

Table 1. — Summary of staminate and ovulate strobili production following transplant

Transplant group		Year of transplant		Year following transplant		Second year following transplant	
		♀	♂	♀	♂	♀	♂
By year							
1970 (100 trees)	Average number of strobili per tree	3	0	28	profuse	108	0
	Percent of trees producing strobili	35	0	100	100*)	100	2
1971 (70 trees)	Average number of strobili per tree	3	0	30	profuse		
	Percent of trees producing strobili	35	0*)	100	100		
1972 (30 trees)	Average number of strobili per tree	3	0				
	Percent of trees producing strobili	47	0				

\*) Indicates period where fertilizer was added to tubs.

### Literature Cited

HOEKSTRA, P. E., and F. MERGEN: Experimental induction of female flowers on young slash pine. *J. Forestry* 55: 827–831 (1957). — NIENSTAEDT, H.: Induction of early flowering: a critical review of

recent literature. In *Recent Advances in Botany*, Univ. of Toronto Press, Sec. 14: 1650–1662 (1961). — STEPHENS, G. R.: Stimulation of flowering in eastern white pine. *Forest Sci.* 10: 23–34 (1964). — WILDE, S. A., J. G. IYER, C. TANZER, W. L. TRAUTMANN and K. G. WATTERSTON: Growth of Wisconsin's coniferous plantations in relation to soils. *Univ. of Wis. Res. Bull.* 22 (1965).

Aus dem Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung der Christian-Albrechts-Universität Kiel  
und  
dem Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung Schmalenbeck der Bundesforschungsanstalt für Forst- und  
Holzwirtschaft

## Populationsgenetische Untersuchungen zur phänotypischen Selektion in Pflanzenbeständen mit Konkurrenz')

### Teil 1

Von M. HÜHN\*\*)

(Eingegangen im März 1973)

### Inhaltsverzeichnis

- I. Einleitung
  - A. Allgemeine Einführung
  - B. Voraussetzung
  - C. Problemstellung
  - D. Vorbemerkungen
- II. Phänotypische Selektion und Konkurrenz bei sehr kleiner sonstiger Umweltvarianz
  - A. Allgemeiner Ansatz
  - B. Ergebnisse und Schlußfolgerungen

\*) Von der Agrarwissenschaftlichen Fakultät der Christian-Albrechts-Universität in Kiel angenommene Habilitationsschrift.

\*\*) Anschrift des Verfassers:  
Doz. Dr. MANFRED HÜHN, Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung der Christian-Albrechts-Universität Kiel, 2300 Kiel, Neue Universität/Haus 41, Olshausenstraße 40–60, BRD.

- III. Phänotypische Selektion und Konkurrenz bei beliebiger Umweltvarianz
  - A. Allgemeiner Ansatz
  - B. Explizite Darstellung der Genfrequenzänderung und Bemerkungen über Gleichgewichte
  - C. Heuristische Überlegungen zur Lage der „Quasi-Gleichgewichte“
  - D. Größere Abschätzungen der Genfrequenzänderung
  - E. Approximationsansatz über Taylorreihen
    - a) Allgemeiner Ansatz
    - b) Lineare Approximation
    - c) Folgerungen und Ergebnisse
      - 1. Der Fall besonders hoher Umweltvarianz
      - 2. Der Spezialfall  $p = q = 0,50$
      - 3. Der allgemeine Fall  $p \neq q$
    - d) Quadratische Approximation
    - e) Bemerkungen zur beliebigen Approximation
  - F. Numerisches Beispiel
  - V. Zusammenfassung und Schlußfolgerungen
  - VI. Literaturverzeichnis

## I. Einleitung

### A. Allgemeine Einführung

Das Problem der Konkurrenz zwischen verschiedenen Individuen in Pflanzenbeständen ist in den letzten Jahren unter den verschiedensten Voraussetzungen und mit den verschiedensten Methoden behandelt worden. Dabei ging es jedoch meist um experimentelle Untersuchungen zur Einschätzung des Einflusses verschiedener Umweltfaktoren und nicht um theoretische Überlegungen zur Klärung der genetischen Struktur von Beständen.

Um z. B. den Einfluß der Standweite auf den Ertrag der Einzelpflanze oder des ganzen Bestandes zu untersuchen, wurden in der Vergangenheit sehr viele Pflanzweiten-, Saaddichte-, Durchforstungsversuche usw. durchgeführt, durch die man für zahlreiche Kulturpflanzen die optimalen Bedingungen ungefähr kennt.

Neben HARPER (1961) gibt STERN (1969) eine ausführliche Diskussion der verschiedenen Aspekte des Phänomens Konkurrenz. Ebenfalls findet man dort — wie auch bei GEIDEL und HAUFE (1968), HÜHN (1971) und SINGH (1967) — sehr umfangreiche Literaturverzeichnisse, weshalb hier auch auf ausführlichere Literaturhinweise verzichtet werden soll.

In der vorliegenden Arbeit wird weder auf allgemeine Betrachtungen zum Problemkreis „Konkurrenz“ noch auf die zahlreichen experimentellen Untersuchungen wie Pflanzweiteversuche, Mischungsversuche usw. zur quantitativen Einschätzung von Konkurrenzeffekten eingegangen; hierfür sei auf die umfangreiche Literatur verwiesen (siehe z. B. auch: RISSER (1969)).

Daß ein Pflanzenbestand nicht einfach als Summe seiner Mitglieder aufzufassen ist, sondern ganz wesentlich durch die Wechselwirkungen und gegenseitigen Beeinflussungen der Individuen mitbestimmt wird, ist für eine genauere Analyse der Grundvoraussetzungen der verschiedensten biologischen Arbeitsgebiete wie: Pflanzengeographie, Ökologie, Pflanzensoziologie, Genökologie, Pflanzenbau, Forstwirtschaft, Populationsgenetik und Züchtung von grundlegender Bedeutung. Diese wechselseitige Beeinflussung, deren Bedeutung für das Verständnis biologischer Zusammenhänge mindestens seit DARWIN bekannt ist, verändert für die Einzelpflanze die Ausprägung qualitativer und quantitativer Merkmale. Sie ist also eine Variationsursache, deren Nichtberücksichtigung in genetischen, züchterischen und pflanzenbaulichen Versuchen wie: Nachkommenschaftsprüfung, Heritabilitätsschätzung, Phänotypenselektion, Mischungsversuch usw. zu verzerrten Schätzwerten und damit auch zu wenig effektiven Versuchsplänen führt.

„Man unterscheidet gewöhnlich zwischen einer intraspezifischen und einer interspezifischen Konkurrenz, das heißt zwischen einem Wettbewerb um die Wachstumsfaktoren innerhalb derselben Arten im Reinbestand und einem solchen zwischen verschiedenen Arten in Mischbeständen. Wie in vielen Versuchen nachgewiesen werden konnte, führt intraspezifische Konkurrenz keineswegs zu Populationen, in denen ein Genotyp, nämlich der gegenüber Konkurrenz Bestgeeignete, erhalten bleibt, sondern intraspezifische Konkurrenz kann ein entscheidender Auslesefaktor sein und führt meistens zu balancierten Systemen mit hoher genetischer Variation“ (HÜHN 1972 a).

Die genotypische Komponente des Merkmals Konkurrenzfähigkeit resultiert natürlich daraus, daß verschiedene Genotypen verschiedene Fähigkeiten haben, sich den in einer bestimmten Konkurrenzsituation gegebenen Bedingungen anzupassen. Es gibt eine Menge von Versuchen, die

Unterschiede zwischen den Konkurrenzfähigkeiten verschiedener Genotypen nachweisen. Auch weiß man, daß Auslese die Konkurrenzfähigkeit von Populationen schon in wenigen Generationen entscheidend verändern kann.

„Diese besonders den Ökologen interessierende Konkurrenz zwischen verschiedenen benachbart aufwachsenden Arten ist auch von großer Bedeutung für die Grundlagen der Pflanzensoziologie. Man weiß, daß verschiedene Arten sich gegenseitig aus ihren physiologischen Optima verdrängen können, daß bestimmte Artgrenzen nicht Klimagrenzen, sondern Konkurrenzgrenzen sind, und man weiß, daß die Konkurrenzbedingungen, unter denen eine Population steht, ihre genetische Zusammensetzung maßgeblich mitbestimmen kann. Durch Konkurrenz mit anderen Arten wird aber auch die natürliche Auslese innerhalb jeder der konkurrierenden Populationen wesentlich mitgesteuert. In vielen Fällen konnte man nachweisen, daß spezifische Konkurrenzbedingungen auch zu spezifischen Reaktionen der beteiligten Populationen führen. Es muß also genetische Faktoren geben, die das Konkurrenzverhalten von Populationen und Individuen beeinflussen. Konkurrenz wird also auch zu einem Problem im Rahmen der Genetik, Züchtung und Evolutionslehre“ (HÜHN 1971).

In Versuchen der Pflanzenzüchtung — dabei aber ganz besonders beim Arbeiten mit Fremdbefruchtern — ist Konkurrenzvarianz praktisch gleich Fehlervarianz zu setzen, denn Konkurrenz verschleiert die genetisch bedingten Leistungsdifferenzen zwischen Pflanzen und erschwert so die Einschätzung der auszulesenden besten Individuen. Bei der Voraussage des Züchterfolgs, beim Vergleich verschiedener Züchtungsverfahren usw. tritt also Konkurrenz — und besonders Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen — als Fehlerursache in Erscheinung, die man bisher nicht getrennt einschätzen und isolieren kann. Diese Probleme spielen in der züchterischen Praxis eine große Rolle: So hängt z. B. in der forstlichen Züchtung der Erfolg bei der Auswahl sogenannter Plusbäume für Züchtungsvorhaben wie Samenplantagen, vegetative Vermehrung, Nachkommenschaftsprüfung usw. ganz entscheidend davon ab, wie genau man den „Zuchtwert“ eines Baumes bestimmen kann, d. h. wieviel von allen wirkenden Umwelt-Variationsursachen man dabei einschätzen und berücksichtigen kann. Eine — und eine sehr wesentliche solche Umwelt-Variationsursache ist nun aber die Existenz von Konkurrenzeffekten. Konkurrenz ist daher der entscheidendste Störfaktor bei der für die züchterische Praxis wichtigen und unerläßlichen phänotypischen Selektion

Nichtberücksichtigung von Konkurrenz führt 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 erzielten Gewinne in Selektions- und Züchtungsprogrammen zum großen Teil auf die Nichtberücksichtigung von Konkurrenzeffekten zurückzuführen sind. Durch eine quantitative Einschätzung dieser Konkurrenzeffekte — oder wenigstens ihrer Größenordnung — könnte man die Ergebnisse dementsprechend korrigieren, und man käme sicherlich zu höheren Selektionsgewinnen.

### B. Voraussetzungen

Neue Möglichkeiten zur Untersuchung dieser komplizierten Zusammenhänge ergaben sich durch Anwendung der Methoden der quantitativen Genetik auf die Konkurrenzphänomene durch SAKAI (1953, 1955, 1957, 1961), STERN (1965, 1966, 1968, 1969), HELGASON und CHEBIB (1961), SINGH (1967),

MATHER (1969) u. a. Grundlage dieser genetischen Untersuchungen ist die durch zahlreiche experimentelle Ergebnisse gestützte Annahme, daß Konkurrenzigenschaften und Konkurrenzverhalten von Pflanzen wie normale quantitativ-genetische Merkmale aufgefaßt und behandelt werden können. Unter diesen Voraussetzungen wurden in HÜHN (1969), HÜHN (1970 a—d, 1971) ausführliche theoretische Konkurrenzuntersuchungen über züchterisch und populationsgenetisch wichtige Themenkreise wie: Parameterwahl, Konkurrenzmodelle, Schätzverfahren für genetische- und Konkurrenzvarianzen, Verzerrungseffekte bei Heritabilitätsschätzungen, Korrelationsmuster von Beständen, Fragen der optimalen Parzellengröße in Feldversuchen usw. angestellt.

Allen folgenden Untersuchungen über Probleme der phänotypischen Selektion im Zusammenhang mit Konkurrenzeffekten liegt das in den zuvor genannten früheren Arbeiten benutzte einfache lineare Konkurrenzmodell zugrunde. Auf eine ausführliche Beschreibung dieses Modells und die mathematisch-statistische Behandlung seiner Eigenschaften, Folgerungen und Anwendungsmöglichkeiten soll daher hier nicht noch einmal eingegangen werden. Es werden daher hier nun auch nur die zum Verständnis des folgenden notwendigsten Voraussetzungen und Eigenschaften kurz beschrieben: Wir nehmen an, daß zur Beschreibung der Konkurrenzigenschaften einer Population jedem Genotyp X zwei Merkmale zugeschrieben werden können: 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 zugrundegelegte Population soll die folgenden vereinfachenden Voraussetzungen erfüllen:

- 1) Die Pflanzen sind gleichmäßig, d. h. mit regelmäßigen Abständen, über die Fläche verteilt. Damit erreicht man, daß die Dichtstandsvariation als gesonderte Variationsursache entfällt und daß nur genetische- und Konkurrenzkorrelationen übrigbleiben.
- 2) Die Pflanzen sind gleich alt.
- 3) Es soll nicht berücksichtigt werden, daß die gegenseitige Beeinflussung benachbarter Individuen in verschiedenen Lebensaltern und Entwicklungsstadien verschieden sein kann. Es soll also genügen, die Verhältnisse in einer bestimmten Altersstufe zu untersuchen.
- 4) Die Beeinflussung einer Pflanze geschieht nur durch die vier im regelmäßigen Pflanzverband direkt benachbarten Pflanzen, d. h. die Einwirkung der übrigen — weiter entfernten — Nachbarpflanzen soll zunächst einmal vernachlässigbar sein.
- 5) Der Effekt auf eine Zentralpflanze ist unabhängig von Stellung und Richtung der Konkurrenten. Es kommt also lediglich auf die genotypische Zusammensetzung der Nachbarn-Konkurrentengruppe an.
- 6) Die Effekte der vier Nachbarn addieren linear, d. h.: Den phänotypischen Wert  $P_X$  der Pflanze X erhält man aus:

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

Dabei läuft die Summation  $i(X)$  über die Nachbarn der Pflanze X und  $e_X$  ist die Umweltabweichung (definiert als Abweichung des phänotypischen Wertes von seinem Erwartungswert aus F- und W-Effekten).

Der phänotypische Wert einer Pflanze hängt also ab vom Genotyp der betreffenden Pflanze und der genotypischen Zusammensetzung seiner Nachbarn-Konkurrentengruppe.

7) Der zu untersuchende Pflanzenbestand sei als „genügend groß“ vorausgesetzt.

Abschließend führen wir noch einige Bezeichnungen ein: Die Häufigkeiten der drei Genotypen AA, Aa und aa seien  $p^2$ ,  $2pq$  und  $q^2$ , und sie mögen in den beiden Merkmalen „Konkurrenzfähigkeit“ und „Konkurrenzwirkung“ die folgenden Werte haben:

	Bezogen auf den Mittelwert der Homozygoten			In der absoluten Skala		
	AA	Aa	aa	AA	Aa	aa
F	$\gamma$	$\lambda$	$-\gamma$	$A + \gamma$	$A + \lambda$	$A - \gamma$
W	$\delta$	$\mu$	$-\delta$	$B + \delta$	$B + \mu$	$B - \delta$

Zur Abkürzung werde noch gesetzt:  $K = A - 4B$  und  $z = \gamma : \delta$ .

Die Zusammenstellung aller möglichen phänotypischen Werte der drei Genotypen zeigt die folgende Tabelle 1. (Darin sind der konstante Summand K und die Umweltkomponente e jeweils weggelassen.)

Über die Umweltabweichungen machen wir die übliche Voraussetzung, daß der Mittelwert der Umweltkomponenten sowohl des Gesamtbestandes als auch der einzelnen Genotypen gleich Null ist. Diese Voraussetzung ist bei Vorliegen einer „genügend großen“ Population (Voraussetzung 7) meist mit ausreichender Genauigkeit realisiert.

Ist — bei einer bestimmten Nachbarsituation einer Zentralpflanze X —

i = Anzahl der AA-Nachbarn

j = Anzahl der Aa-Nachbarn

k = Anzahl der aa-Nachbarn

so ist der phänotypische Wert der Zentralpflanze X:

$$P_X = F_X - \delta(i - k) - \mu \cdot j + K + e_X \quad (2)$$

und die Häufigkeit  $H_{ijk}$  dieser Nachbarn-Konkurrentengruppe ist:

$$H_{ijk} = \frac{4!}{i! j! k!} (p^2)^i (2pq)^j (q^2)^k \quad (3)$$

mit  $i + j + k = 4$  (Multinomiale Verteilung).

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

$$\bar{P}_{AA} = \sum_{\substack{i,j,k \\ i+j+k=4}} (\gamma - i\delta - j\mu + k\delta + K) \frac{4!}{i! j! k!} (p^2)^i (2pq)^j (q^2)^k = \gamma - 4\delta(p - q) - 8pq\mu + K \quad (4)$$

Analog folgt für die mittleren phänotypischen Werte von Aa und aa:

$$\begin{aligned} \bar{P}_{Aa} &= \lambda - 4\delta(p - q) - 8pq\mu + K \\ \bar{P}_{aa} &= -\gamma - 4\delta(p - q) - 8pq\mu + K \end{aligned} \quad (5)$$

Den Gesamtmittelwert M der Population erhält man aus:

$$M = p^2 \bar{P}_{AA} + 2pq \bar{P}_{Aa} + q^2 \bar{P}_{aa} \quad (6)$$

nach Einsetzen von (4) und (5) zu:

$$M = (p - q)(\gamma - 4\delta) + 2pq(\lambda - 4\mu) + K \quad (7)$$

### C. Problemstellung

Für jede züchterische Arbeit ist die Massenauslese — sowohl auf individueller Basis (Individualelektion) als auch auf Familienbasis (Familienselektion) — von ganz entscheidender Bedeutung. Sie stellt für die Praxis das am einfachsten anzuwendende Verfahren dar und steht daher oft am

Tabelle 1

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

Anfang von Züchtungsprogrammen, die dann später auf Nachkommenschaftsprüfungen, Mehrstufenselektion usw. erweitert werden.

Die Erreichung des Ziels der Selektion, genetisch überlegene Individuen auszuwählen, wird durch die Existenz der umweltbedingten Variabilität erschwert, wenn die Selektion aufgrund phänotypischer Merkmale erfolgt. In der vorliegenden Arbeit interessieren wir uns besonders für den Teil der Umweltvarianz, der auf Konkurrenzinflüsse der Nachbarn einer Pflanze zurückzuführen ist. Wie viele experimentelle Untersuchungen gezeigt haben, ist gerade dieser Teil der Umweltvariation der entscheidendste Störfaktor bei der Auslese genetisch überlegener Individuen.

Die erste Hauptfrage, die wir in dieser Arbeit untersuchen werden, ist also: Wie hängt der Selektionserfolg (bei phänotypischer Selektion) von der Konkurrenzstruktur und den Konkurrenzigenschaften des betrachteten Pflanzenbestandes ab, d. h. welche Zusammenhänge bestehen zwischen dem Selektionsgewinn und den genetischen- und Konkurrenzparametern des Bestandes? Wie stark sind oder können die durch Konkurrenz bedingten Verzerrungseffekte bei phänotypischer Selektion sein, und wie kann man durch entsprechende Versuchsplanung — etwa über die Wahl eines passenden Selektionsverfahrens, über die Selektionsintensität usw. — diese Verzerrungen und damit auch den Selektionsgewinn direkt beeinflussen?

Auf genetischem Hintergrund wurden solche Fragen — wenn auch mit völlig anderer Zielsetzung als in der vorliegenden Arbeit — bereits von SINGH (1967), ROBSON, POWERS und URQUHART (1967), MATHER (1969) u. a. untersucht, wobei besonders ROBSON, POWERS und URQUHART — von theoretischen Überlegungen und Ansätzen ausgehend — schließlich zu expliziten Formeln für die Wahrscheinlichkeit des Auffindens genetisch überlegener Individuen (für einen bestimmten festen Phänotyp oder für bestimmte Bereiche der Phänotypenskala) kommen.

Neben theoretischen Betrachtungen solcher bedingter Wahrscheinlichkeiten wurden in der zuvor zitierten Veröffentlichung von ROBSON, POWERS und URQUHART auch Fragen des Zusammenhangs von endlicher Populationsgröße und dem Selektionserfolg diskutiert und theoretisch untersucht. Sowohl die Ergebnisse über die bedingten Wahrscheinlichkeiten als auch diese Probleme eines begrenzten Populationsumfanges sind für die Planung von Selektionsexperimenten von großer Bedeutung.

Als Grundlage solcher Untersuchungen wird die gesamte Population meistens als Mischung von Unterpopulationen angesehen, wobei jede Unterpopulation diejenigen Phänotypen repräsentiert, die von einem bestimmten Genotyp unter den bestehenden Umweltbedingungen hervorgebracht werden. Jede Unterpopulation bzw. Genotyp trägt dabei im Verhältnis seiner Genotypenhäufigkeit zur Gesamtpopulation bei. Meistens nimmt man bei quantitativen phänotypischen Merkmalen sowohl für die Häufigkeitsverteilung der Gesamtpopulation als auch für die der Komponenten eine näherungsweise Normalverteilung an. Das den theoretischen Untersuchungen zugrundegelegte statistische Modell ist also: Normalverteilte Mischung von normalverteilten Unterpopulationen, die alle die gleiche Varianz haben sollen. Dieses statistische Modell liegt allen folgenden Überlegungen — in einer etwas modifizierten Form — zugrunde. (Siehe besonders Abschnitt III.)

Bei den zuvor genannten Untersuchungen (ROBSON, POWERS und URQUHART) werden alle Umwelteinflüsse in einem einzigen Term zusammengefaßt und dieser geht pauschal in die Rechnungen ein. Es erfolgt dabei also keine Aufteilung der verschiedenen Umwelt-Variationsursachen, die ja für die uns in der vorliegenden Arbeit interessierenden Fragen der phänotypischen Selektion von sehr verschiedenem Gewicht sind. Besondere Bedeutung haben hierfür die Wechselwirkungen zwischen den Individuen, also die Konkurrenzstruktur des Bestandes. In dieser Arbeit werden

wir daher zur Untersuchung der Zusammenhänge zwischen phänotypischer Selektion und Konkurrenz die Umweltkomponente in einen Konkurrenzterm und einen „reinen Umweltterm“ zerlegen. Dieser „reine Umweltterm“ enthält also z. B. die Bodenunterschiede, die zwischen den Plätzen vorliegen, auf denen verschiedene Pflanzen stehen, die Einflüsse der verschiedenen Startbedingungen der Pflanzen, Schädigungen im Verlauf der Entwicklung usw. Wenn im folgenden von Umweltvarianz die Rede ist, ist stets die Varianz der e-Effekte gemeint.

Neben diesen Untersuchungen der Zusammenhänge von Selektionserfolg und den Konkurrenzigenschaften des Bestandes interessiert uns in der vorliegenden Arbeit noch eine zweite — mehr populationsgenetisch-theoretische Frage: 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. In vielen biologischen Systemen dürfte reine Massenauslese eine wesentliche Komponente der natürlichen Selektion darstellen. 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 Fitness-Werte 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. Siehe hierzu: SUNESON und WIEBE (1942), SUNESON (1949 und 1956), JAIN und ALLARD (1960), MATHER (1961 und 1969), WORKMAN (1964), WORKMAN und ALLARD (1964), HARDING, ALLARD und SMELTZER (1966), SVED, REED und BODMER (1967), SCHUTZ und BRIM (1967, 1968, 1971), ALLARD und ADAMS (1969 a, 1969 b), KIMURA (1955, 1961, 1963), ROBERTSON (1962), WRIGHT (1931), CARR und NASSAR (1970 a, 1970 b), NASSAR und SCOTT (1970), NASSAR (1970, 1969), DEMPSTER (1955), BULMER (1971 a, 1971 b), LEVENE (1967), ROBERTSON und HILL (1968) u. a.

In der vorliegenden Arbeit wird nur der Spezialfall rein additiver Genwirkung in den beiden Merkmalen „Konkurrenzfähigkeit“ und „Konkurrenzwirkung“ untersucht.

Auf die zuvor angedeuteten populationsgenetischen Zusammenhänge zwischen der genetischen Struktur einer Population und ihren Konkurrenzigenschaften sowie auf die Heterozygotie und Polymorphismen aufrechterhaltenden populationsdynamischen Mechanismen soll besonders in einer zweiten folgenden Arbeit (HÜHN 1974) — in der der Fall mit Dominanz in den Genwirkungen von F und W behandelt wird — ausführlich eingegangen werden. Denn es zeigt sich, daß gerade die Dominanz eine entscheidende Ursache für das Bestehen dieser für die Züchtung und das Evolutionsverständnis entscheidenden Mechanismen darstellt.

Der allgemeine methodische Ansatz zur Behandlung des Falles „mit Dominanz“ verläuft jedoch völlig analog zu den in Abschnitt III der vorliegenden Arbeit durchgeführten Überlegungen.

#### D. Vorbemerkungen

Bei allen folgenden Untersuchungen machen wir die vereinfachende Annahme, daß die Parameter  $\gamma$ ,  $\delta$ ,  $\lambda$ , A und B für die betreffenden Genotypen charakteristische Größen darstellen, die von Generation zu Generation konstant bleiben.

Im Fall fehlender Dominanz — d. h. für  $\lambda = \mu = 0$  — erhält man aus (7) für den Mittelwert einer Population in der i-ten Generation (mit der Genhäufigkeit  $p_i$  des A-Allels):

$$M_i = (p_i - q_i) (\gamma - 4\delta) + K \quad (8)$$

Nach phänotypischer Selektion mit der Selektionsintensität s (d. h. die s % phänotypisch besten Pflanzen werden selektiert) ergibt sich — nach Zufallspaarung des selektierten Teiles S — in der nächsten Generation eine Population mit der Genfrequenz  $p_{i+1}$  und dem Mittelwert

$$M_{i+1} = (p_{i+1} - q_{i+1}) (\gamma - 4\delta) + K \quad (9)$$

Im Falle rein additiver Genwirkung in den beiden Merkmalen „Konkurrenzfähigkeit“ und „Konkurrenzwirkung“ gilt für die Differenz  $\Delta M$  der Populationsmittel der ursprünglichen (unselektierten) Population und der nach einmaliger phänotypischer Selektion folgenden Population (nach Zufallspaarung des selektierten Teils S) und damit für den in einem Selektionsschritt erzielten Selektionsgewinn  $\Delta M = M_{i+1} - M_i$  nach (8) und (9):

$$\Delta M = 2 \Delta p (\gamma - 4\delta) \quad (10)$$

Im Spezialfall fehlender Dominanz in den Genwirkungen für F und W ist der erzielte Gewinn also direkt proportional zu der Genfrequenzänderung (infolge eines phänotypischen Selektionsschrittes). Daher kann sich die weitere Betrachtung der phänotypischen Selektion auf die Untersuchung der Funktion  $\Delta p = f(p)$  beschränken.

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

Auch für die uns interessierende Frage nach dem Einfluß der Konkurrenzerscheinungen auf die schließliche genetische Struktur von Pflanzenbeständen und auf die Mechanismen für das Aufrechterhalten von Polymorphismen und einer oft überraschend hohen Heterozygotie in natürlichen Beständen würde die Existenz und Kenntnis solcher Gleichgewichte  $\Delta p = 0$  von großem Interesse sein.

Die beiden Hauptfragen, denen wir uns jetzt zuwenden wollen, sind daher:

- 1) Gibt es Gleichgewichte  $\Delta p = 0$  und in welchen Konkurrenz- und Selektionsbereichen liegen sie?
- 2) Wie hängt die in einem Selektionsschritt erzielte Genfrequenzänderung  $\Delta p$  von der Bestandesstruktur und

dem angewendeten Selektionsverfahren ab. Mit anderen Worten: Wie lautet der explizite Ausdruck der Funktion  $\Delta p$  in Abhängigkeit von den genetischen-, Konkurrenz- und Selektionsparametern. Ist diese Funktion  $\Delta p = \Delta p(\gamma, \delta, p, s, o)$  (dabei wurde mit  $o^2$  die „reine Umweltvarianz“ bezeichnet) explizit bekannt, so können aus ihr alle gewünschten Ergebnisse und Folgerungen abgeleitet werden.

Diese beiden soeben kurz beschriebenen Fragenkomplexe werden wir getrennt in den folgenden beiden Fällen untersuchen:

- Außer der Konkurrenzvarianz existiert keine (oder aber nur eine sehr geringe) sonstige Umweltvarianz. (Siehe Abschnitt II der vorliegenden Arbeit.)
- Es existiert eine beliebige Umweltvarianz. (Siehe Abschnitt III der vorliegenden Arbeit.)

## II. Phänotypische Selektion und Konkurrenz bei sehr kleiner sonstiger Umweltvarianz

### A. Allgemeiner Ansatz

Wie aus *Tabelle 1* folgt, gibt es — bei alleiniger Berücksichtigung von F- und W-Effekten und bei Nichtberücksichtigung der „reinen“ Umweltkomponente e — im allgemeinen Fall fünfzehn verschiedene AA-Phänotypen, fünfzehn verschiedene Aa-Phänotypen und fünfzehn verschiedene aa-Phänotypen, d. h. es existieren zu einer Zentralpflanze fünfzehn verschiedene Nachbar-Konstellationen. Um die phänotypische Selektion — mit einer vorgegebenen Selektionsintensität  $s$  — beurteilen und analysieren zu können, muß man die Reihenfolge der fünfundvierzig möglichen Phänotypenwerte in der Population kennen. Diese Reihenfolge kann man aber für die verschiedenen möglichen z-Intervalle eindeutig angeben; und zwar gibt es genau fünfundzwanzig verschiedene mögliche z-Intervalle mit verschiedenen Reihenfolgen.

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  $s$ ) weniger als  $s$ , aber die nächstfolgende Phänotypengruppe ganz hinzugenommen mehr als  $s$ , so soll der zu  $s$  fehlende Rest von dieser nächstfolgenden Phänotypengruppe zufallsmäßig entnommen werden.  $R_i$  sei der Anteil des Genotyps  $i$  in diesem zufallsmäßig zu entnehmenden Rest.

Die Häufigkeit  $H_{AAeS}$  der AA-Genotypen in  $S$  ist dann:

$$H_{AAeS} = p^2 \cdot \sum_{v=0}^{k_2-1} \binom{8}{v} q^{8-v} p^v + R_2 \quad (11)$$

Analog erhält man für die Häufigkeit der beiden anderen Genotypen in  $S$ :

$$H_{AaeS} = 2pq \cdot \sum_{v=0}^{k_1-1} \binom{8}{v} q^{8-v} p^v + R_1 \quad (12)$$

$$H_{aaeS} = q^2 \cdot \sum_{v=0}^{k_0-1} \binom{8}{v} q^{8-v} p^v + R_0 \quad (13)$$

Für die Genfrequenz  $p'$  in  $S$  nach einmaliger Selektion — und damit auch für die Genfrequenz in der nachfolgenden Generation, da die Population als zufallspaarend vorausgesetzt war (d. h. Zufallspaarung von  $S$  oder einer repräsentativen Stichprobe von  $S$ -Individuen liefert die folgende Generation) — ergibt sich:

$$p' = \frac{2H_{AAeS} + H_{AaeS}}{2s} \quad (14)$$

Setzt man zur Abkürzung

$$\sum_{v=0}^{k_i-1} \binom{8}{v} q^{8-v} p^v = Q_i \text{ und } R = R_2 + \frac{R_1}{2} \quad (15)$$

so folgt unter Benutzung von  $s = H_{AAeS} + H_{AaeS} + H_{aaeS}$  aus (11), (12), (13), (14) und (15) nach einigen Umformungen als Gleichung für die in einem Selektionsschritt erzielte Genfrequenzänderung  $\Delta p = p' - p$ :

$$\Delta p = \frac{pq}{s} \left\{ p(Q_2 - Q_1) + q(Q_1 - Q_0) + \frac{R - p \sum_{i=0}^2 R_i}{pq} \right\} \quad (16)$$

Aus (16) kann man also  $\Delta p$  und damit über (10) auch den Selektionsgewinn  $\Delta M$  berechnen.

Als Bedingung für nichttriviale  $p$ -Werte mit  $\Delta p = 0$ , d. h.  $p' = p$ , folgt aus (16):

$$p(Q_2 - Q_1) + q(Q_1 - Q_0) + \frac{R - p \sum_{i=0}^2 R_i}{pq} = 0 \quad (17)$$

Alle bisher abgeleiteten Formeln und Gleichungen gelten für den allgemeinen Fall, d. h. auch für den Fall, daß Dominanz in den Genwirkungen bei den beiden betrachteten Merkmalen „Konkurrenzfähigkeit“  $F$  und „Konkurrenzwirkung“  $W$  vorliegt. Gleichung (17) ist also die allgemeine Gleichgewichtsbedingung  $\Delta p = 0$  bei phänotypischer Selektion in Pflanzenbeständen mit Konkurrenz aber sonstiger verschwindender Umweltvarianz.

Bei Selektionsvorhaben in Genetik und Züchtung kommt es oft nicht so sehr darauf an, eine bestimmte vorgegebene Selektionsintensität genau einzuhalten als vielmehr darauf, eine bestimmte vorgegebene Anzahl der phänotypisch besten Phänotypen oder Phänotypengruppen zu selektieren. Das Problem, aus einer Gruppe von phänotypisch gleichen Pflanzen nur einen gewissen Teil selektieren zu dürfen, ist für die züchterische Praxis daher von nicht so entscheidender Bedeutung. In diesem für die praktische Anwendung besonders interessierenden Fall der „Selektion ohne Rest“ ( $R_2 = R_1 = R_0 = 0$ ) lautet die allgemeine Gleichgewichtsbedingung:

$$p(Q_2 - Q_1) + q(Q_1 - Q_0) = 0 \quad (18)$$

Wie man sich leicht anhand von *Tabelle 1* klarmachen kann, gelten in dem hier nur betrachteten Spezialfall rein additiver Genwirkung in den beiden Merkmalen  $F$  und  $W$  die folgenden Beziehungen:

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

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

Diese Ungleichungen bestehen in dieser Allgemeinheit jedoch nur im Fall fehlender Dominanz in den Merkmalen „Konkurrenzfähigkeit“ und „Konkurrenzwirkung“.

### B. Ergebnisse und Schlußfolgerungen

Aus Formel (18) folgt unter Anwendung dieser  $k$ -Beziehungen als notwendige und hinreichende Bedingung für die Gleichgewichtslagen:

$$k_0 = k_1 = k_2 \quad (19)$$

Für welche Selektionsintensitäten  $s$  gilt nun aber diese Bedingung (19)? Denn jedes solche  $s$  ist eine Gleichgewichtsstelle  $\Delta p = 0$ . Wie man sich wieder anhand von *Tabelle 1* über die möglichen phänotypischen Rangfolgen der verschiedenen Phänotypenwerte sehr einfach

ableiten kann, ist diese Bedingung (19) nur im Intervall  $0 < |z| < 0,50$  — d. h. nur im Bereich großer Konkurrenzvarianz — erfüllbar. (Dabei bedeutet das Symbol  $|z|$ : absoluter Betrag von  $z$ , d. h.:  $|z| = z$ , falls  $z \geq 0$  und  $|z| = -z$  falls  $z < 0$ .) Es sind dann für  $k = k_0 = k_1 = k_2$  die Fälle  $k = 1, 2, 3, \dots, 9$  möglich, weil es für jeden Genotyp jeweils neun verschiedene Phänotypen oder Phänotypengruppen gibt (siehe hierzu *Tabelle 1* für den Fall fehlender Dominanz).

Aus

$$s = p^2 Q_2 + 2pq Q_1 + q^2 Q_0 \quad (20)$$

und der Bedingung (19) erhält man (wegen  $p + q = 1$ ):

$$s = \sum_{v=0}^k \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \text{ und } k \text{ mit } 0 \leq k \leq 8 \quad (21)$$

Alle Genfrequenzen  $p$ , für die dieser Zusammenhang (21) mit der Selektionsintensität  $s$  besteht, stellen Gleichgewichte mit  $\Delta p = 0$  dar.

Zusammenfassend ergibt sich die folgende Gleichgewichtsbedingung:

$$0 < |z| < 0,50$$

$$\Delta p = 0 \Leftrightarrow$$

$$s = \sum_{v=0}^k \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \text{ für } k \text{ mit } 0 \leq k \leq 8 \quad (22)$$

Gleichgewichte existieren also nur im  $z$ -Intervall  $0 < |z| < 0,50$ , 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  $\Delta M$  wegen der Stetigkeit der Funktion  $\Delta p = f(p)$  klein. Wegen  $\Delta p \geq 0$  für alle  $p$  (in den Fällen  $\gamma > 0$ ,  $\delta > 0$  und  $\gamma > 0$ ,  $\delta < 0$ ) sowie  $\Delta p \leq 0$  für alle  $p$  (in den Fällen  $\gamma < 0$ ,  $\delta > 0$  und  $\gamma < 0$ ,  $\delta < 0$ ) sind diese Gleichgewichte instabil.

Weiter existiert zu jeder Selektionsintensität ein gleichgewichtsfreier  $p$ -Bereich; und zwar gilt für die Lage der Gleichgewichte  $\hat{p}_i$  bei einigen Selektionsintensitäten  $s$ :

$$\begin{aligned} s = 0,30: \hat{p}_i &\geq 0,14 \text{ für } i = 1, 2, \dots, 8 \\ s = 0,20: \hat{p}_i &\geq 0,18 \text{ für } i = 1, 2, \dots, 8 \\ s = 0,10: \hat{p}_i &\geq 0,25 \text{ für } i = 1, 2, \dots, 8 \\ s = 0,05: \hat{p}_i &\geq 0,31 \text{ für } i = 1, 2, \dots, 8 \\ s = 0,01: \hat{p}_i &\geq 0,44 \text{ für } i = 1, 2, \dots, 8 \\ s = 0,001: \hat{p}_i &\geq 0,58 \text{ für } i = 1, 2, \dots, 8 \end{aligned} \quad (23)$$

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 in der zugrundeliegenden Population 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 ausgelesenen Population, der den gewünschten Selektionserfolg teilweise wieder aufheben kann.

Für die Genfrequenzänderung  $\Delta p$  außerhalb der Gleichgewichte erhält man für die phänotypische „Selektion ohne Rest“ aus (16) den formelmäßigen Ausdruck

$$\Delta p = \frac{pq}{s} \left\{ p \sum_{v=k_1}^{k_2-1} \binom{8}{v} q^{8-v} p^v + q \sum_{v=k_0}^{k_1-1} \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \right\} \quad (24)$$

falls  $\gamma > 0$ ,  $\delta > 0$  oder aber  $\gamma > 0$ ,  $\delta < 0$

und den Ausdruck

$$\Delta p = -\frac{pq}{s} \left\{ p \sum_{v=k_2}^{k_1-1} \binom{8}{v} q^{8-v} p^v + q \sum_{v=k_1}^{k_0-1} \binom{8}{v} q^{8-v} p^v \right\} \quad (25)$$

falls  $\gamma < 0$ ,  $\delta > 0$  oder aber  $\gamma < 0$ ,  $\delta < 0$ .

Eine wesentliche Voraussetzung aller bisherigen Überlegungen und Ergebnisse dieses Abschnitts II war die Annahme einer verschwindenden Umweltvarianz. D. h.: Um die Effekte der Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen und die Wirkung der phänotypischen Selektion untersuchen zu können, haben wir bisher angenommen, daß die Umweltkomponente nur die aus Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen entstehenden Anteile enthält, daß also alle anderen Anteile zunächst einmal vernachlässigbar sein sollten.

Die in diesem Abschnitt II abgeleiteten Ergebnisse über Gleichgewichte und Gleichgewichtsbedingungen gelten jedoch — in bezug auf die Existenz sonstiger Umwelteffekte — auch noch unter der etwas allgemeineren Voraussetzung, daß beliebige Umwelteinflüsse (neben den Konkurrenzeffekten) existieren, wobei jedoch die folgenden beiden Bedingungen erfüllt sein müssen:

1) Die phänotypischen Werte  $F_X = \sum_{i(X)} W_{i(X)}$  mit den Häufigkeiten  $f_{X,i(X)}$  der einzelnen Genotypen sind nicht mehr in einem Punkt der Phänotypenskala lokalisiert, sondern besitzen Häufigkeitsverteilungen um die Mittelwerte  $F_X = \sum_{i(X)} W_{i(X)}$  mit beliebigen Varianzen, wobei diese Häufigkeitsverteilungen jeweils die absolute Gesamthäufigkeit  $f_{X,i(X)}$  haben.

2) Die zu den im selektierten Teil  $S$  liegenden  $k_0 + k_1 + k_2$  verschiedenen Phänotypen oder Phänotypengruppen gehörenden phänotypischen Häufigkeitsverteilungen sind ganz in  $S$  enthalten, d. h.  $S$  besteht genau aus diesen  $k_0 + k_1 + k_2$  Häufigkeitsverteilungen.

Es liegt auf der Hand, daß diese Bedingungen nur bei sehr kleinen Umweltvarianzen erfüllt sein können. An den Selektionspunkten auf der Phänotypenskala dürfen sich die Häufigkeitsverteilungen der benachbarten „Punkte“ nicht überlappen. Nimmt man vereinfachenderweise weiter an, daß diese verschiedenen Häufigkeitsverteilungen (bis auf die Mittelwerte) alle gleich sind, so folgt aus den obigen Bedingungen eine für die Existenz von Gleichgewichten  $\Delta p = 0$  notwendige Abschätzung für die „zulässige Varianz“:

$$w < |\delta - 2\gamma| \quad (26)$$

Dabei ist  $w$  die Variationsbreite der betreffenden Häufigkeitsverteilungen.

Zusammenfassend kann man also feststellen: Bei großer Konkurrenzvarianz ( $0 < |z| < 0,50$ ) und sehr kleiner sonstiger Umweltvarianz ( $w < |\delta - 2\gamma|$ ) existieren bei fortgesetzter phänotypischer Selektion (mit konstanter Selektionsintensität) populationsgenetische Gleichgewichte  $\Delta p = 0$ , in denen die Selektion zu keinem weiteren Gewinn mehr führt. Die durch Konkurrenzeffekte bedingte Existenz einer Reihe auseinanderliegender Gleichgewichte läßt daher eine ausschließlich phänotypische Selektion in Pflanzenbeständen mit großer Konkurrenzvarianz doch äußerst problematisch erscheinen.

Weiter folgt aus der Existenz von Gleichgewichten  $\Delta p = 0$  (bei fortgesetzter phänotypischer Selektion), daß Konkurrenzeffekte eine entscheidende Ursache für das

Aufrechterhalten der Heterozygotie in Pflanzenbeständen sein können, denn trotz der weitergeführten Selektion werden dann alle Genotypen mit gleichbleibenden Genotypenhäufigkeiten in der Population aufrechterhalten. Wenn wir einmal annehmen, — was auch durch zahlreiche experimentelle Befunde nahegelegt wird —, daß in vielen biologischen Systemen die natürliche Selektion eine phänotypische Massenauslese als wesentliche Komponente enthalten dürfte, gewinnen die zuvor abgeleiteten Ergebnisse über die Gleichgewichte und Gleichgewichtsbedingungen auch eine Bedeutung für die Untersuchung der genetischen Struktur natürlicher Populationen sowie für das Verständnis evolutionärer Vorgänge.

Gewisse Abweichungen im „mating design“ von der von uns in der vorliegenden Arbeit durchweg angenommenen Zufallspaarung haben aus populationsgenetischer Sicht oftmals eine der züchterischen Massenauslese vergleichbare Selektionswirkung. Hierbei spielt eine in der letzten Zeit auch theoretisch eingehend untersuchte Klasse der „mating systems“, nämlich die „Paarungen aufgrund phänotypischer Ähnlichkeit“ („assortative mating based on phenotype“) eine entscheidende Rolle; siehe hierzu: KARLIN (1969), SCUDO und KARLIN (1969), KARLIN und SCUDO (1969) u. a.

In der Forstpflanzenzüchtung werden z. B. durch reine Massenauslese ausgewählte Plusbäume in Samenplantagen zusammengefaßt, wobei diese Samenplantagen nach freiem Abblühen dann das Saatgut zum Aufziehen der nächsten Generation liefern. Bei der Klärung der genetischen Struktur dieser durch züchterische Maßnahmen erhaltenen Folgepopulation im Vergleich mit der unselektierten Ausgangspopulation wie auch bei der Untersuchung und Planung der methodischen Grundlagen der weiteren sich anschließenden Züchtungsschritte (Mehrstufigenselektion, Nachkommenschaftsprüfungen usw.) spielen die zuvor erwähnten populationsgenetisch-theoretischen Überlegungen über z. B. „positive assortative mating“ eine wichtige Rolle.

Auch über eine nähere Analyse der Zusammenhänge zwischen existierenden Konkurrenzeffekten in Beständen und solchen „positive assortative mating designs“ zeigt sich, daß Konkurrenz einen wesentlichen Faktor beim Zustandekommen der schließlichen genetischen Struktur von Pflanzenbeständen und bei den Polymorphismen und Heterozygotie aufrechterhaltenden Mechanismen darstellen kann. Bei sehr vielen Populationen — z. B. bei Waldbäumen — kommen mit hoher Wahrscheinlichkeit als mögliche Befruchter einer Pflanze nur die in einer relativ begrenzten Nachbarschaft vorkommenden Nachbarindividuen in Frage. Gerade diese Individuen sind jedoch auch die Hauptkonkurrenten der betreffenden Pflanze. Es muß hier also Beziehungen und Wechselwirkungen geben.

Bei einem genetischen Ansatz für die existierenden Konkurrenzbeziehungen — wie auch wir ihn in der vorliegenden Arbeit gewählt haben (Modell (1), Gleichung (27) und die Voraussetzungen 1—7 in Kapitel I B) — greifen die Konkurrenzeffekte über das Konkurrenzmodell und die bestehenden Wechselwirkungen (z. B. besonders günstige phänotypische Auswirkung bestimmter genotypischer Nachbar-Konstellationen) zusammen mit dem vorliegenden „mating-design“ (z. B. „positive assortative mating based on phenotype“) als wesentlicher steuernder Faktor direkt in die evolutionären Vorgänge ein. Wie aus diesen Bemerkungen hervorgeht, können auch die soeben nur kurz angedeuteten Zusammenhänge zwischen den verschiedenen möglichen Abweichungen von der Zufallspaarung und den bestehenden Konkurrenzbeziehungen (siehe hierzu auch

SCHUTZ und USANIS (1969)) zur Erklärung der Mechanismen für das Aufrechterhalten von Polymorphismen in Pflanzenbeständen herangezogen werden. Doch soll auf diese Abhängigkeiten zwischen „mating design“ und „Konkurrenz“ in der vorliegenden Arbeit nicht näher eingegangen werden: Wir setzen bei allen folgenden Untersuchungen stets Zufallspaarung voraus.

Auf eine nähere Betrachtung der Gleichgewichte und Gleichgewichtsbedingungen bei Zufallspaarung sowie der daraus für das Verständnis der soeben diskutierten Zusammenhänge ableitbaren Folgerungen wird im Anschluß an die allgemeinen Ergebnisse des folgenden Abschnitts III ausführlich eingegangen. Dieser folgende Abschnitt III behandelt den — gegenüber Abschnitt II — realistischeren Fall beliebiger Umwelteinflüsse; er bildet den Hauptteil der vorliegenden Arbeit und beginnt im Teil 2 dieser Publikation.

### Zusammenfassung von Teil 1

Zur Planung von Züchtungsprogrammen — z. B. für die Frage nach der zu wählenden optimalen Selektionsintensität — sind populationsgenetische Kenntnisse über die Abhängigkeit des Selektionsgewinns von den Bestandes- und Selektionsparametern — besonders aber von den Konkurrenzseigenschaften und der Konkurrenzstruktur des betrachteten Pflanzenbestandes — unbedingt erforderlich. Eine für die Pflanzenzüchtung besonders wichtige Frage ist dabei: Wie stark sind oder können die durch Konkurrenz bedingten Verzerrungseffekte bei phänotypischer Selektion sein, und wie kann man durch entsprechende Versuchsplanung — etwa über die Wahl eines passenden Selektionsverfahrens, über die Selektionsintensität usw. — diese Verzerrungen und damit auch den Selektionsgewinn direkt beeinflussen? (Kap. IC).

Neben diesen mehr praktisch-züchterischen Problemen über die Zusammenhänge zwischen dem Selektionserfolg und den Konkurrenzseigenschaften des Bestandes interessiert in der vorliegenden Arbeit eine zweite, mehr populationsgenetisch-theoretische Fragestellung: 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 — und man kennt 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. Es zeigt sich nun, daß zur Klärung dieser Effekte und Mechanismen die Konkurrenzphänomene einen anderen Zugang liefern können (Kap. IC).

In der vorliegenden Arbeit wird stets eine „genügend große“ Population vorausgesetzt. Neben der Nichtberücksichtigung der Effekte eines begrenzten Populationsumfanges wird als weitere Einschränkung nur der Fall rein additiver Genwirkung in den beiden Merkmalen „Konkurrenzfähigkeit“ und „Konkurrenzwirkung“ behandelt, d. h. Dominanzeffekte bleiben vorerst außer Betracht.

In Kapitel ID wurde zunächst gezeigt, daß unter den zuvor genannten Voraussetzungen der Selektionsgewinn  $\Delta M$  bei phänotypischer Selektion der erzielten Genfrequenzänderung  $\Delta p$  direkt proportional ist, d. h. aber, daß sich die weitere Betrachtung der phänotypischen Selektion auf die Untersuchung der Funktion  $\Delta p = f(p)$  beschränken kann.



Die beiden Hauptfragen, die dabei zunächst im Mittelpunkt standen, waren:

- 1) Gibt es Gleichgewichte  $\Delta p = 0$  und in welchen Konkurrenz- und Selektionsbereichen liegen sie?
- 2) Wie hängt die in einem Selektionsschritt erzielte Genfrequenzänderung  $\Delta p$  von der Bestandesstruktur und dem angewendeten Selektionsverfahren ab oder mit anderen Worten: Wie lautet der explizite Ausdruck der Funktion  $\Delta p$  in Abhängigkeit von den genetischen-, Konkurrenz- und Selektionsparametern des zugrundeliegenden Bestandes?

Im Fall sehr kleiner sonstiger Umweltvarianz (neben der Konkurrenzvarianz) (siehe Abschnitt II) wurde in Kapitel II B gezeigt, daß es — allerdings nur im Bereich großer Konkurrenzvarianz ( $0 < |z| < 0,50$ ) — zu jeder Selektionsintensität eine Reihe verschiedener nichttrivialer Genfrequenzen  $p$  mit  $\Delta p = 0$  (und damit auch  $\Delta M = 0$ ) gibt. Dabei liegen diese populationsgenetischen Gleichgewichte bei um so höheren Genfrequenzen, je höher die Selektionsintensität ist, so daß bei genügend hohen Selektionsintensitäten ein relativ großer gleichgewichtsfreier Genfrequenzbereich existiert. Bei großer Konkurrenzvarianz ( $0 < |z| < 0,50$ ) und sehr kleiner sonstiger Umweltvarianz existieren also bei fortgesetzter phänotypischer Selektion (mit konstanter Selektionsintensität) populationsgenetische Gleichgewichte  $\Delta p = 0$ , in denen die Selektion zu keinem weiteren Gewinn mehr führt. Die durch Konkurrenzeffekte bedingte Existenz einer Reihe auseinanderliegender Gleichgewichte läßt daher eine ausschließlich phänotypische Selektion in Pflanzenbeständen mit großer Konkurrenzvarianz doch äußerst problematisch erscheinen.

Für die Genfrequenzänderung außerhalb der Gleichgewichte sind in Kapitel II B explizite Formeln angegeben.

Die Zusammenhänge dieser Ergebnisse über Gleichgewichte und Gleichgewichtsbedingungen mit den Polymorphismen und Heterozygotie aufrechterhaltenden Mechanismen werden in Kapitel II B abschließend diskutiert.

*Schlagworte zu Teil 1:* Konkurrenz; phänotypische Selektion; populationsgenetische Gleichgewichte; Genfrequenzänderung und Selektionsgewinn bei positiver Massenauslese.

### Summary of part 1

#### *Population genetic studies on phenotypic selection in plant stands with competition*

To plan breeding programs — for example the question how to choose an optimal selection intensity — population genetic knowledge about the dependence of the gain of selection  $\Delta M$  on the parameters characterising the plant stand, on the parameters describing the selection procedure but especially a knowledge of this dependence on the competitive properties and the competitive structure of the underlying plant stand are necessary. A question with particular importance for plant breeding in this context is: How strong are or could be the biasing effects in phenotypic selection caused by competitive effects and how is it possible to influence these biasing effects and therefore the gain of selection too directly by a suitable design — for example by the choice of a suitable selection-procedure, by choosing an optimal selection intensity etc. (chapter IC).

Besides these problems of more practical and breeding interest about the relations between the gain of selection and the competitive properties of the plant stand a second and more theoretical and population-genetic aspect of these problems is of primary interest in the present paper: In population genetics and theory of evolution the role of competition as an important factor of natural selection is known for a long time; but the influence of competition on the resulting final genetic structure of plant stands is yet unknown.

Systems with feedback mechanisms caused by competitive effects are well known, which can lead to stable pop-

ulation genetic equilibria. The phenomena of the maintenance of a surprisingly high number of polymorphisms in plant stands (even with extremely self pollinating species) which is found again and again in many experimental investigations is a central problem for population genetics and theory of evolution, which mostly have been explained with the assumption of a selective advantage of heterozygotes. Now it can be shown that for explaining these effects and mechanisms the competition-phenomena can perform another possible solution (chapter IC). In the present paper we always presume a population which is "sufficiently large". Besides this non-consideration of the effects of a finite population size as a further restriction we consider only the case of additive gene action in both characters "competitive ability" and "competitive influence", e. g. effects of dominance are omitted for the time being. In chapter ID it is shown, that under the assumptions mentioned above the gain of selection  $\Delta M$  with phenotypic selection is proportional to the change in gene-frequency  $\Delta p$ , which is obtained in one step of selection. From this result it follows, that the further investigation of phenotypic selection can be restricted to the investigation of the function  $\Delta p = f(p)$ . The two questions, which are of main interest in our studies on phenotypic selection in plant stands with competitive effects are:

- 1) Are there equilibrium points  $\Delta p = 0$  and in which competition- and selection regions are they lying?
- 2) In what mode the change in gene-frequency  $\Delta p$  — reached in one step of phenotypic selection (with given selection intensity) — depends on the structure of the plant stand and on the used selection procedure. Or in other words: What is the explicit expression of the function  $\Delta p$  dependent on the genetic-, competitive- and selection parameters of the considered plant stand.

In the case of very small environmental variance (besides the competition variance) (see: chapter II) it is shown in chapter IIB, that for each selection intensity there exist some different nontrivial gene-frequencies  $p$  with  $\Delta p = 0$  and therefore with  $\Delta M = 0$  too. But this interesting and important result is only valid for  $0 < |z| < 0,50$ , e. g. only for the region of large competition variance. These population genetic equilibrium points  $\Delta p = 0$  are found for gene frequencies  $p$ , which are the higher the higher the corresponding selection intensity is chosen. Therefore, for selection intensities, which are high enough, it exists a relatively large region which is free of such equilibrium points. In the case of large competition variance ( $0 < |z| < 0,50$ ) and very small other environmental variance there exist under continued phenotypic selection (with constant selection intensity) population genetic equilibria  $\Delta p = 0$  in which selection will result in no further gain of selection. Because of the existence of a series of distinct equilibria points — caused by competitive effects — only a phenotypic selection in plant stands with a large competition variance seems to be extremely problematic. For the change in gene frequency outside of the equilibrium points  $\Delta p = 0$  explicit formulae are given in chapter IIB. The relations of these results about equilibria points and conditions for equilibria with the mechanisms maintaining polymorphisms and heterozygosity finally are discussed in chapter IIB.

### Literaturverzeichnis von Teil 1

ALLARD, R. W., and ADAMS, J.: Population studies in predominantly selfpollinating species. XIII. Intergenotypic competition and population structure in barley and wheat. *Amer. Natural.* 103, No. 934, 621—645 (1969). — ALLARD, R. W., and ADAMS, J.: The role of intergenotypic interactions in plant breeding. *Proc. XII. Intern. Congr. Genetics* Vol. 3, 349—370, 1969. — BULMER, M. G.: The stability of equilibria under selection. *Heredity* 27, 157—162 (1971). — BULMER, M. G.: Stable equilibria under the two-island model. *Heredity* 27, 321—330 (1971). — CARR, R. N., and NASSAR, R. F.: Effects of selection and drift on the dynamics of finite populations. I. Ultimate prob-

ability of fixation of a favorable allele. *Biometrics* 26, No. 1, 41–49 (1970). — CARR, R. N., and NASSAR, R. F.: Effects of selection and drift on the dynamics of finite populations. II. Expected time to fixation or loss of an allele. *Biometrics* 26, No. 2, 221–227 (1970). — DEMPSTER, E. R.: Maintenance of genetic heterogeneity. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 20, 25–32 (1955). — GEIDEL, H., and HAUF, W.: Konkurrenzverhältnisse in Mischbeständen. I. Beschreibung eines Modells mit zwei Komponenten und zwei Nachbarpflanzen als Basis für die Entwicklung differenzierter Modelle. *Zeitschr. für Acker- und Pflanzenbau* 127, 269–286 (1968). — HARDING, J., ALLARD, R. W., and SMELTZER, D. G.: Population studies in predominantly self-pollinated species. IX. Frequency-dependent selection in *Phaseolus lunatus*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 56, 99–104 (1966). — HARPER, J. L.: Approaches to the study of plant competition. In: *Mechanisms in Biol. Competition* Symp. Soc. Exp. Biol. 15, 1–39, Cambridge, 1961. — HELGASON, S. B., and CHEBIB, F. S.: A mathematical interpretation of interplant competition effects. *Stat. Gen. and Plant Breed.*, Nat. Ac. Sci. — Nat. Res. Counc. Publ. 982, 535–545, 1963. — HÜHN, M.: Untersuchungen zur Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen in Pflanzenbeständen. I. Modifikation der Methode von Sakai zur Schätzung der genetischen-, Umwelt- und Konkurrenzvarianz einer Population. *Silvae Genetica* 18, 186–192 (1969). — HÜHN, M.: Untersuchungen zur Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen in Pflanzenbeständen. II. Darstellung des Untersuchungsmodells und Ableitung einiger Beziehungen über Konkurrenzvarianzen und Heritabilitäten. *Silvae Genetica* 19, 22–31 (1970). — HÜHN, M.: Probleme der phänotypischen Selektion in Pflanzenbeständen mit Konkurrenz. Colloquium on the Application of Quantitative Genetics in Forest Tree Breeding der "Working Group on Quantitative Genetics" (IUFRO-section 22); Brünn/CSSR, University of Agriculture (Faculty of Forestry). Abstracts — Volume 24–28, 1970. — HÜHN, M.: Untersuchungen zur Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen in Pflanzenbeständen. III. Das Korrelationsmuster eines Bestandes. *Silvae Genetica* 19, 77–89 (1970). — HÜHN, M.: Untersuchungen zur Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen in Pflanzenbeständen. IV. Probleme der optimalen Parzellengröße in Feldversuchen. *Silvae Genetica* 19, 151–164 (1970). — HÜHN, M.: Untersuchungen zur Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen in Pflanzenbeständen. Dissertation an der Fakultät für Mathematik und Naturwissenschaften der Technischen Universität Hannover, 1971. — HÜHN, M.: Untersuchungen zur Konkurrenz in Mischbeständen aus n Komponenten. I. Darstellung des Untersuchungsmodells und Ableitung einiger Ergebnisse über Mischungseffekte und optimale Mischungsverhältnisse. Teil I. *Zeitschr. f. Acker- und Pflanzenbau* 135, 57–77 (1972). — HÜHN, M.: Untersuchungen zur Konkurrenz in Mischbeständen aus n Komponenten. II. Darstellung des Untersuchungsmodells und Ableitung einiger Ergebnisse über Mischungseffekte und optimale Mischungsverhältnisse. Teil II. *Zeitschrift für Acker- und Pflanzenbau* 135, 85–106 (1972). — HÜHN, M.: Populationsgenetische Untersuchungen zur phänotypischen Selektion in Pflanzenbeständen mit Konkurrenz (ein Locus, zwei Allele, mit Dominanz). *Theoretical and Applied Genetics* 45, 1974 (in Vorbereitung). — JAIN, S. K., and ALLARD, R. W.: Population studies in predominantly self-pollinated species. I. Evidence for heterozygote advantage in a closed population of barley. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 46, 1371–1377 (1960). — KARLIN, S.: Equilibrium behavior of population genetic models with non-random mating. Gordon and Breach, Science Publishers, New York — London — Paris, 1969. — KARLIN, S., and SCUDO, F. M.: Assortative mating based on phenotype. II. Two autosomal alleles without dominance. *Genetics* 63, No. 2, 499–510 (1969). — KIMURA, M.: Stochastic processes and distribution of gene frequencies under natural selection. Cold Spring Harbor Symp. 20, 33–53 (1955). — KIMURA, M.: Natural selection as the process of accumulating genetic information in adaptive evolution. *Gen. Res.* 127–140 (abstr.), 1961. — KIMURA, M., and CROW, J. F.: The measurement of effective population numbers. *Evolution* 17, 279–288 (1963). — LEVENE, H.: Genetic diversity and diversity of environment: mathematical aspects. *Proc. of the 5th Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability* 4, 305–316, 1967. — MATHER, K.: Competition and cooperation. In: *Mechanisms in Biol. Comp. Symp. Soc. Exp. Biol.* 15, 264–281, Cambridge, 1961. — MATHER, K.: Selection through competition. *Heredity* 24, 529–540 (1969). — NASSAR, R. F.: Distribution of gene frequencies under the case of random

genetic drift with and without selection. *Theor. and Appl. Gen.* 39, 145–149 (1969). — NASSAR, R. F., and SCOTT, L.: Effects of selection and drift on the dynamics of finite populations. III. Times to fixation or loss of an allele in the case of multiple loci and variable population size. *Theor. and Appl. Gen.* 40, 88–94 (1970). — NASSAR, R. F.: Effects of selection and drift on the dynamics of finite populations. IV. Gene frequency dependent selection. *Theor. and Appl. Gen.* 40, 245–250 (1970). — RISSER, P. G.: Competitive relationships among herbaraceous grassland plants. *Botanical Review* 35, No. 3, 251–284 (1969). — ROBERTSON, A.: Selection for heterozygotes in small population. *Genetics* 47, 1291–1300 (1962). — ROBERTSON, A., and HILL, W. G.: The effects of inbreeding at loci with heterozygote advantage. *Genetics* 60, 615–628 (1968). — ROBSON, D. S., POWERS, LE ROY and URQUHART, N. S.: The proportion of genetic deviates in the tails of a normal population. *Züchter* 37, 205–216 (1967). — SAKAI, K. I.: Studies on competition in plants. I. Analysis of the competition variance in plant populations. *Jap. J. Bot.* 14, 161–168 (1953). — SAKAI, K. I.: Competition in plants and its relation to selection. Cold Spring Harb. Symp. 20, 137–157 (1955). — SAKAI, K. I.: Studies on competition in plants. VII. Effect on competition of a varying number of competing and non-competing individuals. *J. Genet.* 55, 227–234 (1957). — SAKAI, K. I.: Competitive ability in plants and some related problems. In: *Mechanisms in Biol. Comp. Symp. Soc. Exp. Biol.* 15, 245–263, 1961. — 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). — SCHUTZ, W. M., BRIM, C. A., and USANIS, S. A.: Intergenotypic 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 BRIM, C. A.: Intergenotypic competition in soybeans. II. Predicted and observed performance of multiline mixtures. *Crop Sci.* 8, 735–739 (1968). — SCHUTZ, W. M., and USANIS, S. A.: Intergenotypic competition in plant populations. II. Maintenance of allelic polymorphisms with frequency dependent selection and mixed selfing and random mating. *Genetics* 61, 875–891 (1969). — SCHUTZ, W. M., and BRIM, C. A.: Intergenotypic competition in soybeans. III. An evaluation of stability in multiline mixtures. *Crop. Sci.* 11, 681–689 (1971). — SCUDO, F. M., and KARLIN, S.: Assortative mating based on phenotype. I. Two alleles with dominance. *Genetics* 63, 479–498 (1969). — 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. *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung* 57, 189–253 (1967). — STERN, K.: Vollständige Varianzen und Kovarianzen in Pflanzenbeständen. I. Ein Modell für Konkurrenz zwischen Genotypen. *Silvae Genetica* 14, 87–91 (1965). — 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 I, 3–7, 1968. — STERN, K.: Vollständige Varianzen und Kovarianzen in Pflanzenbeständen. IV. Phänotypische Korrelationen zwischen Wachstumsleistungen in verschiedenen Altersstufen. *Theor. and Appl. Genet.* 38, 66–73 (1968). — STERN, K.: Einige Beiträge genetischer Forschung zum Problem der Konkurrenz in Pflanzenbeständen. *Allgem. Forst- und Jagdzeitung* 140, 253–262 (1969). — SUNESON, C. A., and WIEBE, G. A.: Survival of barley and wheat varieties in mixtures. *J. Am. Soc. Agron.* 34, 1052–1056 (1942). — SUNESON, C. A.: Survival of four barley varieties in a mixture. *J. Am. Soc. Agron.* 41, 459–461 (1949). — SUNESON, C. A.: An evolutionary plant breeding method. *Agron. J.* 48, 188–191 (1956). — SVED, J. A., REED, E., and BODMER, W. J.: The number of balanced polymorphisms that can be maintained in a natural population. *Genetics* 55, 469–481 (1967). — WORKMAN, P. L.: The maintenance of heterozygosity by partial negative assortative mating. *Genetics* 50, 1369–1382 (1964). — WORKMAN, P. L., and ALLARD, R. W.: Population studies in predominantly self-pollinated species. V. Analysis of differential and random viabilities in mixtures of competing pure lines. *Heredity* 19, 181–189 (1964). — WRIGHT, S.: Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16, 97–159 (1931).