

3. Segregation ratios of phenotypes — distinguished after the different colour of their leaves and their border or after the different colour of their bark — reveals the nonallelic genes interaction and a difactoriel basis of these criterions. 4. On the contrary after the segregation ratios, found in the four seedlings-groups of hybrids *P. generosa* X *P. 'serotina'*, cannot be established if the negative geotropicity of the stem is determined by the genes linkage or by a nonallelic genes interaction of two or more allelic pairs. 5. The segregation ratios of the phenotypes with different branching of the axial or shrubby growth indicate also nonallelic genes interactions. The differences in the axial or shrubby growth by the hybrids *P. generosa* X *P. 'serotina'* reveal a polyfactoriel basis, and the same differences by the five seedlings-groups of their hybrids the difactoriel basis.

The results of these observations prove that in populations of double crossing it is possible to estimate on the basis of segregation ratios not only the nonallelic interaction of genes, determining the morphologic criterions of individuals in these populations, but also certain qualities

of their individuals, characteristic for the mentioned criterions.

In this way the directionally selection of individuals in the populations of hybrid seedlings will be more easy and will facilitate as the early test as the effective selective treatments of young forest stands.

Literatur

BREWBAKER, J. L.: Angewandte Genetik, Grundlagen der modernen Genetik. Bd. I. G. Fischer, Stuttgart, 1967. — FALCONER, D. S.: Introduction to Quantitative Genetics. Oliver and Boyd, London, 1960. — HRUBÝ, K.: Genetika. Nakl. CSAV, Praha, 1961. — KAPPERT, H., und RUDOLF, W.: Grundlagen der Pflanzenzüchtung. Handbuch der Pflanzenzüchtung, Bd. 1. Parey, Berlin-Hamburg, 1958. — LANGNER, W.: Ergebnisse züchterischer Arbeiten mit Schwarzpappehn. Holz-Zentralblatt 88, 2509—2511 (1962). — LOBAŠEV, M. E.: Genetika. Nakl. CSAV, Praha, 1966. — MATHER, K.: The Genetical Structure of Population. Symp. Soc. Exp. Biol. 1953, 7, 66—95. — STERN, K.: Über die Erblichkeit des Wachstums. Züchter 26, 121—127 (1956). — VINCENT, G., und M. POLNAR: Heterosiseffekt bei Pappelhybriden. Silvae Genetica 19, 69—73, (1970).

Untersuchungen zur Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen in Pflanzenbeständen

V. Phänotypische Selektion und Konkurrenz

Von M. HÜHN*)

Aus vielen experimentellen Untersuchungen ist seit langem bekannt, daß Konkurrenz zwischen im Bestand benachbart aufwachsenden Pflanzen eine der wichtigsten Ursachen für die Variation und Kovariation konkurrenzempfindlicher Merkmale in Pflanzenbeständen darstellt. Hierbei spielt die gegenseitige Beeinflussung genetisch verschiedener Individuen, die als Nachbarn im Bestand aufwachsen, eine entscheidende Rolle.

In Versuchen der Pflanzenzüchtung — dabei aber ganz besonders beim Arbeiten mit Fremdbefruchtern — ist Konkurrenzvarianz gleich Fehlervarianz zu setzen, denn Konkurrenz verschleiert die genetisch bedingten Leistungsunterschiede und erschwert so die Einschätzung der auszuwählenden besten Pflanzen. Konkurrenz ist daher der entscheidendste Störfaktor bei der für die züchterische Praxis wichtigen und unerläßlichen phänotypischen Selektion. Weiter führt Nichtberücksichtigung von Konkurrenz zur überhöhten Schätzung der genetischen Varianz und damit auch zu einer überhöhten Schätzung der Heritabilität, die für Züchtungsprogramme und deren Erfolg die entscheidende numerische Größe darstellt; es ist sicher, daß die oft nur so geringen Selektionsgewinne in Züchtungsprogrammen zum großen Teil auf die Nichtberücksichtigung von Konkurrenzeffekten zurückzuführen sind.

Wir nehmen an, daß zur Beschreibung und quantitativen Einschätzung der Konkurrenzeigenschaften einer Population jeder Genotyp X zwei Merkmale besitzt: Konkurrenzfähigkeit (F_X) und Konkurrenzwirkung (W_X), die beide wie normale quantitative Merkmale vererbt werden. In allen Fällen betrachten wir nur den einfachsten Fall, nämlich eine zufallspaarende Population mit nur einem einzigen spaltenden Locus, dessen beide Allele pleiotropisch die beiden Merkmale F und W ihrer Träger beeinflussen. Die

Werte der drei Genotypen AA, Aa und aa (mit den Häufigkeiten p^2 , $2pq$ und q^2) in den Merkmalen F und W seien ($\gamma, \lambda, -\gamma$) bzw. ($6, \mu, -6$) und für den phänotypischen Wert P_X der Pflanze X gelte:

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

Dabei läuft die Summation $i(X)$ über die Nachbarn der Pflanze X. Um die Effekte der Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen untersuchen zu können, wurde in (1) angenommen, daß die Umweltkomponente nur die aus Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen entstehenden Anteile enthält, daß man also alle anderen Anteile zunächst einmal vernachlässigen kann. Die folgenden Überlegungen und Ergebnisse gelten jedoch — unter gewissen einschränkenden Voraussetzungen — auch bei Vorliegen sonstiger beliebiger Umwelteinflüsse (HÜHN 1972). Für eine nähere Beschreibung des Untersuchungsmodells (1) und seiner Eigenschaften und der weiteren Voraussetzungen der folgenden Konkurrenzbetrachtungen sei auf HÜHN (1969, 1970 a—c) verwiesen. In dieser Arbeit wird nur der Spezialfall rein additiver Genwirkung in den beiden Merkmalen F und W untersucht. Der allgemeine Fall mit Dominanz in den Genwirkungen und beliebigen Umwelteinflüssen soll in einer größeren theoretischen populationsgenetischen Arbeit (TAG 1972, in Vorbereitung) behandelt werden.

Im Falle rein additiver Genwirkung gilt für die Differenz AM der Populationsmittel der ursprünglichen (unselektierten) Population und der nach einmaliger phänotypischer Selektion folgenden Population (nach Zufallspaarung des selektierten Teils S):

$$AM = 2\Delta p (y - 46) \quad (2)$$

Im Spezialfall fehlender Dominanz ist der durch Selektion erzielte Gewinn also direkt proportional zu der Genfrequenzänderung; daher kann sich die weitere Betrachtung

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

tung der phänotypischen Selektion auf die Untersuchung der Funktion $\Delta p = f(p)$ beschränken. Die zunächst am meisten interessierende Frage ist natürlich: Gibt es (infolge von Konkurrenzeffekten) populationsgenetische Gleichgewichte $\Delta p = 0$, d. h. Populationen, in denen phänotypische Selektion (mit einer vorgegebenen Selektionsintensität s) keinen Gewinn ($\Delta M = 0$) mehr bringt? Existieren solche Gleichgewichte \hat{p}_i , so ist der Selektionsgewinn an diesen Stellen gleich Null und wegen der Stetigkeit der Funktion $\Delta p = f(p)$ ist der Selektionsgewinn ΔM in der Umgebung dieser Stellen \hat{p}_i klein. Die Existenz einer Reihe auseinanderliegender solcher Gleichgewichte würde eine phänotypische Selektion in Pflanzenbeständen mit starker Konkurrenz doch äußerst problematisch erscheinen lassen.

Die Hauptfrage ist also: Gibt es Gleichgewichte $\Delta p = 0$ und in welchen Konkurrenz- und Selektionsbereichen liegen sie?

Die drei verschiedenen Genotypen seien mit i , $i = 2, 1, 0$ ($2 = AA$, $1 = Aa$, $0 = aa$) bezeichnet und k_i , $i = 2, 1, 0$ sei die Anzahl der verschiedenen Phänotypengruppen des Genotyps i , die ganz in S enthalten sind. Liefern diese $k_2 + k_1 + k_0$ Phänotypengruppen (bei einer Selektionsintensität s , d. h. die $s\%$ besten Individuen werden selektiert) weniger als s , aber die nächsthöhere Phänotypengruppe ganz hinzugenommen mehr als s , so soll der zu s fehlende Rest von dieser nächsthöheren Phänotypengruppe zufallsmäßig entnommen werden. R_i sei der Anteil des Genotyps i in diesem zufallsmäßig zu entnehmenden Rest.

Als Bedingung für nichttriviale p -Werte mit $\Delta p = 0$ folgt dann die Beziehung

$$p(Q_2 - Q_1) + q(Q_1 - Q_0) + \frac{R - p \sum_{i=0}^2 R_i}{pq} = 0 \quad (3)$$

Dabei ist

$$Q_i = \sum_{v=0}^{k_i-1} \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \text{ und } R = R_2 + \frac{1}{2} R_1.$$

Gleichung (3) ist die allgemeine Gleichgewichtsbedingung $\Delta p = 0$, d. h. (3) ist auch gültig im allgemeinen Fall mit Dominanz in den Genwirkungen. Bei Selektionsvorhaben in Genetik und Züchtung kommt es oft nicht so sehr darauf an, eine bestimmte vorgegebene Selektionsintensität genau einzuhalten als vielmehr darauf, die phänotypisch so und soviel besten Phänotypen oder Phänotypengruppen zu selektieren. In diesem für die praktische Anwendung besonders interessierenden Fall der „Selektion ohne Rest“ ($R_0 = R_1 = R_2 = 0$) lautet die allgemeine Gleichgewichtsbedingung:

$$p(Q_2 - Q_1) + q(Q_1 - Q_0) = 0 \quad (4)$$

In dem hier nur betrachteten Spezialfall rein additiver Genwirkung in den beiden Merkmalen F und W gilt entweder

$$k_2 \geq k_1 \geq k_0 \text{ (in den Fällen } \gamma > 0, \delta > 0 \text{ und } \gamma > 0, \delta < 0) \\ \text{oder} \\ k_0 \geq k_1 \geq k_2 \text{ (in den Fällen } \gamma < 0, \delta > 0 \text{ und } \gamma < 0, \delta < 0).$$

Aus (4) folgt daher mit diesen Beziehungen als Gleichgewichtsbedingung:

$$k_2 = k_1 = k_0 \quad (5)$$

Für welche s gilt nun aber (5)?

Diese Bedingung (5) ist nur im Intervall $0 < |z| < 0,5$ erfüllbar (hierbei ist $z = \gamma : \delta$ gesetzt), und man erhält daher

als Gleichgewichtsbedingung:

$$0 < |z| < 0,5$$

$$\Delta p = 0 \Leftrightarrow s = \sum_{v=0}^k \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \text{ und } k \text{ mit } 0 \leq k \leq 8 \quad (6)$$

Gleichgewichte existieren also nur im z -Intervall $0 < |z| < 0,5$, d. h. nur im Bereich großer Konkurrenzvarianz. In diesem Bereich gibt es zu jeder Selektionsintensität s acht nichttriviale Genfrequenzen p mit $\Delta p = 0$. An diesen acht Stellen ist $\Delta M = 0$ und in ihrer Umgebung ist ΔM wegen der Stetigkeit der Funktion $\Delta p = f(p)$ klein. Wegen $\Delta p \geq 0$ für alle p sind diese Gleichgewichte instabil. Weiter gibt es zu jeder Selektionsintensität einen gleichgewichtsfreien p -Bereich; und zwar gilt für die Lage der Gleichgewichte \hat{p}_i bei einigen Selektionsintensitäten s :

$$\begin{array}{ll} s = 0,30 & : \hat{p}_i \geq 0,14 & \text{für } i = 1, 2, \dots, 8 \\ s = 0,20 & : \hat{p}_i \geq 0,18 & \text{für } i = 1, 2, \dots, 8 \\ s = 0,10 & : \hat{p}_i \geq 0,25 & \text{für } i = 1, 2, \dots, 8 \\ s = 0,05 & : \hat{p}_i \geq 0,31 & \text{für } i = 1, 2, \dots, 8 \\ s = 0,01 & : \hat{p}_i \geq 0,44 & \text{für } i = 1, 2, \dots, 8 \\ s = 0,001 & : \hat{p}_i \geq 0,58 & \text{für } i = 1, 2, \dots, 8 \end{array}$$

Je höher die Selektionsintensität ist, bei um so höheren Genfrequenzen liegen die Gleichgewichte. Bei genügend hohen Selektionsintensitäten existiert daher ein relativ großer gleichgewichtsfreier Genfrequenzbereich. Bei einem Selektionsverfahren hat man also die zu wählende Selektionsintensität nach der Genfrequenz des untersuchten Merkmals einzurichten. Einer Beeinflussung des Selektionserfolgs durch eine Erhöhung der Selektionsintensität können jedoch gewisse Grenzen gesetzt sein, wenn die Größe der Population begrenzt ist und infolgedessen starke Zufallswirkungen existieren können. Eine zu starke Selektionsintensität führt dann zu einem Inzuchtgrad in der ausgewählten Population, der den gewünschten Selektionserfolg teilweise wieder aufheben kann.

Diese hier erhaltenen Ergebnisse über die Existenz von Gleichgewichten $\Delta p = 0$ bei fortgesetzter phänotypischer Selektion sind auch noch unter einem anderen Gesichtspunkt von großem Interesse. In Populationsgenetik und Evolutionslehre ist die Bedeutung der Konkurrenz als wesentlichem Faktor der natürlichen Selektion seit langem erkannt, ohne daß jedoch ihr Einfluß auf die schließliche genetische Struktur von Pflanzenbeständen bekannt sei. SCHUTZ, BRIM und USANIS (1968) untersuchten erstmals Systeme mit durch Konkurrenzeffekte bedingten Rückkopplungsmechanismen, die zu stabilen populationsgenetischen Gleichgewichten führen können.

Auch das in zahlreichen experimentellen Untersuchungen immer wieder aufgefundene Phänomen des Aufrechterhaltens einer überraschend großen Zahl von Polymorphismen in Pflanzenbeständen (selbst bei hochgradig selbstbefruchtenden Arten) ist für Populationsgenetik und Evolutionslehre eine zentrale Frage, die bisher meist durch die Annahme eines Selektionsvorteils der Heterozygoten erklärt worden ist. Neben dieser Heterozygotenüberlegenheit-Hypothese liefern nun aber auch hier die Konkurrenzphänomene einen anderen Zugang zur Klärung dieser Effekte. Es zeigt sich nämlich, daß die Fitnesswerte der Genotypen sowohl frequenzabhängig als auch beeinflusst sind durch die Konkurrenzparameter benachbarter Genotypen. Wie SCHUTZ und USANIS (1969) durch Simulationsstudien zeigen konnten, führen solche Annahmen zu möglichen Erklärungen der Mechanismen für das Aufrechterhalten von Polymorphismen in Pflanzenbeständen.

Auch unsere Ergebnisse der Existenz von Gleichgewichten $\Delta p = 0$ bei fortgesetzter phänotypischer Selektion zei-

gen, daß Konkurrenzeffekte eine entscheidende Ursache für das Aufrechterhalten der Heterozygotie in Pflanzenbeständen sein können.

Auf diese Zusammenhänge wird unter allgemeineren Voraussetzungen (Dominanz, beliebige Umwelteinflüsse) in einer folgenden Arbeit ausführlich eingegangen werden (TAG 1972, in Vorbereitung).

Summary

Title of the paper: *Studies on competition between various genotypes in plant stands. V. Phenotypic selection and competition.*

Based on a simple linear model of competition (no dominance, no environmental variance except competitive effects) and under phenotypic selection (with constant selection intensity) in each generation the existence of equilibrium points $\Delta p = 0$ is shown. The relation of these results to the gain of phenotypic selection as well as the

importance of these equilibria points in explaining the maintenance of allelic polymorphisms in plant populations is pointed out and discussed.

Literaturverzeichnis

HÜHN, M.: Untersuchungen zur Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen in Pflanzenbeständen. Teile: I, II, III und IV. *Silvae Genetica* 18, 186—192, 1969 und *Silvae Genetica* 19, 22—31, 77—89, 151—164 (1970). — HÜHN, M.: Populationsgenetische Untersuchungen zur Konkurrenz in Pflanzenbeständen. I. Probleme der phänotypischen Selektion (Ein Locus, zwei Allele, ohne Dominanz). TAG 1972 (in Vorbereitung). — II. Probleme der phänotypischen Selektion (Ein Locus, zwei Allele, mit Dominanz). TAG 1972 (in Vorbereitung). — SCHUTZ, W. M., BRIM, C. A., and USANIS, S. A.: Inter-genotypic competition in plant populations. I. Feedback systems with stable equilibria in populations of autogamous homozygous lines. *Crop Science* 8, 61—66 (1968). — SCHUTZ, W. M., and USANIS, S. A.: Inter-genotypic competition in plant populations. II. Maintenance of allelic polymorphisms with frequency dependent selection and mixed selfing and random mating. *Genetics* 61, 875—891 (1969).

Cultivating and Fertilizing Stimulate Precocious Flowering in Loblolly Pines

By RONALD C. SCHMIDTLING

Any practical technique for stimulating early flowering of seedlings would be valuable in tree-improvement programs. The study described here tested the effects of cultivation and fertilization on early flowering of loblolly pine (*Pinus taeda* L.) in a plantation established on the Harrison Experimental Forest in southern Mississippi in 1960.

Materials and Methods

The study area, about 20 miles north of the Gulf of Mexico, had been stocked with second-growth longleaf pines before it was clearcut in 1958—59. Slope is less than 5 percent on the gently rolling land. The soils are upland fine sandy loams in the Bowie and Shubuta agricultural series and are low in nitrogen, phosphorus, and potassium. Soil samples taken at depths of 4 to 6 inches averaged 0.027 percent N, 2.23 ppm P_2O_5 , and 0.043 meq K/100 g of soil.

The plantation consisted of twenty 200-tree plots, each surrounded by two rows of border trees. The spacing was 10 ft by 10 ft. Five treatments were each replicated four times in a randomized block design.

The treatments were:

- Check, no cultivation or fertilizer
- Cultivation but no fertilizer
- Cultivation and a single application of 100 lb N (as ammonium nitrate), 50 lb P_2O_5 (as superphosphate), and 50 lb K_2O (as muriate of potash) per acre
- Cultivation and a single application of 200 lb N, 100 lb P_2O_5 , and 100 lb K_2O per acre
- Cultivation and a single application of 400 lb N, 200 lb P_2O_5 , and 200 lb K_2O per acre.

The fertilizer was applied in May of the second year in the field; cultivating was done three or four times a year for

the first 3 years. Seedlings that died soon after planting were replaced.

Trees were examined to determine the numbers of male flowers and cones after 1, 2, 3, and 4 years in the field; cones after 5, 6, and 9 years; and female flowers after 1, 2, 3, 4, and 7 years. Survival after 9 years in the field was uniformly high, varying only from 94.5 to 97.8 percent within treatments. The results of individual treatments, therefore, are based on the reactions of at least 756 trees. Differences due to treatment were statistically analyzed at the 0.05 level.

Results and Discussion

Male flowering. — One tree bore male flowers 3 years after planting; it had been cultivated and fertilized. The next year, 67 trees had male flowers. None were on control plots, and all but one were on fertilized plots (Figure 1).

GIERTYCH and FORWARD (1966) found that fertilizing with nitrogen caused a shift from male flowering to female flowering in a study involving 20 mature *P. resinosa* AIT. SWEET and WILL (1965) associated a deficiency in nitrogen with an increase in male flowering of rooted cuttings from several reproductively mature *P. radiata* D. DON. VAN BUIJTENEN (1966) found that fertilization decreased male flowering of *P. taeda*, and BARNES and BENGTON (1968) found no effect on flowering of *P. elliotii* ENGELM.

These studies differed from the present study in that they measured flowering in mature trees or in vegetatively propagated material from mature trees. The material of the present study was juvenile, and no flowering had occurred before the study was initiated. Fertilization may decrease male flowering in mature loblolly pines, but it also promotes precocious flowering.

Female flowering. — After 3 years in the field, 12 trees bore female flowers; all were on fertilized plots. The effects of treatment were also apparent in subsequent years. Cultivation alone doubled the number of trees flowering in both the fourth and seventh years after planting (Figure

¹) Associate Plant Geneticist at the Institute of Forest Genetics, Southern Forest Experiment Station, USDA Forest Service, Gulfport, Mississippi. Grateful acknowledgment is made to the late Dr. LLOYD F. SMITH, who provided some of the data.