

des Rechners übersteigen. Ist es andererseits möglich, die Definition eines Parameters auf die Allel-Wahrscheinlichkeiten zurückzuführen, dann reduziert sich aufgrund der Beziehung (3a) und der dort eingehenden Matrix X die Speicherkapazität im wesentlichen auf nur $2N^2$ Plätze. In diesem Falle bliebe das Modell also auch für größere N praktikabel.

Als Ausweg aus den rechentechnischen Schwierigkeiten, welche sich bei einer exakten Ermittlung der Verteilung der Zustände in jeder Generation ergeben, bietet sich die Simulation von Ketten genotypischer Zustände an. Die Wahrscheinlichkeiten gewisser interessierender Zustände in den einzelnen Generationen lassen sich dann mit Hilfe ihrer relativen Häufigkeiten aus einer entsprechend großen Anzahl von unabhängigen Wiederholungen solcher Simulationen schätzen. Abschließend soll noch kurz die Vorgehensweise bei der Simulation einer Kette beschrieben werden: Man beginnt mit dem Ausgangszustand H_1 und erzeugt zufällig einen genotypischen Zustand der Generation 1, indem man z. B. an der Stelle 1 eines der beiden dort vorhandenen Allele (11) bzw. (21) jeweils mit der Wahrscheinlichkeit $1/2$ als Eizelle greift. Weiterhin ist die Verteilung der von den einzelnen Stellen stammenden, befruchtungsfähigen Pollen, die sich an der Stelle 1 befinden mit $y_{11}, y_{21}, \dots, y_{N1}$ gegeben. Man wählt also aus dieser Grundgesamtheit eine Stelle und von dieser Stelle wiederum mit der Wahrscheinlichkeit $1/2$ eines der beiden Allele als Pollen, der mit der bereits gegriffenen Eizelle die Zygote bildet. Dies geschieht für alle Stellen $1 = 1, \dots, N$. Alle folgenden Generationen entstehen immer wieder auf die gleiche Weise aus den vorangehenden.

Zusammenfassung

Es wurde die Verteilung der Genotypen eines Locus über eine diploide Pflanzenpopulation endlicher konstanter Größe unter folgenden zusätzlichen Modellannahmen untersucht: Ortsgebundenheit der Pflanzen; diskrete Generationen; Konstanz der Eizellen- sowie Pollenproduktion und Pollenverteilungen der einzelnen Pflanzen in allen Generationen; Ausschluß von Pollenimmigration, Mutation und

Selektion. Die wahrscheinlichkeitstheoretische Formulierung dieser Annahmen führte zu einer Darstellung als MARKOFF-Kette, welche ihrerseits Bedingungen nahelegte, unter welchen sich die Population mit Wahrscheinlichkeit 1 auf ein Allel fixiert, bzw. unter welchen sich im Laufe der Zeit die Wahrscheinlichkeiten eines Allels an allen Stellen mehr und mehr einander angleichen.

Aufgrund des unverhältnismäßig hohen Rechenaufwandes, der sich bei der explizierten Bestimmung gewisser populationsgenetischer Parameter aus den hergeleiteten Beziehungen ergäbe, wurde ein auf diesen Beziehungen aufbauendes Simulationsverfahren beschrieben, das mit gleicher Allgemeinheit Schätzungen beliebiger Parameter bei wesentlich geringerem Rechenaufwand ermöglicht.

Schlagworte: Pflanzenpopulationen, MARKOFF-Kette.

Summary

We investigated the distribution of the genotypes on one locus over a diploid plant population of finite constant size using the following additional model assumptions: stationary plants; discrete generations; constancy of egg cell productions, pollen productions, and pollen distributions of the plants in all generations; exclusion of pollen immigration, mutation and selection. The probability-theoretical formulation of these assumptions led to a representation of a MARKOV chain. From this we found out the conditions under which the probability of fixation of the population on one allele is 1, and under which the probabilities of one allele at every place converge with time to the same value.

Because of the excessively high extense of computation needed by using the model formulas for determining some specific population genetic parameters we derived from the same model assumptions a simulation procedure with which any parameter can be estimated.

Literatur

CHUNG, KAI-LAI: Markov Chains with Stationary Transition Probabilities, Springer Verlag, 1960. — GIRAULT, M.: Stochastic Processes. Springer Verlag, 1966. — KARLIN, S.: Equilibrium Behavior of Population Genetic Models with non-Random Mating. Gordon a. Breach, 1970. — WRIGHT, S.: Isolation by Distance. Genetics 28, 114—138 (1943). — WRIGHT, S.: Isolation by Distance Under Diverse Systems of Mating. Genetics 31, 39—59 (1946).

Genetische Strukturen von endlichen Pflanzenpopulationen konstanter Größe

II. Verwandtschaftsgrad und Inzuchtgrad von Pflanzen an speziellen Stellen im Bestand

Von H.-R. GREGORIUS¹⁾

(Eingegangen September / Revision November 1972)

Gegenstand der folgenden Ausführungen ist die Eliminierung zweier populationsspezifischer Größen aus einem allgemeinen Modell zur Beschreibung einer als MARKOFF-Kette darstellbaren Verteilung der Genotypen über die Population (GREGORIUS 1973). Alle Termini und Bezeichnungen, die im Zusammenhang nicht ausdrücklich neu definiert sind, wurden aus dieser Arbeit übernommen.

Die Beschreibung der genetischen Entwicklung eines

Pflanzenbestandes in voller Allgemeinheit mittels der Verteilungen seiner möglichen genotypischen Zustände in jeder Generation, führt bei expliziter Bestimmung gewisser populationsgenetischer Parameter aus dieser Darstellung zu unüberwindlichen rechentechnischen Schwierigkeiten. Man sieht sich daher in solchen Fällen gezwungen, einfachere Ansätze, die selbstverständlich auf denselben grundsätzlichen Gedanken beruhen und dieselbe Allgemeinheit wahren, zu wählen.

In vielerlei Beziehungen, insbesondere für die Präzision des Begriffes der Nachbarschaft besitzen die Parameter In-

¹⁾Lehrstuhl für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung, Universität Göttingen, 34 Göttingen-Weende, Büsingenweg 2.

zuchtgrad und Verwandtschaftsgrad von Individuen, deren Definitionen in Übereinstimmung mit MALECOR (1948) angenommen werden, vorrangige Bedeutung. Im Rahmen des hier betrachteten Modells soll I_t^l den Inzuchtgrad einer Pflanze an der Stelle l in der Generation t , bzw. V_{lk}^t den Verwandtschaftsgrad zweier Pflanzen an den verschiedenen Stellen l und k ($l \neq k$) bezeichnen. Zur Berechnung von I_t^l und V_{lk}^t werden die entsprechenden möglichen Kombinationen von Eizellen und Pollen an einer Stelle resp. an zwei verschiedenen Stellen gebildet und auf ihre Identität durch Abstammung (MALECOR) hin untersucht.

Es werden im folgenden die Symbole δ_l , φ_l für Pollen resp. Eizellen, die an der Stelle l gebildet werden benutzt und $V_{ll}^t := \frac{1}{2}(1 + I_t^l)$ für alle Stellen l und Generationen t gesetzt.

(a) I_t^l : Eizelle und Pollen können vom selben Allel der Stelle l , oder von verschiedenen Allelen derselben Stelle l stammen, in welchem letzterem Falle sie dann mit der Wahrscheinlichkeit I_t^{l-1} identisch sind; der Pollen stammt von einer anderen Stelle i ($i \neq l$) und ist daher mit der Wahrscheinlichkeit V^{t-1}_{il} identisch zur Eizelle an der Stelle i ; daher

$$I_t^l = \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2} y_{ll} \cdot 2 + \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2} y_{ll} \cdot 2 \cdot I_t^{l-1} + \sum_{i \neq l} y_{il} \cdot V^{t-1}_{il} = \sum_i y_{il} V^{t-1}_{il} \quad (1)$$

(b) V_{lk}^t : An den Stellen l und k können folgende Kombinationen von Eizellen und Pollen gegriffen werden:

$$\delta_l \times \delta_k, \varphi_l \times \varphi_k, \varphi_l \times \delta_k, \delta_l \times \varphi_k$$

Mögliche Identitäten innerhalb der einzelnen Kombinationen:

$\delta_l \times \delta_k$: Beide Pollen stammen von derselben Stelle a und tragen dasselbe Allel; beide von derselben Stelle a stammenden Pollen tragen verschiedene Allele, die dann mit der Wahrscheinlichkeit I_t^{a-1} identisch sein müssen; beide Pollen stammen von verschiedenen Stellen a und j und sind daher mit der Wahrscheinlichkeit V^{t-1}_{aj} identisch.

$\varphi_l \times \varphi_k$: Beide Eizellen sind mit der Wahrscheinlichkeit V^{t-1}_{lk} identisch.

$\varphi_l \times \delta_k$: Eizelle und Pollen stammen von derselben Stelle l und tragen dasselbe Allel; Eizelle und Pollen stammen von derselben Stelle l und tragen verschiedene Allele, die dann mit der Wahrscheinlichkeit I_t^{l-1} identisch sind; der Pollen stammt von einer anderen Stelle a ($a \neq l$) und ist daher mit der Wahrscheinlichkeit V^{t-1}_{la} identisch zu der Eizelle an der Stelle l .

$\delta_l \times \varphi_k$: Analog wie $\varphi_l \times \delta_k$.

Die Gesamtwahrscheinlichkeit aus all diesen Kombinationen in der gleichen Reihenfolge lautet:

$$V_{lk}^t = \left[\sum_a \frac{1}{4} \cdot \frac{1}{2} y_{al} \cdot \frac{1}{2} y_{ak} \cdot 2 + \sum_a \frac{1}{4} \cdot \frac{1}{2} y_{al} \cdot \frac{1}{2} y_{ak} \cdot 2 \cdot I_t^{a-1} + \sum_{a \neq j} \frac{1}{4} \cdot y_{al} y_{jk} \cdot V^{t-1}_{aj} + \frac{1}{4} \cdot V^{t-1}_{lk} + \left[\frac{1}{4} \cdot \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2} y_{lk} \cdot 2 + \frac{1}{4} \cdot \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2} y_{lk} \cdot 2 \cdot I_t^{l-1} + \sum_{a \neq l} \frac{1}{4} \cdot y_{ak} \cdot V^{t-1}_{la} \right] + \left[\frac{1}{4} \cdot \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2} y_{kl} \cdot 2 + \frac{1}{4} \cdot \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2} y_{kl} \cdot 2 \cdot I_t^{k-1} + \sum_{a \neq k} \frac{1}{4} \cdot y_{al} \cdot V^{t-1}_{ka} \right] \right] = \frac{1}{4} \cdot \sum_{a,j} y_{al} y_{jk} V^{t-1}_{aj} + \frac{1}{4} \cdot V^{t-1}_{lk} + \frac{1}{4} \cdot \sum_a y_{ak} V^{t-1}_{la} + \frac{1}{4} \cdot \sum_a y_{al} V^{t-1}_{ka} \quad (2a)$$

Hierin ist $I_0^l = 0$ und daher $V_{ll}^0 = \frac{1}{2}$, $V_{lk}^0 = 0$ für $l \neq k$. Es gilt also insbesondere:

$$I_1^l = \frac{1}{2} y_{ll}; V_{lk}^1 = \frac{1}{8} \cdot \sum_a y_{al} y_{ak} + \frac{1}{8} y_{lk} + \frac{1}{8} y_{kl} \quad (2b)$$

Um eine geschlossene Darstellung von (2a), i. e. ein-

schließlich des Falles $l = k$, zu erreichen, schreiben wir unter Benutzung des Kroneckersymbols

$$\delta_{lk} = \begin{cases} 1 & \text{für } l = k \\ 0 & \text{für } l \neq k \end{cases}$$

$$V_{lk}^t = (1 - \delta_{lk}) \cdot \frac{1}{4} \cdot \left(\sum_{a,j} y_{al} y_{jk} V^{t-1}_{aj} + V^{t-1}_{lk} \right) + \frac{1}{4} \cdot \sum_a y_{ak} V^{t-1}_{la} + \frac{1}{4} \cdot \sum_a y_{al} V^{t-1}_{ka} + \frac{1}{2} \cdot \delta_{lk} \quad (2)$$

Den Fall $l = k$, also $V_{ll}^t = \frac{1}{2}(1 + I_t^l)$, bestätigt man leicht mit Hilfe von (1).

Es soll nun durch vollständige Induktion bewiesen werden, daß für beliebige Befruchtungswahrscheinlichkeiten y_{lk} sowohl die Inzucht- als auch die Verwandtschaftsgrade monoton wachsen.

Nach (1), (2b) gilt:

$$I_1^l \geq y_{ll} V_{ll}^1 = y_{ll} \frac{1}{2} (1 + I_1^l) \geq \frac{1}{2} y_{ll} = I_1^l$$

und nach (2a), (2b):

$$V_{lk}^2 \geq \frac{1}{4} \cdot \sum_a y_{al} y_{ak} V_{aa}^1 + \frac{1}{4} y_{lk} V_{ll}^1 + \frac{1}{4} y_{kl} V_{kk}^1 \geq \frac{1}{8} \cdot \sum_a y_{al} y_{ak} + \frac{1}{8} y_{lk} + \frac{1}{8} y_{kl} = V_{lk}^1 \text{ für alle } l \neq k.$$

Der abschließende Induktionsschluß von t auf $t+1$ läßt sich aus (2) direkt ablesen. Folglich sind die V_{lk}^t für alle l, k (damit also auch die I_t^l für alle l) monoton wachsende Funktionen von t .

Gleich anschließend wollen wir noch eine Majorante für das monotone Wachstum der V_{lk}^t herleiten.

Sei $K^t := \max_{l \neq k} V_{lk}^t$ und $L^t := \max_l V_{ll}^t$ für jedes t , dann

erhalten wir aus (2):

$V_{lk}^t \leq K^{t-1} + \frac{1}{4} (L^{t-1} - K^{t-1}) (\sum_a y_{al} y_{ak} + y_{lk} + y_{kl})$ für $l \neq k$, woraus man aufgrund der steigenden Monotonie der V_{lk}^t schließt, daß $L^{t-1} - K^{t-1} \geq 0$ für alle t ist. Daher gilt nach (2b):

$$V_{lk}^t \leq K^{t-1} + 2K^1 (L^{t-1} - K^{t-1}) \text{ und}$$

$$V_{ll}^t \leq \frac{1}{2} (1 + K^{t-1}) + (2L^1 - 1) (L^{t-1} - K^{t-1}), \text{ so daß}$$

$$K^t \leq K^{t-1} + 2K^1 (L^{t-1} - K^{t-1}) \text{ bzw.}$$

$$L^t \leq \frac{1}{2} + (2L^1 - 1) L^{t-1} + (\frac{3}{2} - 2L^1) K^{t-1}$$

Wiederum aufgrund der steigenden Monotonie der L^t bzw. K^t gilt:

$$K^t \leq L^t - \frac{1}{2} (1 - 2K^1)^t, \text{ da } L^0 = \frac{1}{2} \text{ und } K^0 = 0 \text{ sind.}$$

Somit wird

$$L^t \leq 1 - (\frac{1}{2})^{t+1} - (\frac{3}{4} - L^1) \cdot \frac{(\frac{1}{2})^t - (1 - 2K^1)^t}{2K^1 - \frac{1}{2}}$$

Hieraus folgt dann (s. o.)

$$K^t \leq 1 - \frac{1}{2} ((\frac{1}{2})^t + (1 - 2K^1)^t) -$$

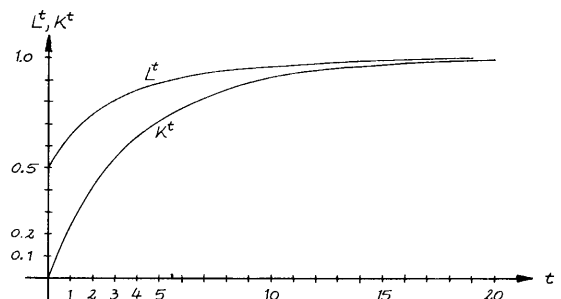
$$- (\frac{3}{4} - L^1) \cdot \frac{(\frac{1}{2})^t - (1 - 2K^1)^t}{2K^1 - \frac{1}{2}}$$

In beiden Fällen muß natürlich $K^1 \neq \frac{1}{4}$ sein. Im Falle $K^1 = \frac{1}{4}$ erhalten wir:

$$L^t \leq 1 - (\frac{1}{2})^{t+1} - t (\frac{3}{4} - L^1) (\frac{1}{2})^{t-1} \text{ bzw.}$$

$$K^t \leq 1 - (\frac{1}{2})^t - t (\frac{3}{4} - L^1) (\frac{1}{2})^{t-1}.$$

Das allgemeine Verhalten dieser Majoranten demonstriert das folgende graphisch dargestellte Beispiel, in welchem $K^1 = 0.1$ und $L^1 = 0.65$ gewählt wurde:



Als Bezugsgröße für die Beurteilung aus speziell vorgegebenen Populationen berechneter Parameter dient zumeist die zufallspaarende Population, deren Charakteristikum darin besteht, daß die Befruchtungswahrscheinlichkeiten untereinander gleich sind.

Im Falle $R \neq 0$ ist daher $y_{lk} = \frac{1}{N}$ für alle l, k , und im Falle $R = 0$ ist $y_{kk} = 0$ für alle k , bzw. $y_{lk} = \frac{1}{N-1}$ für $l \neq k$ und $I_t^1 = I_t$.

Aus (1) und (2a) erhalten wir folglich im Falle:

$$R \neq 0: V^t = \frac{1}{4} V^{t-1} \cdot \frac{N(N-1)}{N^2} + \frac{1}{4} \cdot \frac{1}{2} (1 + I^{t-1}) \cdot \frac{N}{N^2} + \\ + \frac{1}{4} V^{t-1} + \frac{1}{4} V^{t-1} \cdot \frac{N-1}{N} \cdot 2 + \\ + \frac{1}{4} \cdot \frac{1}{2} (1 + I^{t-1}) \cdot \frac{1}{N} \cdot 2 = (1 - \frac{3}{4N}) V^{t-1} + \\ + \frac{3}{8N} (1 + I^{t-1}) \text{ und } I^t = (1 - \frac{1}{N}) V^{t-1} + \\ + \frac{1}{2N} (1 + I^{t-1});$$

$R = 0: I^t = V^{t-1}$ und

$$V^t = \frac{1}{4} V^{t-1} \cdot \frac{N(N-1) - (N-1) - (N-2)}{(N-1)^2} + \\ + \frac{1}{4} \cdot \frac{1}{2} (1 + I^{t-1}) \cdot \frac{N-2}{(N-1)^2} + \frac{1}{4} V^{t-1} + \\ + \frac{1}{4} V^{t-1} \cdot \frac{N-2}{N-1} \cdot 2 + \\ + \frac{1}{4} \cdot \frac{1}{2} (1 + I^{t-1}) \cdot \frac{1}{N-1} \cdot 2 = \\ = \frac{4N^2 - N + 8}{4(N-1)^2} \cdot V^{t-1} + \frac{3N-4}{8(N-1)^2} \cdot (1 + I^{t-1}).$$

Besonderes Interesse dürfte ein Vergleich dieser Ergebnisse (die wohlgerne für monözische Populationen, deren Individuen ortsgebunden sind, gelten) mit denen für monözische zufallspaarende Populationen, deren Individuen nicht ortsgebunden sind, verdienen. Wie allgemein bekannt, befolgen die Inzuchtgrade in letzterem Falle folgende Rekursionsformeln (siehe z. B. CROW & KIMURA 1970):

$$\text{Mit Selbstung (} R \neq 0 \text{): } I^t = \frac{1}{2N} + (1 - \frac{1}{2N}) I^{t-1}_0$$

ohne Selbstung ($R = 0$): $I^t = (1 - \frac{1}{N}) I^{t-1}_0 + \frac{1}{2N} (1 + I^{t-2}_0)$ und bei Ortsgebundenheit, wenn man die oben hergeleiteten Gleichungen nur in Abhängigkeit von den Inzuchtgraden ausdrückt:

$$R \neq 0: I^t = \frac{3}{8N} + (1 - \frac{1}{4N}) I^{t-1} - \frac{1}{8N} I^{t-2},$$

$$R = 0: I^t = \frac{4N^2 - N + 8}{4(N-1)^2} \cdot I^{t-1} + \frac{3N-4}{8(N-1)^2} (1 + I^{t-2})$$

Trotz der scheinbar offensichtlichen Unterschiede zwischen den I^t_0 und I^t , stellt man praktisch jedoch nur unwesentliche Abweichungen fest, wie an nebenstehenden numerischen Beispielen demonstriert werden soll.

Aus diesen Beispielen vermutet man die Gültigkeit der Ungleichung $I^t \leq I^t_0$, deren exakten Beweis wir jedoch wegen seiner Aufwendigkeit hier nicht anführen wollen.

Gleichung (2) erweist sich aufgrund der relativ niedrigen benötigten Speicherkapazität (ungünstigenfalls im wesentlichen $N(2N+1)$ Speicherplätze) bei der Berechnung von Verwandtschaftsgraden als durchaus praktikabel und ist daher jedem Simulationsverfahren vorzuziehen.

Zum Abschluß soll noch darauf hingewiesen werden, daß

		N = 5					
		t = 5	t = 10	t = 20	t = 30	t = 40	t = 50
R ≠ 0	I^t_0	0.4095	0.6513	0.8784	0.9576	0.9852	0.9948
	I ^t	0.3475	0.5631	0.8041	0.9122	0.9606	0.9823
R = 0	I^t_0	0.3212	0.5766	0.8353	0.9359	0.9751	0.9903
	I ^t	0.2845	0.5248	0.7904	0.9076	0.9592	0.9820
		N = 50					
		t = 5	t = 10	t = 20	t = 30	t = 40	t = 50
R ≠ 0	I^t_0	0.0490	0.0961	0.1821	0.2603	0.3310	0.3950
	I ^t	0.0394	0.0754	0.1423	0.2046	0.2624	0.3161
R = 0	I^t_0	0.0486	0.0948	0.1805	0.2581	0.3284	0.3920
	I ^t	0.0299	0.0659	0.1340	0.1972	0.2557	0.3100
		N = 500					
		t = 5	t = 10	t = 20	t = 30	t = 40	t = 50
R ≠ 0	I^t_0	0.0050	0.0100	0.0198	0.0296	0.0392	0.0488
	I ^t	0.0040	0.0085	0.0159	0.0232	0.0305	0.0378
R = 0	I^t_0	0.0050	0.0099	0.0198	0.0295	0.0392	0.0487
	I ^t	0.0030	0.0067	0.0142	0.0215	0.0289	0.0361

der monotone Anstieg der Verwandtschafts- und Inzuchtgrade nicht notwendig in allen Fällen auch deren Konvergenz gegen 1 einschließen muß. Eine ähnliche Feststellung wurde bereits im ersten Teil dieser Arbeit (GREGORIUS 1973) bzgl. der Wahrscheinlichkeit für Fixierung des Bestandes auf ein Allel getroffen. Das dort gefundene Kriterium soll uns auch nun dazu dienen, ein Gegenbeispiel zu konstruieren.

Vorerst wollen wir erwähnen, daß an zwei verschiedenen Stellen l und k mit $y_{ll} = y_{kk} = 1$ (i. e. ausschließlich Selbstung an diesen Stellen) $V^t_{ll} = 1 - (\frac{1}{2})^{t+1}$ und $V^t_{lk} = 0$ für alle t ist, wie man leicht aus (1) bzw. (2a) herleitet.

Sei nun $N = 3$, $y_{11} = y_{33} = 1$ und $y_{22} \neq 1$, so folgt aus (2a):

$$V^t_{12} = \frac{1}{4} \cdot \sum_a y_{j_2} V^{t-1}_{1j} + \frac{1}{4} \cdot V^{t-1}_{12} + \frac{1}{4} \cdot \sum_a y_{j_2} V^{t-1}_{1a} + \\ + \frac{1}{4} \cdot V^{t-1}_{12} = \frac{1 + y_{22}}{2} \cdot V^{t-1}_{12} +$$

$$+ \frac{y_{12}}{2} \cdot V^{t-1}_{11} = p \cdot V^{t-1}_{12} + q \cdot (1 - (\frac{1}{2})^t),$$

worin $p = \frac{1 + y_{22}}{2}$ und $q = \frac{y_{12}}{2}$ gesetzt wurde. Nach Aus-

föhrung dieser Rekursion erhält man:

$$V^t_{12} = q (1 - (\frac{1}{2})^t) + pq (1 - (\frac{1}{2})^{t-1}) + \\ + p^2 q (1 - (\frac{1}{2})^{t-2}) + \dots + p^{t-1} q (1 - \frac{1}{2}) + p^t V^0_{12} = \\ = q (1 + p + p^2 + \dots + p^{t-1}) - q ((\frac{1}{2})^t + p(\frac{1}{2})^{t-1} + \\ + p^2(\frac{1}{2})^{t-2} + \dots + p^{t-1} \cdot \frac{1}{2}) < q \cdot \frac{1 - p^t}{1 - p} \rightarrow \frac{q}{1 - p} = \frac{y_{12}}{1 - y_{22}};$$

hierin können y_{12} und y_{22} immer so gewählt werden, daß der Bruch echt kleiner als 1 ist. q.e.d.

Stellt man sich die beiden Pflanzen an den Stellen 1 und 3 auf zwei Anhöhen stehend vor, die so weit voneinander entfernt sind, daß zwischen ihnen kein Pollentransport mehr stattfindet und placiert die Stelle 2 in einem Tal derart, daß sie von 1 und 3 bestäubt werden kann, dann erhält man eine Realisierung des obigen Beispiels.

Zusammenfassung

Um die Verschiedenartigkeit der Nachbarschaftsverhältnisse in einem Pflanzenbestand endlicher, konstanter Größe, dessen Individuen ortsgebunden sind, beurteilen zu können, wurden sowohl Verwandtschafts- als auch Inzuchtgrade an den einzelnen Stellen berechnet. Es erwies sich, daß die beiden Parameter bei beliebiger Vorgabe der Befruchtungswahrscheinlichkeiten von Generation zu Generation monoton anstiegen, aber nicht notwendig in allen

Fällen gegen 1 streben müssen. Aus den Bestimmungsgleichungen wurde eine Abschätzung des maximalen Anstieges der Verwandtschaftsgrade abgeleitet.

Unter der Annahme von Zufallspaarung wirkte sich die Aufhebung der Ortsgebundenheit in einer (allerdings nur schwachen) Erhöhung der Inzuchtgrade aus. Der für die explizite Berechnung von Verwandtschaftsgraden aus den hergeleiteten Gleichungen nötige Aufwand kann als relativ gering bezeichnet werden.

Schlagworte: Verwandtschaft, Ortsgebundenheit.

Summary

In view of the heterogeneous neighborhood conditions within a plant stand of finite, constant size whose individuals are stationary, we computed the coefficients of relationship as well as the coefficients of inbreeding for all the single places. Given arbitrary probabilities of fertilization, it showed that both parameters increased steadily from generation to generation, but didn't necessarily con-

verge to 1 in all cases. From the determining equations we derived an evaluation of the maximum increase of the coefficients of relationship. Under the assumption of random mating, the removal of stationarity caused a slight raising of the coefficients of inbreeding. Using the derived equations, the expense required for computing coefficients of relationship is relatively low.

Anmerkung

Die zur Stützung der theoretischen Ableitungen vorgenommenen Simulationen und Berechnungen wurden durch eine Beihilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft gefördert.

Literatur

Crow, J. F., and M. Kimura: An introduction to population genetics theory. Harper & Row, 1970. — Gregorius, H. R.: Genetische Strukturen von endlichen Pflanzenpopulationen konstanter Größe. I. *Silvae Genetica* 22, 30—33 (1973). — Malecot, G.: Les mathématiques de l'hérédité. Masson et Cie, Paris, 1948.

Assam and Burma Ecotypes of *Pinus kesiya* Flower Differently in Zambia

By T. F. GEARY¹⁾

(Received October / Revised December 1972)

Introduction

Pinus kesiya ROYLE ex GORDON (BURLEY, 1972) has a wide, disjunct distribution in Southeast Asia (synonym *Pinus insularis*, map 38 in CRITCHFIELD and LITTLE, 1966). Whether it should be classified as a single species of several distinct ecotypes, or as two or more species, is unresolved.

Taxonomic studies have utilized the many seed sources of *P. kesiya* planted in Zambia (GULDAGER and GREENWOOD, In press). A source from Assam and one from Burma were compared in this study. Wood characteristics of the two seed sources differ statistically, although the differences are small (BURLEY, 1970; BURLEY, ADLARD, and WATERS, 1970; BURLEY and ANDREW, 1970). Leaves and cones differ between the two and between them and seed sources from Thailand, Viet Nam, and the Philippines in a manner suggesting a latitudinal cline (BURLEY, *et al.*, 1972; HANS, 1972). However, HANS recommended that ecotypes from Assam, Burma, and Thailand be considered as a group and that this be given a separate rank within the species. JONES (1967) lumped Assamese and Burmese ecotypes for silvicultural purposes, presumably because of similar slow growth in relation to other ecotypes (GULDAGER and GREENWOOD, In press) and not because of taxonomic identity.

Materials and Methods²⁾

A line of seven trees was selected at random from a possible seven lines (excluding surrounds) in each of three

plots of each seed source in a replicated provenance trial of *P. kesiya* planted in November, 1963. The trees are located at 12.5° south latitude and 1200 meters above sea level. Climate is upland, tropical wet and dry (TREWARTHA, 1968), with rains occurring from November through April, and little or no rain from May through October. Flowering was recorded at 9 to 20 day intervals from January 25 to November 2, 1967, the fourth year after planting. The numbers of female strobili receptive to pollination (PARTINSON, BURLEY, and GEARY, 1969) and clusters of ripe catkins, i. e., shedding or almost shedding pollen, were estimated on each tree (GEARY, 1972). The females recorded were, in general, a new lot at each date because of the short period of receptivity for an individual, and therefore, the quantities could be summed from date to date to produce cumulative numbers for analyses. But ripeness of individual clusters of catkins often overlapped from one date to the next, so their numbers could not be summed cumulatively. The numbers of trees with flowers were compared by chi-square and quantities of flowers were compared by analysis of variance.

Results and Conclusions

During the last half of the wet season and the early part of the dry season (February—June), trees from Assam flowered lightly to moderately, while trees from Burma flowered only slightly (*Figure 1*). There was a period of a few weeks in early winter in which flowering on trees from Assam was inhibited, but in which flowering on Burmese trees was increasing. Heavy flowering of both seed sources occurred through most of the last four months of the dry season (July—October). Approximately equal quantities of female flowers were produced by the two seed sources from July through October, but the quantity of catkin clusters

¹⁾ Formerly Tree Physiologist, Forest Genetics Research Laboratory, Agricultural Research Council of Central Africa, Kitwe, Zambia; and now Plant Physiologist, Institute of Tropical Forestry, USDA Forest Service, Río Piedras, Puerto Rico. — Present address: Forest Resources Laboratory, P. O. Box 938, Lehigh Acres, Florida 33936, U.S.A.

²⁾ I thank Mr. JAMES. G. WILLIAMSON, Experimental Officer, Agricultural Research Council of Central Africa, for much of the field work.