigkeiten p^2 , $2pq$ und q^2) in den beiden Merkmalen F und W seien (jeweils bezogen auf die Homozygotenmittel): $(\gamma, \lambda, -\gamma)$ bzw. $(\delta, \mu, -\delta)$.

Allen folgenden Untersuchungen liegt wieder das schon in den vorhergehenden Arbeiten dieser Reihe benutzte — und dort ausführlich beschriebene — einfache Konkurrenz-

modell zugrunde:

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

Dabei ist P_X der phänotypische Wert der Pflanze X , die Summation $i(X)$ läuft über die Nachbarn von X und e_X ist die Umweltabweichung (definiert als Abweichung des Beobachtungswertes P_X von seinem Erwartungswert aus F - und W -Effekten). Auf dieses Modell und die dazu notwendigen Definitionen und Voraussetzungen wird aus diesen Gründen hier nicht noch einmal eingegangen (siehe hierzu: HÜHN 1970, Teil II).

Um die Effekte der Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen — um deren Einschätzung es uns hier alleine geht — untersuchen zu können, nehmen wir zunächst an, daß Konkurrenzeinflüsse der Nachbarn die einzigen Umwelteinwirkungen auf eine Pflanze sind, d. h. wir nehmen an, daß die e -Effekte zunächst einmal vernachlässigbar sind oder aber ihre Wirkungen sich aufheben oder sie für die folgenden Varianz- und Parzellengrößenuntersuchungen ohne besondere Bedeutung und Einfluß sind.

Die Dominanzgrade in den beiden Merkmalen F und W werden mit $x = \lambda : \gamma$ und $y = \mu : \delta$ und der Quotient der Homozygotenwerte mit $z = \gamma : \delta$ bezeichnet. Weiter wird zur Abkürzung gesetzt:

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

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

Für die Bedeutung und Anwendung dieser „Verzerrungsfaktoren“ κ_0 und κ_1 (für die im Spezialfall $x = y$ gleicher Dominanzgrade in den beiden Merkmalen F und W gilt: $\kappa_0 = \kappa_1 = 1$) siehe HÜHN 1970, Teil II und HÜHN 1970, Teil III.

Wenn in dieser Arbeit von Parzellengröße und optimaler Parzellengröße gesprochen wird, so soll dabei als Parzellengrößenmaß stets die Anzahl Pflanzen pro Parzelle gemeint sein nicht aber die Parzellenfläche in Quadratmetern. Wir setzen also einen Pflanzenbestand mit bestimmtem konstantem Pflanzenabstand d voraus und fragen in diesem Bestand nach der optimalen Parzellengröße, d. h. nach der optimalen Anzahl Pflanzen pro Parzelle.

Die scheinbar verlorengegangene Abhängigkeit der Ergebnisse und Überlegungen aller bisherigen Untersuchungen der Publikationsreihe: „Untersuchungen zur Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen in Pflanzenbeständen“ von dieser Pflanzweite d steckt implizite in den Parametern — z. B. δ und μ , die Funktionen von d sind ($\delta = \delta(d)$ und $\mu = \mu(d)$). Für ein bestimmtes festes angenommenes d sind sie Konstante, und wir schreiben dann der kürzeren Schreibweise wegen stets nur δ und μ .

Auf diese Zusammenhänge mit der Pflanzweite soll in einer späteren Arbeit eingegangen werden*).

b) Konkurrenz und Gesetz von F. SMITH:

Diese Zusammenhänge wurden zunächst in Modellpopulationen mittels Simulationsstudien untersucht. (Über die Erzeugung solcher Modellpopulationen und die Technik von Simulationsuntersuchungen dieser Art siehe HÜHN 1970, Teil II).

Zur Demonstration der Abhängigkeit der Varianz der Parzellenmittel (bei den verschiedenen Parzellengrößen 1×1 bis 10×10) von den Parametern γ , λ , δ , μ und der Genhäufigkeit p sind in den ersten elf Spalten der Tabelle 1 die numerischen Werte dieser Varianzen (jeweils in % der Gesamtvarianz V_0) von einigen simulierten Popula-

* Da wir uns hier nur für die optimale Größe der Versuchspartellen, nicht aber für die Frage nach deren notwendigen Anzahl interessieren, nehmen wir an, daß der untersuchte Bestand „genügend groß“ ist, so daß jeweils „genügend viele“ Partellen vorhanden sind.

Tabelle 1.

Varianz der Parzellenmittel		Population	(V ₀) _{empir.}	b _{empir.}	b _{theor.}
2 x 2	23,15	p=0,3; γ=20; δ=30 λ = 0; μ = 15	2799,14	0,76	0,75
2 x 3	16,67	p=0,3; γ=30; δ=5 λ = μ = 0	411,34	1,44	1,43
2 x 4	12,27	p=0,3; γ=10; δ=30 λ = 5; μ = 0	1646,94	0,79	0,78
2 x 5	9,91	p=0,3; γ=30; δ=30 λ = μ = 0	1854,11	0,95	0,93
2 x 6	8,01	p=0,3; γ=30; δ=20 λ = μ = 0	1028,80	1,12	1,10
2 x 7	6,61	p=0,3; γ=5; δ=20 λ = 7,5; μ = 30	2519,11	0,80	0,75
2 x 8	5,21	p=0,3; γ=30; δ=10 λ = μ = 0	533,82	1,65	1,63
2 x 9	4,01	p=0,3; γ=30; δ=5 λ = 30; μ = 2,5	993,77	1,28	1,31
2 x 10	3,15	p=0,3; γ=10; δ=30 λ = 10; μ = 30	3854,55	0,79	0,76
3 x 3	18,67	p=0,3; γ=20; δ=10 λ = 20; μ = 10	852,64	1,34	1,28
3 x 4	14,42	p=0,3; γ=10; δ=20 λ = 15; μ = 30	2496,28	0,85	0,80
3 x 5	10,28	p=0,4; γ=5; δ=30 λ = 7,5; μ = 30	3409,65	0,75	0,74
3 x 6	8,01	p=0,4; γ=20; δ=30 λ = 10; μ = 45	5430,45	0,77	0,78
3 x 7	6,61	p=0,4; γ=30; δ=5 λ = 15; μ = 7,5	680,73	1,52	1,48
3 x 8	5,21	p=0,4; γ=10; δ=20 λ = 5; μ = 10	1224,09	0,73	0,80
3 x 9	4,01	p=0,4; γ=30; δ=5 λ = 15; μ = 2,5	636,22	1,49	1,43
3 x 10	3,15	p=0,4; γ=5; δ=5 λ = 5; μ = 0	74,46	0,96	1,00
4 x 4	12,27	p=0,4; γ=20; δ=10; λ = 30; μ = 15	996,79	1,28	1,28
4 x 5	9,91	p=0,5; γ=30; δ=5 λ = 30; μ = 7,5	799,31	1,62	1,50
4 x 6	8,01	p=0,5; γ=30; δ=30 λ = 15; μ = 15	2704,67	0,96	0,93

Varianz der Parzellenmittel		Population	(V ₀) _{empir.}	b _{empir.}	b _{theor.}
2 x 2	10,98	p=0,5; γ=20; δ=5 λ = 30; μ = 2,5	493,52	1,34	1,34
2 x 3	5,12	p=0,5; γ=30; δ=5 λ = μ = 0	505,35	1,46	1,43
2 x 4	1,71	p=0,5; γ=20; δ=30 λ = 0; μ = 30	2983,91	0,81	0,79
2 x 5	1,66	p=0,5; γ=5; δ=20 λ = 2,5; μ = 10	945,92	0,76	0,75
2 x 6	0,90	p=0,5; γ=30; δ=10 λ = μ = 0	656,42	1,68	1,63
2 x 7	0,39	p=0,5; γ=10; δ=20 λ = 15; μ = 30	1771,08	0,75	0,80
2 x 8	0,26	p=0,5; γ=30; δ=30 λ = μ = 0	2278,48	0,98	0,93
2 x 9	0,16	p=0,5; γ=10; δ=5 λ = 0; μ = 5	130,56	1,11	1,03
2 x 10	0,24	p=0,5; γ=30; δ=30 λ = 30; μ = 15	2797,57	0,90	0,97
3 x 3	12,04	p=0,5; γ=30; δ=20 λ = μ = 0	1263,90	1,14	1,10
3 x 4	18,40	p=0,5; γ=30; δ=20 λ = 30; μ = 30	2328,35	0,95	1,01
3 x 5	13,81	p=0,6; γ=5; δ=30 λ = 7,5; μ = 0	1702,35	0,76	0,72
3 x 6	8,41	p=0,6; γ=30; δ=5 λ = 0; μ = 5	490,39	1,14	1,22
3 x 7	5,93	p=0,6; γ=20; δ=5 λ = 30; μ = 7,5	372,84	1,64	1,71
3 x 8	3,74	p=0,6; γ=30; δ=10 λ = 45; μ = 5	926,17	1,36	1,31
3 x 9	2,97	p=0,6; γ=30; δ=30 λ = 45; μ = 30	2570,13	0,99	0,98
3 x 10	2,15	p=0,6; γ=30; δ=10 λ = 30; μ = 15	739,58	1,39	1,40
4 x 4	30,48	p=0,6; γ=10; δ=5 λ = 15; μ = 7,5	157,69	1,39	1,28
4 x 5	18,40	p=0,6; γ=10; δ=5 λ = 5; μ = 5	101,86	1,06	1,16
4 x 6	13,81	p=0,6; γ=30; δ=10 λ = 15; μ = 0	605,97	1,41	1,42

tionen zusammengefaßt. (Allerdings werden hierbei nur Populationen mit positiver Korrelation zwischen den beiden Konkurrenzmerkmalen F und W betrachtet.) Alle numerischen Werte der Tabelle 1 von Populationen mit $\lambda = \mu = 0$ sind Mittelwerte aus fünf Wiederholungen, d. h. für jede solche Parameterkombination wurden fünf unabhängige Modellpopulationen erzeugt und hierin die Varianz der Parzellenmittel (für die verschiedenen Parzellengrößen) und die b-Werte berechnet. Die so erhaltenen fünf Werte wurden dann jeweils gemittelt. Bei den größten Parzellen (10 × 10) liegt oft ein beträchtlicher Stichprobenfehler vor, denn bei dieser Parzellengröße erhält man aus

den 34 × 34 Matrizen (siehe: HÜHN 1970, Teil II) doch zu wenige voneinander unabhängige Parzellen zur Berechnung der Varianz der Parzellenmittel. Daher dürften auch die empirischen b-Werte bei Weglassen der größten Parzellen (ev. 9 × 9 und 10 × 10) eine noch bessere Übereinstimmung mit den theoretischen b-Werten zeigen als aus Tabelle 1 hervorgeht.

Ein Simulationsbeispiel für die durch Tabelle 1 dargestellten Abhängigkeiten zeigt Abbildung 1.

Trägt man diese Simulationsergebnisse in einem doppelt-logarithmischen Netz graphisch auf (und zwar V_{n^2} über n^2), so erhält man in fast allen Fällen in recht guter

Varianz der Parzellenmittel

Population	(V ₀) empir.	b _{empir.}	b _{theor.}
2 × 2	20,53	0,87	0,87
3 × 3	14,22	0,93	0,93
4 × 4	10,69	0,99	1,10
6 × 6	6,78	1,18	1,28
10 × 10	2,42	1,17	1,10
p=0,6; γ=20; δ=30 λ=30; μ=30	2202,25	0,87	0,87
p=0,6; γ=20; δ=20 λ=30; μ=30	1667,96	0,93	0,93
p=0,6; γ=30; δ=20 λ=15; μ=10	1170,72	0,99	1,10
p=0,6; γ=10; δ=5 λ=15; μ=7,5	154,76	1,18	1,28
p=0,7; γ=30; δ=20 λ=μ=0	1055,71	1,17	1,10
p=0,7; γ=20; δ=10 λ=30; μ=10	358,53	1,37	1,32
p=0,7; γ=20; δ=10 λ=10; μ=5	271,31	1,18	1,28
p=0,7; γ=30; δ=30 λ=μ=0	1891,59	1,01	0,93
p=0,7; γ=10; δ=10 λ=0; μ=5	162,73	1,09	0,95
p=0,7; γ=30; δ=10 λ=μ=0	551,86	1,67	1,63
p=0,7; γ=30; δ=10 λ=0; μ=15	592,24	1,06	0,98
p=0,7; γ=30; δ=5 λ=μ=0	424,46	1,47	1,43
p=0,7; γ=5; δ=30 λ=2,5; μ=0	1429,41	0,82	0,72
p=0,7; γ=5; δ=30 λ=5; μ=4,5	1544,23	0,83	0,72
p=0,7; γ=10; δ=10 λ=15; μ=5	178,93	0,77	0,90
p=0,7; γ=5; δ=10 λ=7,5; μ=5	144,73	0,65	0,79
p=0,9; γ=30; δ=20 λ=μ=0	461,36	1,18	1,10
p=0,9; γ=30; δ=30 λ=μ=0	826,11	1,02	0,93
p=0,9; γ=30; δ=5 λ=μ=0	185,95	1,47	1,43
p=0,9; γ=30; δ=10 λ=μ=0	241,52	1,66	1,63

erster Näherung gerade Linien. Das heißt aber, daß das Gesetz von F. SMITH auch bei Konkurrenz als Korrelationsursache annähernd gültig ist.

Kann man diese aus Simulationsuntersuchungen gezogene Folgerung nun auch aus unseren theoretischen Ansätzen ableiten und begründen? Und wenn ja, welche Werte nimmt der SMITH'sche Exponent b an? Zur Klärung dieser Fragen sind einige Vorbetrachtungen nötig:

Bezeichnet man mit

n^2 = Pflanzenzahl pro Parzelle (es werden stets quadratische Parzellen vorausgesetzt).

ρ = Intraklaßkorrelationskoeffizient

V_{n^2} = Varianz der Parzellenmittel (von Parzellen mit n^2 Pflanzen)

V_0 = Gesamtvarianz

r_a = Phänotypische Korrelation zwischen zwei direkten Nachbarn (siehe HÜHN 1970, Teil III)

r_b = Phänotypische Korrelation zwischen Pflanzen, die einen gemeinsamen Konkurrenten haben (siehe HÜHN 1970, Teil III).

r_d = Phänotypische Korrelation zwischen einer Pflanze und dem diagonal von ihr entfernt stehenden Nachbarn (siehe HÜHN 1970, Teil III).

so gilt die Beziehung (GHOSH 1949):

$$V_{n^2} = V_0 \cdot \frac{1 + (n^2 - 1) \rho}{n^2} \quad (3)$$

Den Intraklaßkorrelationskoeffizienten ρ aus (3) kann man als Funktion von n , r_a , r_b und r_d ausdrücken, denn er hängt ja allein von der Parzellengröße und den bestehenden Korrelationen ab. Man erhält ρ aus der Formel:

$$\rho = \frac{A r_a + B r_b + C r_d}{A + B + C + D} \quad (4)$$

Dabei ist

A = Anzahl der möglichen Paare direkter Nachbarn in einer Parzelle

B = Anzahl der möglichen Paare von Pflanze und übernächstem Nachbarn in einer Parzelle.

C = Anzahl der möglichen Paare von Pflanze und direktem diagonalem Nachbarn in einer Parzelle

D = Anzahl der weiter voneinander entfernten Paare von Pflanzen in einer Parzelle.

Durch einfache Überlegungen erhält man für diese Koeffizienten:

$$\begin{aligned} A &= 4n(n-1) \\ B &= 4n(n-2) \\ C &= 4(n-1)^2 \\ D &= n^2(n^2-1) - A - B - C \end{aligned} \quad (5)$$

Aus (4) und (5) folgt für den Intraklaßkorrelationskoeffizienten:

$$\rho = 4 \frac{n(n-1) r_a + n(n-2) r_b + (n-1)^2 r_d}{n^2(n^2-1)} \quad (6)$$

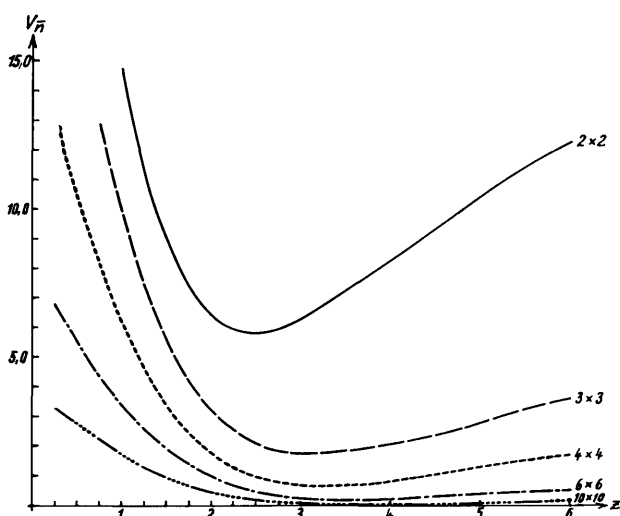


Abb. 1. — Abhängigkeit der Varianz der Parzellenmittel (V_{n^2}) bei verschiedenen Parzellengrößen (2×2 , 3×3 , 4×4 , 6×6 und 10×10) von z (Berechnet in % der Gesamtvarianz in simulierten Populationen mit $p = 0,3$; $\gamma = 30$; $\lambda = \mu = 0$ und positiver Korrelation der beiden Merkmale F und W).

und für

$$H(n) = \frac{V_{n^2}}{V_0} = \frac{1 + (n^2 - 1) \varrho}{n^2} \quad (7)$$

erhält man mittels (6):

$$H(n) = \frac{n^2 + 4(n(n-1)r_a + n(n-2)r_b + (n-1)^2r_d)}{n^4} \quad (8)$$

Im allgemeinen Fall beliebiger Dominanzgrade in F und W sind ϱ und $H(n)$ Funktionen von n, x, y, z und der Genhäufigkeit p , denn für die in (8) auftretenden Korrelationskoeffizienten gilt nach Formeln aus HÜHN (1970, Teil III):

$$r_a = \frac{-2\kappa_1^2 z}{z^2 + 4\kappa_0^2}; \quad r_b = \frac{\kappa_0^2}{z^2 + 4\kappa_0^2}; \quad r_d = \frac{2\kappa_0^2}{z^2 + 4\kappa_0^2}$$

und man erhält hiermit:

$$\varrho = 4 \frac{n^2(3\kappa_0^2 - 2\kappa_1^2 z) + 2n(\kappa_1^2 z - 3\kappa_0^2) + 2\kappa_0^2}{n^2(n^2 - 1)(z^2 + 4\kappa_0^2)} \quad (9)$$

$$H(n) = \frac{n^2(z^2 - 8\kappa_1^2 z + 16\kappa_0^2) + 8n(\kappa_1^2 z - 3\kappa_0^2) + 8\kappa_0^2}{n^4(z^2 + 4\kappa_0^2)} \quad (10)$$

Starke Vereinfachungen für (9) und (10) ergeben sich im Spezialfall ($x = y$) gleicher Dominanzgrade in den beiden Konkurrenzmerkmalen (und damit trivialerweise auch in dem interessierenden Fall rein additiver Genwirkung in F und W), denn dann gilt $\kappa_0 = \kappa_1 = 1$ und ϱ und H sind nur noch von n und z abhängig.

Verlauf und Eigenschaften der Funktionen $\varrho = \varrho(n, z, x, y, p)$ und $H = H(n, z, x, y, p)$ zeigen die Abbildungen 2

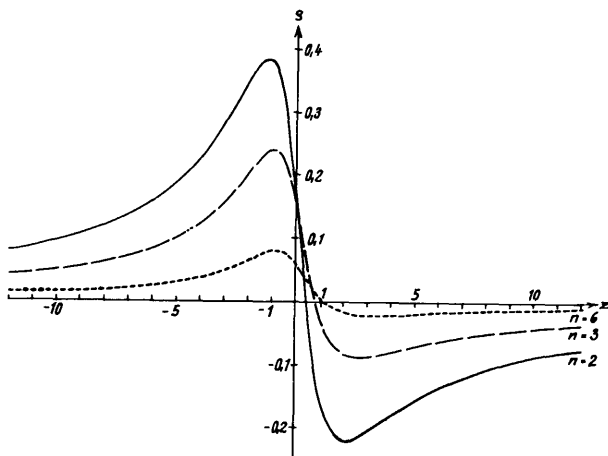


Abb. 2. — Graphische Darstellung der Abhängigkeit der Funktion $\varrho = \varrho(n, z, x, y, p)$ von z für $x = 0,25$; $y = 0,75$; $p = 0,8$ und $n = 2, 3$ und 6.

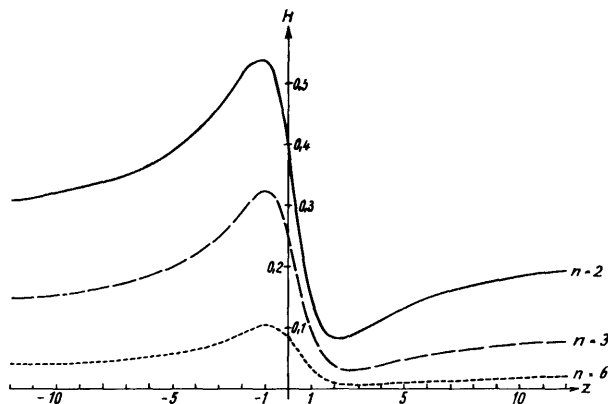


Abb. 3. — Graphische Darstellung der Abhängigkeit der Funktion $H = H(n, z, x, y, p)$ von z für $x = 0,25$; $y = 0,75$; $p = 0,8$ und $n = 2, 3$ und 6.

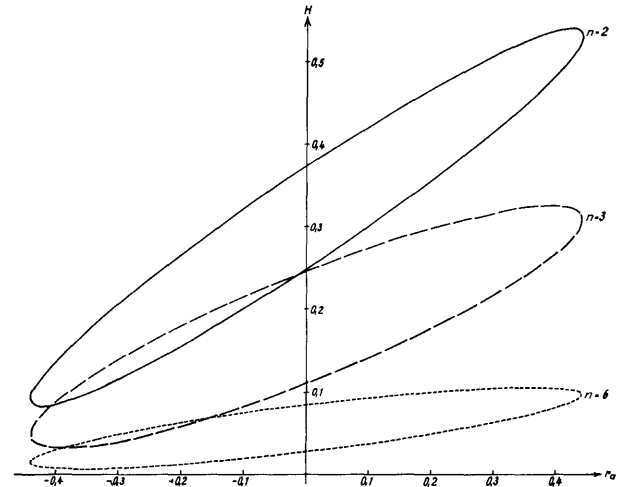


Abb. 4. — Graphische Darstellung der Abhängigkeit zwischen $H = H(n, z, x, y, p)$ und dem Konkurrenz-Korrelationskoeffizienten r_a zwischen direkten Nachbarn für $x = 0,25$; $y = 0,75$; $p = 0,8$ und $n = 2, 3$ und 6.

und 3 (bei vorgegebenen festen numerischen Werten für x, y und p). Abbildung 4 demonstriert (für dasselbe numerische Beispiel) den Zusammenhang von H — H ist ja die Varianz der Parzellenmittel in Einheiten der Gesamtvarianz — mit dem Konkurrenzkorrelationskoeffizienten zwischen direkten Nachbarn. Diese Abhängigkeit interessiert für die Beurteilung der Anwendbarkeit, der Aussagekraft und des Gültigkeitsbereiches der in der Konkurrenzliteratur sehr häufig benutzten phänotypischen Nachbar-Korrelationen (siehe hierzu: HÜHN 1970, Teil III).

Nach diesen Vorbereitungen wenden wir uns nun unserer ersten Hauptfrage zu: Gilt das Gesetz von F. SMITH bei Konkurrenz als Korrelationsursache und welche Werte nimmt der Exponent b an? Bei Gültigkeit der empirischen Regel von F. SMITH muß die folgende Beziehung bestehen:

$$\frac{V_{n^2}}{V_0} = \frac{1}{n^{2b}} = \frac{1 + (n^2 - 1) \varrho}{n^2} = H(n) \quad (11)$$

und damit auch:

$$\log H(n) = -b \cdot \log n^2 \quad (12)$$

Wegen $\left(\frac{\partial \log H(u)}{\partial \log u^2} \right)_{u=n} = -b$, $n = 2, 3, \dots, 10$, kann man also

folgern: Wenn das Gesetz von F. SMITH gültig ist, so muß dieser Differentialquotient an den Stellen $u = n$, $n = 2, 3, \dots, 10$, von n unabhängig und damit konstant sein.

Nach der Kettenregel folgt für diesen Differentialquotienten:

$$\left(\frac{\partial \log H(u)}{\partial \log u^2} \right)_{u=n} = \frac{n}{2H(n)} \cdot \left(\frac{\partial H(u)}{\partial u} \right)_{u=n} = \Delta(n, x, y, z, p) \quad (13)$$

Die für die verschiedenen Parzellengrößen n^2 , $n = 2, 3, 4, \dots, 10$, berechneten Funktionen Δ zeigt Tabelle 2.

Die Ausdrücke $\Delta = \Delta(n, x, y, z, p)$ sind zwar nicht von n unabhängig, doch betrachtet man sie als Funktionen von n bei festen Parametern x, y, z und p (d. h. für feste z, κ_0 und κ_1), so unterscheiden sich diese Funktionen $\Delta = \Delta(n)$ nur sehr wenig. Man kann daher in guter Näherung sagen, daß diese Funktionen von n unabhängig sind. Das heißt

Tabelle 2.

n	$\Delta = f(r_a, r_b)$	$\Delta = f(x_0, x_1)$
2	$\frac{1 + r_a - 2 r_b}{1 + 2 r_a + 2 r_b}$	$\frac{z^2 - 2x_1^2 z + 2x_0^2}{z^2 - 4x_1^2 z + 6x_0^2}$
3	$\frac{1 + 2 r_a + 1,78 r_b}{1 + 2,67 r_a + 4,89 r_b}$	$\frac{z^2 - 4x_1^2 z + 5,78x_0^2}{z^2 - 5,33x_1^2 z + 8,89x_0^2}$
4	$\frac{1 + 2,50 r_a + 4 r_b}{1 + 3 r_a + 6,50 r_b}$	$\frac{z^2 - 5x_1^2 z + 8x_0^2}{z^2 - 6x_1^2 z + 10,50x_0^2}$
5	$\frac{1 + 2,80 r_a + 5,44 r_b}{1 + 3,20 r_a + 7,52 r_b}$	$\frac{z^2 - 5,60x_1^2 z + 9,44x_0^2}{z^2 - 6,40x_1^2 z + 11,52x_0^2}$
6	$\frac{1 + 3 r_a + 6,44 r_b}{1 + 3,33 r_a + 8,22 r_b}$	$\frac{z^2 - 6x_1^2 z + 10,44x_0^2}{z^2 - 6,67x_1^2 z + 12,22x_0^2}$
7	$\frac{1 + 3,14 r_a + 7,18 r_b}{1 + 3,43 r_a + 8,73 r_b}$	$\frac{z^2 - 6,29x_1^2 z + 11,18x_0^2}{z^2 - 6,86x_1^2 z + 12,73x_0^2}$
8	$\frac{1 + 3,25 r_a + 7,75 r_b}{1 + 3,50 r_a + 9,13 r_b}$	$\frac{z^2 - 6,50x_1^2 z + 11,75x_0^2}{z^2 - 7x_1^2 z + 13,12x_0^2}$
9	$\frac{1 + 3,33 r_a + 8,20 r_b}{1 + 3,56 r_a + 9,43 r_b}$	$\frac{z^2 - 6,67x_1^2 z + 12,20x_0^2}{z^2 - 7,11x_1^2 z + 13,43x_0^2}$
10	$\frac{1 + 3,40 r_a + 8,56 r_b}{1 + 3,60 r_a + 9,68 r_b}$	$\frac{z^2 - 6,80x_1^2 z + 12,56x_0^2}{z^2 - 7,20x_1^2 z + 13,68x_0^2}$

aber, daß das empirische Gesetz von F. SMITH auch bei Konkurrenz als Korrelationsursache näherungsweise gültig ist.

Schätzwerte für die Exponenten b im Gesetz von F. SMITH erhält man z. B. nach der Methode der kleinsten Quadrate. Aus der Bedingung

$$A = \sum_n (\log H(n) - (-b \cdot \log n^2))^2 = \text{Min}$$

folgt nach $\frac{\partial A}{\partial b} = 0$ die Beziehung:

$$b = -\frac{1}{2} \cdot \frac{\sum_n \log n \cdot \log H(n)}{\sum_n (\log n)^2} \quad (14)$$

Die größte in der Praxis noch realisierbare Parzellengröße dürfte $n = 10$ sein. Daher werden bei allen folgenden numerischen Untersuchungen der b -Werte nur n -Werte von 2 bis 10 betrachtet. Aus (14) erhält man für diesen Fall:

$$b = -0,096 \cdot \sum_{n=2}^{10} \log n \cdot \log H(n) \quad (15)$$

Im Spezialfall gleicher Dominanzgrade in den beiden Merkmalen F und W ($x = y$ d. h. $x_0 = x_1 = 1$) hängt H nur noch von n und z ab und nach (14) bzw. (15) ist der F. SMITH'sche Exponent b dann nur noch eine Funktion von z . Die numerischen Werte dieser Funktion $b = b(z)$ sind in Abbildung 5 graphisch dargestellt.

Die Funktion $b = b(z)$ steigt im Intervall $0 < z < 3$ schnell und fast linear an, hat bei $z = 3,65$ ein Maximum, fällt dann — zuerst schneller — dann ungefähr ab $z = 15$ langsam ab und geht für $z \rightarrow \infty$ asymptotisch gegen Eins. Im Bereich negativer z -Werte hat $b(z)$ ein Minimum bei $z = -1,25$, steigt dann — zuerst schneller — dann unge-

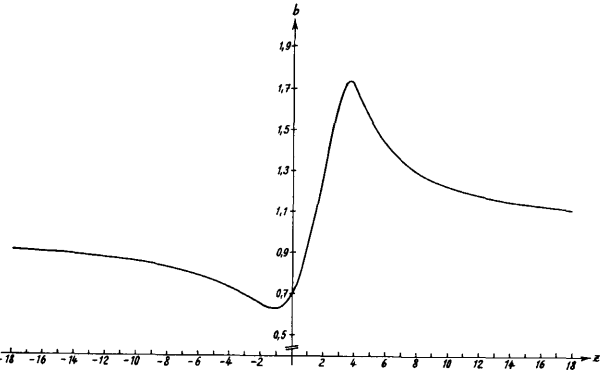


Abb. 5. — Exponenten $b = b(z)$ des Gesetzes von F. SMITH im Fall gleicher Dominanzgrade ($x = y$) in den beiden Merkmalen F und W .

fähr ab $z = -15$ langsam an und geht für $z \rightarrow -\infty$ asymptotisch gegen Eins.

Alle möglichen b -Werte liegen zwischen 0,63 und 1,73. Damit ist auch die STERN'sche Vermutung für diesen wichtigen Spezialfall $x = y$ vollständig geklärt: Bei Konkurrenz als Korrelationsursache sind die b -Werte zwar nicht immer größer als Eins, aber es gilt: $b > 1$ für alle z mit $z > 1,21$ und für alle anderen z -Werte in den Intervallen $0 < z \leq 1,21$ und $-\infty < z < 0$ gilt: $0,63 \leq b \leq 1$.

Weiter folgt aus diesen Betrachtungen, daß die STERN'sche Interpretation des Falles $b = 1$ (keine Konkurrenz- und Bodeneffekte oder aber gegenseitiges Aufheben dieser beiden Komponenten) nicht ganz richtig und vollständig ist: Denn $b = 1$ heißt keineswegs „keine Konkurrenz“, sondern auch bei $b = 1$ können eindeutige Konkurrenzeffekte ($z = 1,21$) vorliegen, wie die vorhergehenden Überlegungen zeigen.

Die meisten der bei landwirtschaftlichen Versuchen errechneten b -Werte liegen entweder zwischen 0,4 und 0,5 oder zwischen 0,7 und 0,8. Doch beruhen diese aus experimentellen Daten errechneten b -Werte ja nicht nur auf einer Korrelationsursache „Konkurrenz“ (wie hier bei unseren theoretischen Untersuchungen angenommen wurde), sondern auf der durch Überlagerung der verschiedenen Korrelationsursachen resultierenden Bruttokorrelation. Im Falle dieser experimentellen Daten aus landwirtschaftlichen Versuchen ist der Einfluß des Faktors „Konkurrenz“ nicht ohne weiteres zu isolieren, und man weiß daher nicht, wie die sicher existierenden Konkurrenzkorrelationen

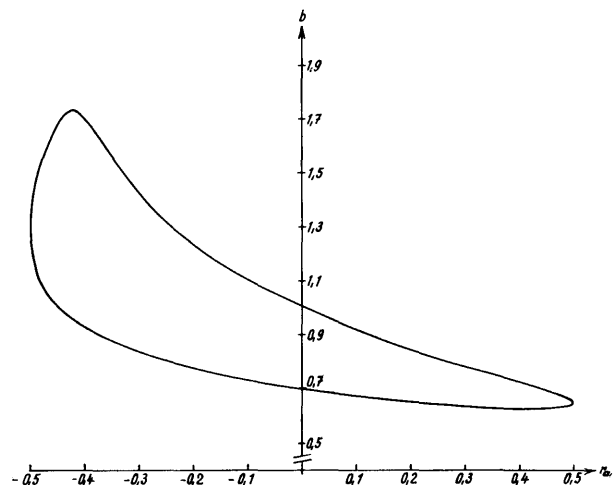
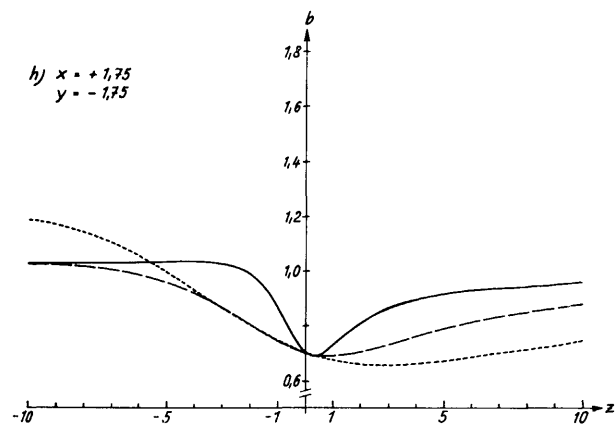
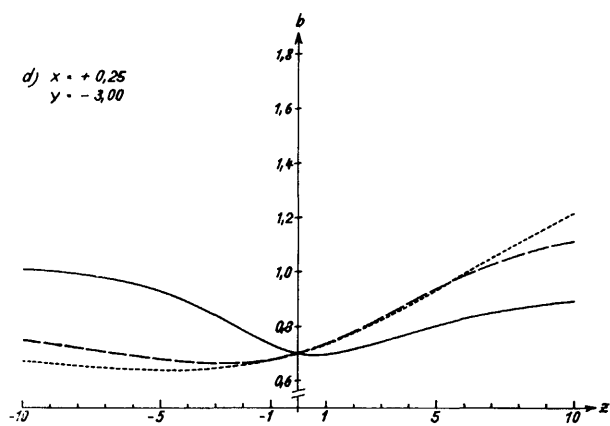
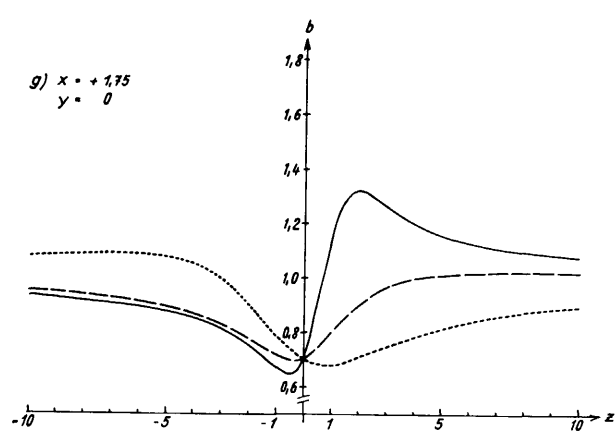
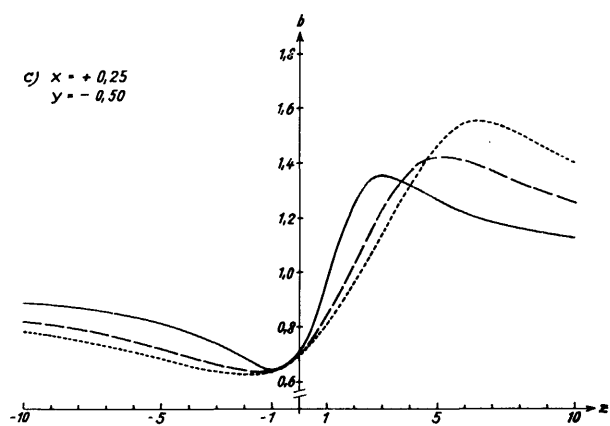
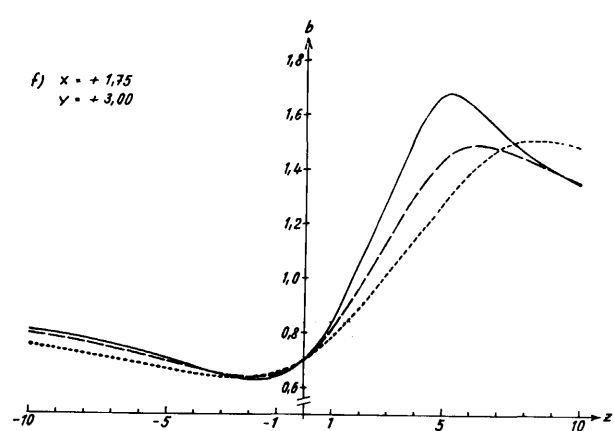
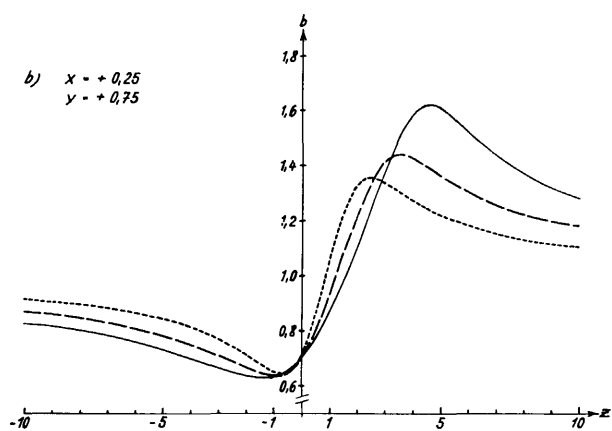
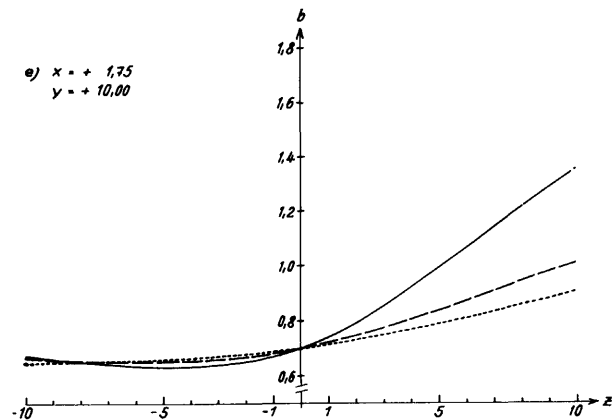
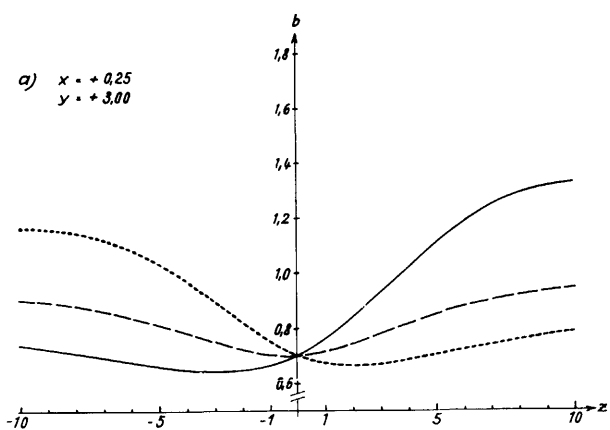


Abb. 6. — Graphische Darstellung der Abhängigkeit zwischen dem Exponenten b im SMITH'schen Gesetz und dem Konkurrenz-Korrelationskoeffizienten r_{12} zwischen direkten Nachbarn (im Spezialfall $x = y$ gleicher Dominanzgrade in F und W).



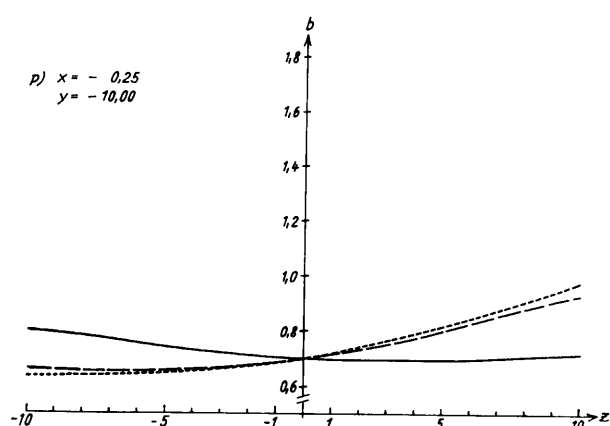
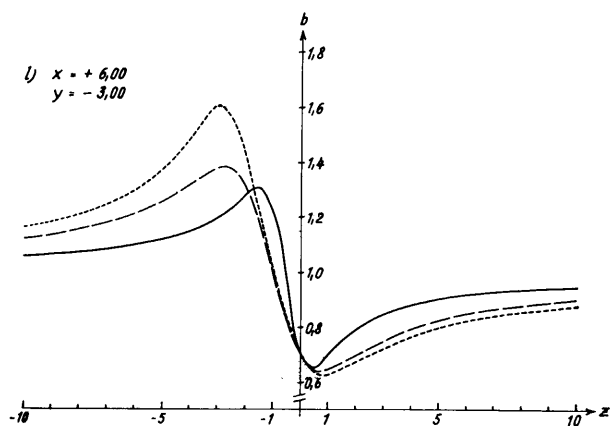
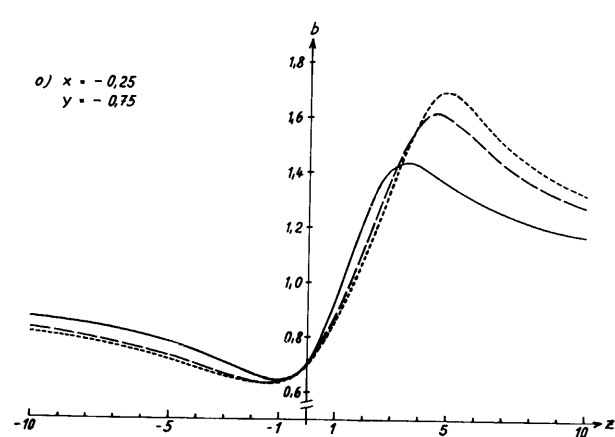
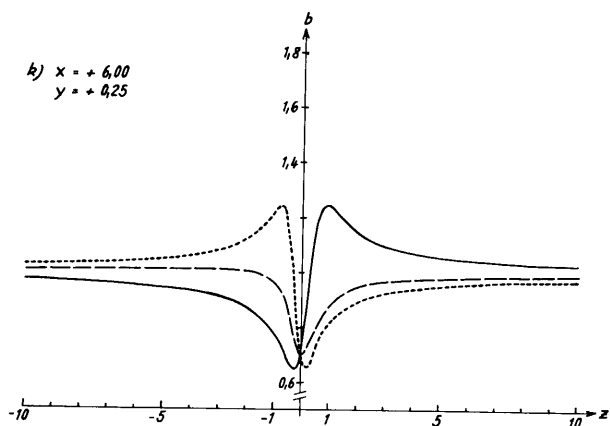
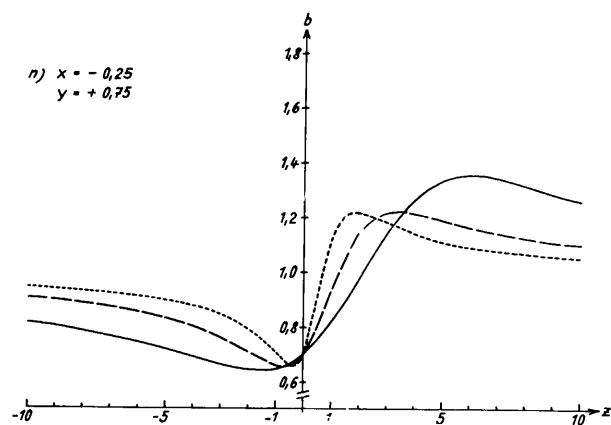
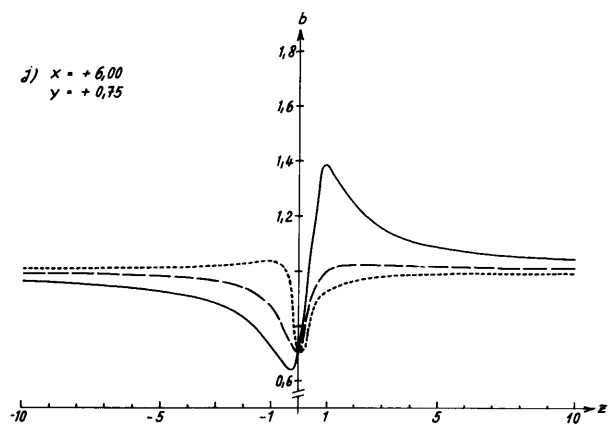
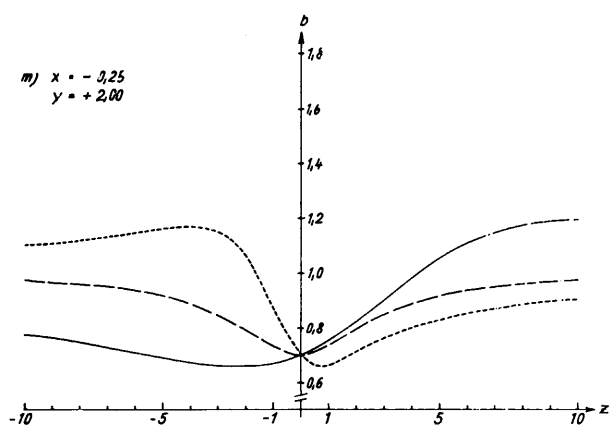
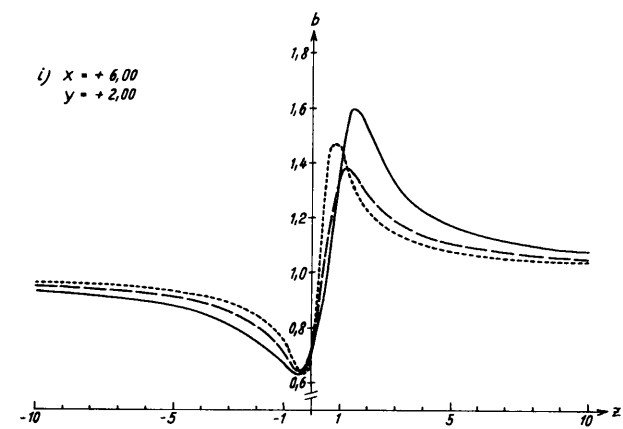


Abb. 7. — Exponenten $b = b(z, x, y, p)$ des Gesetzes von F. SMITH im allgemeinen Fall beliebiger Dominanzgrade für verschiedene numerische Werte von x, y und p .

—: $p = 0,3$; - - - - -: $p = 0,7$; : $p = 0,9$.

durch z. B. positive Bodenkorrelationen verstärkt oder verdeckt und abgeschwächt werden.

Experimentelle b-Werte größer als Eins fanden z. B. NAMKOONG und SQUILLACE (1970). Die Autoren schließen auf eine extrem hohe Bodenvariation oder auf signifikante Konkurrenzeffekte als Ursache dieser hohen b-Exponenten.

Den für die Beurteilung der Anwendbarkeit, der Aussagekraft und des Gültigkeitsbereiches der in der Konkurrenzliteratur sehr häufig benutzten phänotypischen Nachbar-Korrelationen interessierenden Zusammenhang zwischen dem Exponenten b im SMITH'schen Gesetz und dem Konkurrenz-Korrelationskoeffizienten r_a zwischen direkten Nachbarn zeigt *Abbildung 6* (für den Spezialfall $x = y$). (Siehe hierzu: HÜHN 1970, Teil III.)

Im allgemeinen Fall beliebiger Dominanzgrade in F und W hängt der Exponent b aus dem SMITH'schen Gesetz neben z auch noch von x, y und p ab. Auch hier liegen alle möglichen b-Werte zwischen 0,63 und 1,73. Verlauf und Eigenschaften der Funktionen $b = b(z, x, y, p)$ zeigen die *Abbildungen 7a—7p*, die anhand einiger typischer numerischer Beispiele die Größenbeziehungen und charakteristischen Eigenschaften der Exponenten b demonstrieren.

Die Kurven $b = b(z, x, y, p)$ (in Abhängigkeit von z bei festen numerischen Werten für x, y und p) haben jeweils ein Maximum und ein Minimum, die je nach Wahl der numerischen Werte von x, y und p im Bereich positiver oder im Bereich negativer z-Werte liegen und die mehr oder weniger verzerrt und verdeckt sein können (siehe z. B. p = 0,3 in *Abb. 7p*). Je ähnlicher die numerischen Werte von x und y sind, um so mehr gehen die entsprechenden Kurven für verschiedene Genfrequenzen p ineinander und in den vorher besprochenen Spezialfall gleicher Dominanzgrade über.

Wenn die genetischen Unterschiede zwischen den Pflanzen gegenüber denen aus Konkurrenz immer stärker überwiegen, wenn also die Konkurrenzeffekte immer weniger wirksam werden (d. h. für wachsendes z bei festen Dominanzgraden und Genfrequenzen) strebt b gegen Eins, denn nach (14) gilt:

$$\lim_{z \rightarrow +\infty} b(z, x, y, p) = \frac{-1}{2 \sum_n \log n} \lim_{z \rightarrow +\infty} \sum_n \log n \cdot \log H(n) = \frac{-1}{2 \sum_n (\log n)^2} \sum_n \log n \cdot \log \left(\lim_{z \rightarrow +\infty} H(n) \right) \quad (16)$$

und wegen $\lim_{z \rightarrow +\infty} H(n) = 1 : n^2$ erhält man daraus:

$$\lim_{z \rightarrow +\infty} b(z, x, y, p) = 1 \quad (17)$$

Für $z \rightarrow -\infty$ erhält man durch dieselben Überlegungen ebenfalls:

$$\lim_{z \rightarrow -\infty} b(z, x, y, p) = 1 \quad (18)$$

Einen Vergleich von den nach (15) berechneten theoretischen b-Werten mit den aus Simulationsstudien erhaltenen Werten zeigen die beiden letzten Spalten der *Tabelle 1*. Für die Beurteilung der Übereinstimmung zwischen diesen empirischen- und den theoretischen b-Werten gelten die zu Beginn dieses Abschnitts b) gemachten Bemerkungen über den Stichprobenfehler der Varianz der Parzellenmittel bei großen Parzellen bei der b_{empir} -Bestimmung.

c) Optimale Parzellengrößen:

Um unsere zweite Hauptfrage: „Welche Parzellengröße ist bei gegebener Konkurrenzsituation optimal?“ zu beantworten, muß man natürlich zunächst vereinbaren, was „optimal“ bedeuten soll.

Folgende Definition ist für unsere Konkurrenzbetrachtungen naheliegend: Die Parzellengröße soll „optimal“ heißen, bei der die Abweichung der Varianz der Parzellenmittelwerte von der in der Situation ohne Konkurrenz am kleinsten ist.

$$\left(\frac{V_{n^2}}{n^2} \right)_{\text{m. K.}} = V_0 \cdot H(n) \quad (\text{mit Konkurrenz}) \quad (19)$$

$$\left(\frac{V_{n^2}}{n^2} \right)_{\text{o. K.}} = \frac{V_0}{n^2} \quad (\text{ohne Konkurrenz})$$

Definiert man

$$\left(\frac{V_{n^2}}{n^2} \right)_{\text{m. K.}}, \text{ falls } \left(\frac{V_{n^2}}{n^2} \right)_{\text{m. K.}} \geq \left(\frac{V_{n^2}}{n^2} \right)_{\text{o. K.}}$$

$$Q(n) = \left(\frac{V_{n^2}}{n^2} \right)_{\text{o. K.}}, \text{ falls } \left(\frac{V_{n^2}}{n^2} \right)_{\text{o. K.}} > \left(\frac{V_{n^2}}{n^2} \right)_{\text{m. K.}} \quad (20)$$

$$\left(\frac{V_{n^2}}{n^2} \right)_{\text{o. K.}}, \text{ falls } \left(\frac{V_{n^2}}{n^2} \right)_{\text{o. K.}} > \left(\frac{V_{n^2}}{n^2} \right)_{\text{m. K.}}$$

so ist — bei einer bestimmten Konkurrenzsituation — die optimale Parzellengröße n_{opt}^2 das n^2 , mit $n = 2, 3, 4, \dots, 10$, für das $Q(n)$ am kleinsten ist; bei mehreren gleichen kleinsten $Q(n)$ -Werten soll der kleinste der zugehörigen n-Werte zur n_{opt}^2 -Bestimmung benutzt werden.

Bei diesem „Optimal“-Begriff finden alle ökonomischen, versuchstechnischen und sonstigen biologischen Erwägungen keine Berücksichtigung. „Optimal“ heißt im Rahmen unserer Konkurrenz Betrachtungen also lediglich: optimal in Bezug auf möglichst kleine Verzerrungen der Varianz der Parzellenmittel durch Konkurrenz.

Aus (3) erhält man die folgenden Bedingungen:

$$\left(\frac{V_{n^2}}{n^2} \right)_{\text{m. K.}} \geq \left(\frac{V_{n^2}}{n^2} \right)_{\text{o. K.}}, \text{ wenn } \varrho \geq 0 \quad (21)$$

$$\left(\frac{V_{n^2}}{n^2} \right)_{\text{o. K.}} > \left(\frac{V_{n^2}}{n^2} \right)_{\text{m. K.}}, \text{ wenn } \varrho < 0$$

und für diese Größenbeziehungen der Intraklasskorrelation folgt mittels (9):

$$\varrho \geq 0, \text{ wenn } z < \frac{3n^2 - 6n + 2}{2n(n-1)} \cdot \frac{\kappa_0^2}{\kappa_1^2} \quad (22)$$

Mit (21) und (22) kann man nun die Größe Q folgendermaßen definieren:

$$n^2 H(n), \text{ falls } z \leq \frac{3n^2 - 6n + 2}{2n(n-1)} \cdot \frac{\kappa_0^2}{\kappa_1^2} \quad (23)$$

$Q(n) =$

$$\frac{1}{n^2 H(n)}, \text{ falls } z > \frac{3n^2 - 6n + 2}{2n(n-1)} \cdot \frac{\kappa_0^2}{\kappa_1^2}$$

Im Spezialfall gleicher Dominanzgrade in den beiden Merkmalen ist $\kappa_0 = \kappa_1 = 1$; Q hängt dann nur noch von n und z ab und die Werte der Funktion $Q(n, z)$ lassen sich für die verschiedenen Parzellengrößen und z-Intervalle leicht angeben.

Im allgemeinen Fall beliebiger Dominanzgrade erfordern diese Untersuchungen etwas eingehendere Überlegungen.

Zur Abkürzung werde noch gesetzt: $f = \frac{\kappa_0^2}{\kappa_1^2}$. (Im Spezialfall gleicher Dominanzgrade in F und W gilt $f = 1$).

Tabelle 3.

z-Intervall (im allgemei- nen Fall)	Parzellen- größe mit $(V-g) \geq$ $(V-g) \cdot n^2$ o. K. (im allgemei- nen Fall)	Parzellen- größe mit $(V-g) >$ $(V-g) \cdot n^2$ o. K. (im allgemei- nen Fall)	Konkurrenz-Korrelation (im Spezialfall $x = y$)
$-\infty < z < 0$	$2 \leq n \leq 10$	-	$0 < r_a \leq 0,500$
$0 < z \leq 0,50 f$	$2 \leq n \leq 10$	-	$-0,235 \leq r_a < 0$
$0,50f < z \leq 0,92f$	$3 \leq n \leq 10$	$n = 2$	$-0,379 \leq r_a < -0,235$
$0,92f < z \leq 1,08f$	$4 \leq n \leq 10$	$2 \leq n \leq 3$	$-0,419 \leq r_a < -0,379$
$1,08f < z \leq 1,18f$	$5 \leq n \leq 10$	$2 \leq n \leq 4$	$-0,437 \leq r_a < -0,419$
$1,18f < z \leq 1,23f$	$6 \leq n \leq 10$	$2 \leq n \leq 5$	$-0,447 \leq r_a < -0,437$
$1,23f < z \leq 1,27f$	$7 \leq n \leq 10$	$2 \leq n \leq 6$	$-0,453 \leq r_a < -0,447$
$1,27f < z \leq 1,30f$	$8 \leq n \leq 10$	$2 \leq n \leq 7$	$-0,457 \leq r_a < -0,453$
$1,30f < z \leq 1,33f$	$9 \leq n \leq 10$	$2 \leq n \leq 8$	$-0,461 \leq r_a < -0,457$
$1,33f < z \leq 1,34f$	$n = 10$	$2 \leq n \leq 9$	$-0,463 \leq r_a < -0,461$
$z > 1,34 f$	-	$2 \leq n \leq 10$	$-0,500 \leq r_a < 0$

Aufgrund einer Simulationsstudie äußerte STERN (1968) die folgenden Vermutungen über den Einfluß von Konkurrenzeffekten und verschiedenen Parzellengrößen auf die Varianz der Parzellenmittel: „Interessanterweise sind bei den beiden geringsten Korrelationen ($r = -0,1$ und $r = -0,2$) die Varianzen der kleinsten Parzellen größer als bei fehlender Konkurrenz erwartet. Bei höheren Konkurrenzkorrelationen fallen sie erheblich unter den Erwartungswert ab. Die Entwicklung scheint systematisch zu sein: zu hohe Varianzen der Parzellenmittel im gesamten untersuchten Bereich bei geringer Konkurrenzkorrelation, zunehmend zu kleine Werte bei kleinen Parzellen und wachsender Konkurrenzkorrelation, aber auch hier zu große Werte bei den größeren Parzellen, wobei die Überschneidungen zwischen der bei fehlender Konkurrenz zu erwartenden Kurve mit der bei Konkurrenz erhaltenen zunehmend in den Bereich größerer Parzellen rücken“. Diese aufgrund einer Simulationsstudie geäußerten Vermutungen können richtiggestellt, präzisiert und aus unseren theoretischen Ansätzen und Überlegungen abgeleitet und bewiesen werden: Aus (21) und (22) erhält man hierzu die in Tabelle 3 zusammengefaßten Resultate: Als allgemeine Zusammenfassung dieser numerischen Ergebnisse kann man daher die folgenden Schlußfolgerungen ziehen:

Bei

- 1) sehr geringen Konkurrenzkorrelationen und beliebigen Parzellengrößen
- 2) höheren Konkurrenzkorrelationen und größeren Parzellen
- 3) negativen z-Werten und beliebigen Parzellengrößen ist:

$$\left(\frac{V}{n^2}\right)_{m. K.} \geq \left(\frac{V}{n^2}\right)_{o. K.}$$

Bei

- 1) höheren Konkurrenzkorrelationen und kleinen Parzellen

2) z-Werten mit $z > 1,34 f$ und beliebigen Parzellengrößen ist:

$$\left(\frac{V}{n^2}\right)_{m. K.} < \left(\frac{V}{n^2}\right)_{o. K.}$$

Durch die numerischen Ergebnisse der Tabelle 3 und die daraus gezogenen Schlußfolgerungen sind die STERN'schen Vermutungen richtiggestellt und präzisiert. Sie konnten also im großen und ganzen bestätigt werden; nicht ganz richtig ist der letzte Teil: „...“, wobei die Überschneidungen zwischen der bei fehlender Konkurrenz zu erwartenden Kurve mit der bei Konkurrenz erhaltenen zunehmend in den Bereich größerer Parzellen rücken.“

Denn: Als Bedingung für diese Schnittpunkte der beiden Kurven erhält man aus (19) und (7)) die Gleichung:

$$\varrho(r_a, r_b, n) = \varrho(x, y, z, n, p) = 0 \quad (24)$$

die sich umformen läßt in:

$$n = \frac{t + 6 \pm \sqrt{t^2 + 4t + 12}}{2(t + 3)} \quad (25)$$

Dabei ist $t = r_a : r_b = -2z : f$.

Positive n-Werte größer als Eins gibt es nach (25) nur im Intervall $-3 < t < 0$. Hier — d. h. im Bereich starker Konkurrenzkorrelation und positiver Korrelation der beiden Merkmale F und W ($z > 0$) — wächst n mit wachsendem z und damit auch mit wachsender negativer Konkurrenzkorrelation zwischen direkten Nachbarn solange $z < 2\kappa_0$ ist und mit abnehmender negativer Konkurrenzkorrelation r_a solange $z > 2\kappa_0$.

Für diesen durch die Bedingungen $-3 < t < 0$ und $z < 2\kappa_0$ gekennzeichneten Bereich starker Konkurrenzkorrelation und positiver Korrelation der beiden Merkmale F und W ist die Vermutung von STERN über die Lage der Überschneidungen der beiden Kurven richtig. Sie ist aber nicht richtig für alle anderen Intervalle und nicht für den gesamten Bereich negativer Korrelation von F und W ($z < 0$).

Als optimale Parzellengrößen n_{opt}^2 , d. h. die n^2 -Werte, für die das $Q(n)$ aus (23) am kleinsten ist, erhält man aus (23) und (10) nach einigen Umformungen und Rechnungen für die verschiedenen f-Intervalle der Variablen z die in Tabelle 4 zusammengefaßten Ergebnisse. Hierbei ist zur Abkürzung gesetzt:

$$f = \frac{\kappa_0^2}{\kappa_1^2} \text{ und } h = \frac{z}{f} = z \frac{\kappa_1^2}{\kappa_0^2}. \quad (\text{Im Spezialfall gleicher Dominanzgrade in F und W ist } f = 1 \text{ und } h = z).$$

Q ist zwar im allgemeinen Fall beliebiger Dominanzgrade eine Funktion der fünf Variablen n, x, y, z und p, doch lassen sich trotzdem die optimalen Parzellengrößen fast im gesamten z-Bereich ganz allgemein und völlig eindeutig nur unter Zuhilfenahme der Größe f (und zwar werden die betreffenden z-Intervalle in f-Einheiten angegeben) bestimmen. Lediglich in acht sehr kleinen z-Intervallen, die jedoch wegen ihrer minimalen Länge ohne jede praktische Bedeutung und daher nur von theoretischem Interesse sind, ist zur eindeutigen Festlegung der optimalen Parzellengröße noch eine Zusatzbedingung erforderlich. Diese n_{opt}^2 -Angaben beruhen auf der genauen Berechnung der Funktion $Q = Q(n)$. Da die Funktionswerte von $Q(n)$ für verschiedene benachbarte n oft sehr nahe beieinanderliegen, kann man die für die praktische Anwendung wesentlichen Ergebnisse von Tabelle 4 folgendermaßen formulieren:

- 1) Bei negativer Korrelation der beiden Merkmale F und W (d. h. $z < 0$) ist stets eine Parzellengröße von vier Pflanzen pro Parzelle optimal.

Tabelle 4.

z-Intervall (im allgemeinen Fall)	Optimale Parzellengröße (n^2_{opt}) (im allgemeinen Fall)
$-\infty < z < 0$	4
$0 < z \leq 0,7133 f$	4
$0,7133 f < z < 0,7381 f$	4 falls $\frac{2,29 h^2 - 7,24 h + 4}{h^3 - 0,74 h^2} \leq \frac{x_0^2}{x_1^4}$ 9 falls $\frac{2,29 h^2 - 7,24 h + 4}{h^3 - 0,74 h^2} > \frac{x_0^2}{x_1^4}$
$0,7381 f \leq z \leq 1,0000 f$	9
$1,0000 f < z < 1,0049 f$	9 falls $\frac{2,82 h^2 - 9,65 h + 6,82}{h^3 - 1,00 h^2} \leq \frac{x_0^2}{x_1^4}$ 16 falls $\frac{2,82 h^2 - 9,65 h + 6,82}{h^3 - 1,00 h^2} > \frac{x_0^2}{x_1^4}$
$1,0049 f \leq z \leq 1,1264 f$	16
$1,1264 f < z < 1,1306 f$	16 falls $\frac{3,10 h^2 - 10,99 h + 8,46}{h^3 - 1,13 h^2} \leq \frac{x_0^2}{x_1^4}$ 25 falls $\frac{3,10 h^2 - 10,99 h + 8,46}{h^3 - 1,13 h^2} > \frac{x_0^2}{x_1^4}$
$1,1306 f \leq z \leq 1,2041 f$	25
$1,2041 f < z < 1,2048 f$	25 falls $\frac{3,27 h^2 - 11,86 h + 9,55}{h^3 - 1,20 h^2} \leq \frac{x_0^2}{x_1^4}$ 36 falls $\frac{3,27 h^2 - 11,86 h + 9,55}{h^3 - 1,20 h^2} > \frac{x_0^2}{x_1^4}$
$1,2048 f \leq z \leq 1,2535 f$	36
$1,2535 f < z < 1,2539 f$	36 falls $\frac{3,38 h^2 - 12,47 h + 10,33}{h^3 - 1,25 h^2} \leq \frac{x_0^2}{x_1^4}$ 49 falls $\frac{3,38 h^2 - 12,47 h + 10,33}{h^3 - 1,25 h^2} > \frac{x_0^2}{x_1^4}$
$1,2539 f \leq z \leq 1,2887 f$	49
$1,2887 f < z < 1,2888 f$	49 falls $\frac{3,46 h^2 - 12,93 h + 10,91}{h^3 - 1,29 h^2} \leq \frac{x_0^2}{x_1^4}$ 64 falls $\frac{3,46 h^2 - 12,93 h + 10,91}{h^3 - 1,29 h^2} > \frac{x_0^2}{x_1^4}$
$1,2888 f \leq z \leq 1,3150 f$	64
$1,3150 f < z < 1,3151 f$	64 falls $\frac{3,53 h^2 - 13,28 h + 11,36}{h^3 - 1,32 h^2} \leq \frac{x_0^2}{x_1^4}$ 81 falls $\frac{3,53 h^2 - 13,28 h + 11,36}{h^3 - 1,32 h^2} > \frac{x_0^2}{x_1^4}$
$1,3151 f \leq z \leq 1,3354 f$	81
$1,3354 f < z < 1,3355 f$	81 falls $\frac{3,58 h^2 - 13,56 h + 11,72}{h^3 - 1,34 h^2} \leq \frac{x_0^2}{x_1^4}$ 100 falls $\frac{3,58 h^2 - 13,56 h + 11,72}{h^3 - 1,34 h^2} > \frac{x_0^2}{x_1^4}$
$1,3355 f \leq z < 2,4000 f$	100
$z \geq 2,4000 f$	4

- 2) Bei positiver Korrelation der beiden Merkmale F und W (d. h. $z > 0$) gilt: Für das Intervall $0 < z < 0,72 f$ (d. h. für den Bereich großer Konkurrenzvarianz) erhält man auch hier eine optimale Parzellengröße von vier Pflanzen pro Parzelle. Mit zunehmendem z — von $0,72 f$ bis $2,40 f$ — nimmt auch die optimale Parzellengröße zu.

Für alle $z \geq 2,40 f$ ergibt sich dann jedoch wieder eine konstante optimale Parzellengröße von vier Pflanzen pro Parzelle.

Diese Resultate lassen sich folgendermaßen zusammenfassen: Für den größten Teil des z -Bereiches — nämlich für $-\infty < z < 0$, $0 < z < 0,72 f$ und $z \geq 2,40 f$ — ist eine Parzellengröße von vier Pflanzen pro Parzelle optimal. Lediglich im Intervall $0,72 f \leq z < 2,40 f$ — d. h. im Bereich der größten Konkurrenz-Korrelationskoeffizienten r_a (siehe hierzu: HÜHN 1970, Teil III) — sollten größere Parzellen herangezogen werden.

Bei der Ableitung dieser Ergebnisse wurde stets nur die Konkurrenz zwischen Pflanzen in einer Parzelle (die sog. „Innenkonkurrenz“) als Fehlerursache betrachtet, und es wurde angenommen, daß die „Außenkonkurrenz“ entweder vernachlässigbar klein ist oder aber daß eine Ausschaltung des Einflusses von „Außenkonkurrenz“ — z. B. durch Isolierstreifen — vorliegt.

Berücksichtigt man dieses, so kann man als Gesamtergebnis für die praktische Anwendung bei Feldversuchen aus unseren Überlegungen über optimale Parzellengrößen die folgenden Schlußfolgerungen ziehen:

Für die z -Intervalle $-\infty < z < 0$, $0 < z < 0,72 f$ und $z \geq 2,40 f$ — d. h. für den größten Teil des z -Bereiches — und vernachlässigbare Außenkonkurrenz ist eine Parzellengröße von 2×2 Pflanzen pro Parzelle optimal. Bei bestehender und nicht vernachlässigbarer Außenkonkurrenz sollte man jedoch eine Parzellengröße von 4×4 Pflanzen pro Parzelle benutzen, wobei dann nur die 2×2 inneren Pflanzen dieser Parzellen ausgewertet werden und die 12 Randpflanzen als Isolierstreifen benutzt werden.

Für z -Werte mit $0,72 f \leq z < 2,40 f$ und vernachlässigbare Außenkonkurrenz sollte man die in Tabelle 4 angegebenen größeren Parzellen wählen, wobei man aber auch hier bei nicht vernachlässigbarer Außenkonkurrenz entsprechend größere Parzellen nimmt, deren Rand dann jeweils wieder als Isolierstreifen verwendet werden kann; und zwar ist in diesem Fall die Parzellengröße so zu wählen, daß der auszuwertende Parzellenkern die vorhin berechnete optimale Parzellengröße des Falles ohne Außenkonkurrenz hat.

Diese theoretischen Ergebnisse stimmen sehr gut mit Vermutungen und Vorschlägen überein, die zur Frage der optimalen Parzellengröße von verschiedener Seite (gerade auch in der Forstpflanzenzüchtung) aufgrund umfangreicher experimenteller Erfahrungen gemacht worden sind.

Zusammenfassung

Ziel dieser Arbeit ist die Untersuchung der für Feldversuche wesentlichen Frage nach der optimalen Parzellengröße bei Vorliegen von Konkurrenzeffekten zwischen benachbarten Pflanzen. Dabei soll die Parzellengröße „optimal“ genannt werden, bei der die Verzerrung der Varianz der Parzellenmittel durch Konkurrenz am kleinsten ist. Wie bei den vorhergehenden Konkurrenzuntersuchungen dieser Publikationen-Reihe wird wieder angenommen, daß zur Beschreibung der Konkurrenzeigenschaften einer Population (ein Locus, zwei Allele) jeder Genotyp X zwei Merkmale besitzt: Konkurrenzfähigkeit F_X und Konkurrenzwirkung 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

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

(dabei ist P_X der phänotypische Wert der Pflanze X und die Summation $i(X)$ läuft über die Nachbarn von X) wird zunächst gezeigt, daß das empirische Gesetz von F. SMITH

$$V_n = \frac{V_0}{nb}$$

(dabei ist: V_n = Varianz der Parzellenmittel, V_0 = Gesamtvarianz, n = Pflanzenzahl pro Parzelle, b = empirisch zu bestimmender Parameter) auch bei Konkurrenz als Korrelationsursache näherungsweise gültig ist.

Eine frühere Vermutung von STERN, daß der Exponent b im SMITH'schen Gesetz bei überwiegender Bodenkorrrelation kleiner als Eins bei überwiegender Konkurrenzkorrelation aber größer als Eins sei, wird geklärt und durch theoretische Überlegungen präzisiert.

Alle möglichen b -Werte liegen zwischen 0,63 und 1,73. Diese theoretisch hergeleiteten b -Werte werden durch Simulationsstudien überprüft und bestätigt.

Im Spezialfall gleicher Dominanzgrade in den beiden Merkmalen F und W (d. h. $\lambda/\gamma = \mu/\delta$) — und damit trivialerweise auch in dem interessierenden Fall rein additiver Genwirkung — ist b nur noch von $z = \gamma/\delta$ abhängig. Diese Funktion $b = b(z)$ wird explizite abgeleitet und untersucht. Zur Charakterisierung des allgemeinen Falles beliebiger Dominanzgrade werden für verschiedene Parameterkombinationen die numerischen b -Werte in graphischer Form angegeben (Abbildungen 7a — 7p).

Mit Hilfe der Intra-Klasskorrelation findet man im Spezialfall gleicher Dominanzgrade für den größten Teil des z -Bereiches, nämlich für die z -Intervalle $-\infty < z < 0$, $0 < z < 0,72$ und $z \geq 2,40$, eine optimale Parzellengröße von vier Pflanzen pro Parzelle. Lediglich im Intervall $0,72 \leq z < 2,40$ — d. h. im Bereich der größten Konkurrenz-Korrelationskoeffizienten zwischen direkten Nachbarn — sollten größere Parzellen herangezogen werden (Tabelle 4).

Analoge Resultate erhält man auch im allgemeinen Fall beliebiger Dominanzgrade in F und W ; auch hier findet man für den größten Teil des z -Bereiches eine optimale Parzellengröße von vier Pflanzen pro Parzelle.

Bei der Ableitung dieser Ergebnisse wurde stets nur die Konkurrenz zwischen Pflanzen in einer Parzelle („Innenkonkurrenz“) als Fehlerursache betrachtet, und es wurde angenommen, daß die „Außenkonkurrenz“ entweder vernachlässigbar klein ist oder aber daß eine Ausschaltung des Einflusses von Außenkonkurrenz — z. B. durch Isolierstreifen — vorliegt. Bei existierender Außenkonkurrenz — und dieser Fall dürfte bei der praktischen Anwendung der vorhergehenden Ergebnisse auf Feldversuche der Normalfall sein — sind entsprechend größere Parzellen als optimale Parzellengrößen zu wählen, wobei der Parzellenrand dann jeweils als Isolierstreifen betrachtet wird; und zwar ist in diesem Fall die Parzellengröße so zu wählen, daß der auszuwertende Parzellenkern die vorhin berechnete Parzellengröße des Falles ohne Außenkonkurrenz hat. D. h.: Zum Beispiel für die z -Intervalle $-\infty < z < 0$, $0 < z < 0,72$ und $z \geq 2,40$ — d. h. für den größten Teil des z -Bereiches — sollte man bei zu berücksichtigender Außenkonkurrenz eine Parzellengröße von 4×4 Pflanzen pro Parzelle wählen.

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

Summary

The purpose of this paper is to investigate the essential questions for field trials concerning optimal plot size under the assumption of existing competitive effects between neighbouring plants. We define that plot size as being optimal which gives the smallest deviation in variance of plot means from the variance in plot means when competition is absent.

As in the previous competition-studies of this series of publications we assume again 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

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

(with P_X = phenotypic value of plant X and the summation $i(X)$ is over the neighbours of X) it is shown, that the "empirical law of F. SMITH"

$$V_n = \frac{V_0}{nb}$$

(with: V_n = variance of plot means, V_0 = total variance, n = number of plants per plot and b = parameter, which is to be determined empirically) is approximately right even when competition is a source of correlation.

A former conjecture by STERN, that the exponent b in SMITH's law is smaller than one in the case of predominant site-correlation, but greater than one in the case of predominant competitive-correlation, could be clarified and rendered precise by our theoretical studies. All possible b -values lie between 0,63 and 1,73. These theoretically derived b -values were examined and approved by simulation-studies. In the case of equal degrees of dominance in the two characters F and W (e. g. $\lambda/\gamma = \mu/\delta$) — and therefore trivially also in the interesting special case of only additive gene action — this exponent b is only dependent on $z = \gamma/\delta$. The explicit expression of this function $b = b(z)$ is deduced and investigated. To characterize the general case (equal or unequal degrees of dominance) the numerical b -values for various numerical parameter-values were summarized graphically (Figures 7a — 7p).

By using the intra-class-correlation we find (in the special case of equal degrees of dominance) a theoretical optimal plot size of four plants per plot, which is valid for the greatest part of the z -region, namely for the z -intervals $-\infty < z < 0$, $0 < z < 0,72$ and $z \geq 2,40$. Only for the z -interval $0,72 \leq z < 2,40$ — e. g. in the region of greatest competitive correlation-coefficients between direct neighbours — one should use larger plots (table 4).

Analogous results are valid in the general case (equal or unequal degrees of dominance in F and W), where we also find a theoretical optimal plot size of four plants per plot for the greatest part of the z -interval.

In deriving these results we always considered only competition among plants within plots as a source of error ("inner-competition") and we assumed either a negligible "outer-competition" or that the "outer-competition" may be avoided, for example, by the use of isolation strips. In the case of an existing outer-competition — and this case will be the usual situation for practical use and application of our previous results on field trials — one should choose the corresponding larger plots, at which the border plants of these plots should be used as isolation strips. In this case one should choose such a plot size, that the plot's interior (plot without border-plants), which is to be evaluated, has the above deduced corresponding optimal plot size from the case without outer-competition. For example, for the z -intervals $-\infty < z < 0$, $0 < z < 0,72$, $z \geq 2,40$ — e. g. for the greatest part of the z -region — and an existing outer-competition, one should use a plot size of 4×4 plants per plot.

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

Literaturverzeichnis

- BROWN, G. S.: Point density in stems per acre. New Zeal. For. Res. Note No. 38, 1965. — CONKLE, M. T.: The determination of experimental plot size and shape in Loblolly and Slash pine. North Car. St. Coll., School of For., Techn. Rep., 1963. — FLETCHER, A. M.,

HOWELL, R. S., and FAULKNER, R.: Problems associated with the layout of progeny-tests in Britain, with special reference to a recent plot-size experiment, Papers III, XIV. IUFRO-Kongress, Section 22 — AG 22/24, München, 1967. — FREEMAN, G. H.: The combined effect of environmental and plant variation. *Biometrics* 19, No. 2, 273—277 (1963). — FRESE, F.: Relation of plot size to variability: an approximation. *Jour. Forestry* 59, 679 (1961). — GHOSH, B.: Topographic variation in statistical fields. *Calcutta Stat. Ass. Bull.* 2, 11—28 (1949). — HANSON, W. D., BRIM, C. A., and HINSON, K.: Design and analysis of competition studies with an application to field plot competition in soybean. *Crop Sci.* 1, 255—258 (1961). — 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). — HÜHN, M.: Untersuchungen zur Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen in Pflanzenbeständen. III. Das Korrelationsmuster eines Bestandes. *Silvae Genetica* 19, 77—89 (1970). — JACK, W. H.: Single tree sampling in even-aged plantations for survey and experimentation. *Proc. IUFRO Congr. Munich* 4, 379—403, 1967. — KENNEL, R.: Soziale Stellung, Nachbarschaft und Zuwachs. *Forstw. Centralbl.* 85, 241—250 (1966). — KIESSELBACH, T. A.: Studies concerning the elimination of experimental error in comparative crop tests. *Nebraska Agric. Exp. Sta. Res. Bull.* 13, 5—95 (1917). — KIESSELBACH, T. A.: Competition as a source of error in comparative corn trials. *J. Amer. Soc. Agron.* 15, 199—215 (1923). — MATERN, B.: Spatial variation. *Medd. Stat. Skogsf. Inst.* 4, H. 5, 1960. — MEAD, R.: A mathematical model for estimation of interplant competition. *Biometrics* 23, 189—206 (1967). — MUHS, H. J.: Die Intraklaßkorrelation in gleichaltrigen Kiefern- und Fichtenbeständen unter Berücksichtigung der Altersentwicklung. *Dipl. Arbeit Lehrstuhl für Welforstwirtschaft, Universität Hamburg*, 1968. — NAMKOONG, G., and SQUILLACE, A. E.: Problems in estimating genetic variance by

Shrikhande's method. *Silvae Genetica* 19, 74—77 (1970). — NEWNHAM, R. M.: Stand structure and tree growth in a Red Pine stand. *Bi-Monthly Res. Notes, Dep. of For. Canada*, 1966. — RIVES, M.: L'hétérogénéité des champs d'expérience. *Biometrische Zeitschrift* 11, 113—122 (1969). — SAKAI, K. I., and HATAKEYAMA, S.: Estimation of genetic parameters in forest trees without raising progenies. *Silvae Genetica* 12, 152—157 (1963). — SAKAI, K. I., and MUKAIDE, H.: Estimation of genetic, environmental and competition variances in standing forests. *Silvae Genetica* 16, 149—152 (1967). — SCHUTZ, W. M., and BRIM, C. A.: Intergenotypic competition in soybeans. I. Evaluation of effects and proposed field plot design. *Crop Sci.* 7, 371—376 (1967). — 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 Ausleseerfolges. *Zeitschr. Pflanzenzüchtung* 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. 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.: Überlegungen zur optimalen Teilstückgröße in Feldversuchen mit Waldbäumen. *Act. For. Fenn.*, Vol. 2, No. 4, 248—260 (1968). — STERN, K.: Einige Beiträge genetischer Forschung zum Problem der Konkurrenz in Pflanzenbeständen (im Druck, 1969). — STRAND, L.: Plot sizes in field trials. *Zeitschr. Forstgen.* 4, 156—162 (1956). — WHITTLE, P.: On stationary processes in the plane. *Biometrika* 41, 434—449 (1954). — WHITTLE, P.: On the variation of yield variance with plot size. *Biometrika* 43, 337—343 (1956). — WRIGHT, J. W., and FREELAND, F. D.: Plot sizes in forest genetic research. *Pap. Mich. Ac. Sci. Arts and Letters*, 1958.

Versuchsergebnisse bei heteroplastischen Zirbenpfropfungen (*Pinus cembra* L.)

VON KURT HOLZER

Institut für Forstpflanzenzüchtung und Genetik, Forstliche Bundesversuchsanstalt Wien.

Einleitung

Sehr zahlreich sind die Versuche, die sich mit der Pfropfung von Waldbäumen befassen; ihr Zweck dient in erster Linie der Erhaltung von besonders ausgewählten Einzelindividuen; diese kann rein wissenschaftlichen Versuchen dienen, kann aber auch für die Anlage von Samenplantagen durchgeführt werden (SYRACH-LARSEN, LANGNER, ROHMEDER & SCHÖNBACH, WRIGHT u. a.)

Soweit diese Pfropfungen innerhalb der gleichen Art durchgeführt werden können, scheinen im allgemeinen keine besonderen Schwierigkeiten vorzuliegen; stehen jedoch für derartige Versuche nicht die benötigten Unterlagen zur Verfügung, ist man gezwungen, nach anderen Möglichkeiten zu suchen. Da diese Fälle öfter vorkommen — in vielen Fällen ist auch die Anzucht der arteigenen Unterlage mit Schwierigkeiten verbunden — versucht man zur Pfropfung Unterlagen von \pm nahe verwandten Arten heranzuziehen. Über die bis 1962 durchgeführten Pfropfungen dieser Art wurde eine Übersicht von STAIRS zusammengestellt; daraus ist ersichtlich, daß im allgemeinen bei vielen heteroplastischen Pfropfungen recht gute Pfropferfolge aufzuweisen sind, die umso eher zu gelingen scheinen, je näher die betreffenden Arten zueinander stehen. Ein besonderer Fall von heteroplastischen Pfropfungen ist vielleicht bei der Gattung *Pinus* gegeben, wenn es sich

um die Verwachsung von Arten aus den beiden Sektionen *Haploxyton* und *Diploxyton* handelt, die möglicherweise keine allzunahe Verwandtschaft haben (BEISSNER-FITSCHEN, MAYR, REHDER, zit. nach SCHENCK, SCHÜTT); aber auch in solchen Fällen sind schon Verbindungen innerhalb verschiedener Arten und sogar Familien gelungen, oft ohne dadurch eine merkbare Beeinträchtigung des Pfropferfolges zu verursachen (STAIRS, AHLGREN, PROKAZIN, JAKOVLEVA, u. a.).

Versuchsanstellung

Die Pfropfung von Reisern der *Pinus cembra* auf Unterlagen anderer Arten gewinnt dadurch besondere Bedeutung, daß Anzucht und frühes Jugendwachstum dieser Art mit Schwierigkeiten verbunden sind und vor allem auch lange Zeit beanspruchen (HOLZER 1960, 1969 b). Aus der Literatur wurden in letzter Zeit viele Hinweise bekannt, bei denen Arten der fünfnadeligen Kiefern mit Erfolg auf zweinadelige gepfropft wurden; den hier geschilderten Fällen ähnliche sind bei russischen Arbeiten gegeben, wobei zumeist *P. cembra* var. *sibirica* auf *P. silvestris* gepfropft wurde (SEWEROWA, NIKITIN, NENJUHIN, OPITZ 1959, GRABOVSKAJA, KAMALINOW, CHRAMOVA); auch die Pfropfung anderer fünfnadeliger Kiefernarten auf zweinadelige gelang oft mit Erfolg (PROKAZIN, NIKITIN, NENJUHIN, HEIMBUR-