

Heritabilitätsschätzungen in Fichtenbeständen ohne Nachkommenschaftsprüfungen – Anwendungen einer verbesserten Schätzmethode

Von M. HÜHN*

Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung,
Fachbereich Agrarwissenschaften,
der Christian-Albrechts-Universität Kiel

(Eingegangen Dezember 1977 | Januar 1979)

Zusammenfassung

In HÜHN (1975) wurde ein Schätzverfahren für Heritabilitäten (im weiteren Sinn) vorgeschlagen, das ohne Nachkommenschaftsprüfungen direkt auf einen vorliegenden Pflanzenbestand anwendbar ist.

In der vorliegenden Arbeit wird diese Schätzmethode auf ein umfangreiches empirisches Datenmaterial angewendet: Zunächst auf elf 80- bis 90jährige slowakische Fichtenbestände (mit jeweils ca. 500 Einzelbäumen), bei denen einzelbaumweise die folgenden vier Merkmale erhoben wurden sind: Baumhöhe, Brusthöhendurchmesser, Kronenanteil und Schrankheitsgrad. Sodann auf einen 10jährigen Fichtenbestand (mit ca. 450 Einzelpflanzen), bei dem in vier verschiedenen Altersstufen das Merkmal „Höhe“ und zusätzlich bei der letzten Erhebung auch noch das Merkmal „Durchmesser“ gemessen wurde.

Abschließend werden verschiedene theoretische und methodische Probleme im Zusammenhang mit der Anwendung dieser Schätzmethode kurz diskutiert.

Schlagworte: **Heritabilitätsschätzung** ohne Nachkommenschaftsprüfung; Berechnung der genetischen-, Konkurrenz- und Umweltvarianz; Anwendungen auf verschiedene Fichtenbestände; Merkmale: Baumhöhe, Brusthöhendurchmesser, Kronenanteil und Schrankheitsgrad.

Summary

Estimation of broad sense heritability in Norway spruce populations without progeny tests — Applications of an improved method. An improved estimation — procedure is described and applied, which directly can be employed on a plant population — without the necessity to use progeny tests and, therefore, without performing any crosses. This method gives estimates of the broad sense heritability and of some other parameters: genetic variance, competitive variance, environmental variance, exponent from 'H. FAIRFIELD SMITH's empirical law', correlation-coefficient between 'competitive ability' and 'competitive influence'. This estimation-procedure is a generalization and improvement of the original method of SHRIKHANDE (1957) and the following further developments (for example, explicit inclusion of the competitive variance) by SAKAI and HATAKEYAMA (1963) and SAKAI and MUKAIDE (1967).

To apply this method the plant stand must be divided into quadratic plots of variable sizes. For each plot size the plot means and after this the variances of the plot means have to be computed. These phenotypic variances of the plot means for the different plot sizes are the only needed empirical data for employing this estimation-procedure. Then, based upon the chosen model and some sim-

plifying assumptions the expectation of the variance of plot means (for any given plot size) can be theoretically derived as a function of plot size and of the other unknown parameters. Applying on different plot sizes a system of simultaneous non-linear equations is obtained. From this the unknown parameters can be estimated by different methods which are known from statistical literature.

In the present paper this estimation-procedure is applied to an extensive collection of empirical data: At first there are eleven Norway spruce populations from Slovakia (80–90 years old with approximately 500 single trees each) where the following four characters are measured for each tree: height, diameter, crown percentage and taper. Further we used one Slovakian Norway spruce stand (10 years old) with approximately 450 single trees, where the character 'height' has been measured at four different ages and additional the character 'diameter' was measured only at the age of ten years.

Finally, different theoretical and methodological problems concerning the application of the proposed estimation-procedure were discussed.

Key words: estimation of broad sense heritability without progeny tests; computation of genetic variance, competitive variance and environmental variance; applications to different Norway spruce populations; characters: height, diameter, crown percentage and taper.

1. Einleitung und Fragestellung

Eine wesentliche Grundlage für eine effektive Planung und Durchführung von Selektionsprogrammen besteht in der Kenntnis realistischer Schätzwerte für die Heritabilitäten und die genetischen Korrelationen der betrachteten Merkmale. Neben der phänotypischen Gesamtvarianz benötigt man zur Berechnung der Heritabilität die genetische Varianzkomponente, die man auf verschiedene Weise schätzen kann, z. B.:

- 1) Untersuchungen mit genetisch gleichem Material, z. B. mit Klonen.
- 2) Verwendung der Ähnlichkeit zwischen Verwandten — speziell etwa: Vergleiche von Eltern mit ihren Nachkommen mit Hilfe von Regressionstechniken.
- 3) Langjährige Selektionsversuche zur Bestimmung der so genannten 'realisierten Heritabilität'.

Besonders für das Arbeiten mit langlebigen Pflanzenarten wäre ein Schätzverfahren für Heritabilitäten, das, ohne Nachkommenschaftsprüfungen durchführen zu müssen, direkt auf einen vorliegenden Pflanzenbestand anwendbar ist, von großem Interesse.

In früheren Veröffentlichungen (erste Fassung: HÜHN (1969); verallgemeinerte und verbesserte Fassung: HÜHN (1975)) wurde eine solche Schätzmethode vorgestellt, die eine Verallgemeinerung und Verbesserung des ursprünglichen Verfahrens von SHRIKHANDE (1957) sowie der darauffolgenden Weiterentwicklungen (z. B. explizite Einbeziehung der Konkurrenz) von SAKAI und HATAKEYAMA (1963) sowie SAKAI und MUKAIDE (1967) darstellt (Literaturangaben, siehe: HÜHN 1969, HÜHN 1975). Allerdings lässt sich auf diese Weise nicht die meistens interessierende „Heritabilität im

* Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. M. HÜHN, Universität Kiel, Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung, Olshausenstraße 40–60, Neue Universität, Haus S 20a, D-2300 Kiel, Bundesrepublik Deutschland.

Auch an dieser Stelle sei Herrn Dr. HOLUBCIK, Zvolen/CSSR noch einmal sehr herzlich für die freundliche Überlassung des Datenumaterials sowie für die laufende Unterstützung gedankt.

engeren Sinne“, sondern nur die „Heritabilität im weiteren Sinne“ schätzen.

In der vorliegenden Arbeit wird nun diese Schätzmethode auf ein umfangreiches Fichten-Datenmaterial angewendet. Dabei interessiert in erster Linie die praktische Erprobung des Schätzverfahrens sowie eine Diskussion seiner Anwendungsmöglichkeiten und nicht so sehr die Interpretation der erhaltenen Schätzwerte sowie die daraus abzuleitenden züchterischen Implikationen. Darauf wird in einer gesonderten Veröffentlichung ausführlich eingegangen werden (siehe: Hinweis in Kap. 3).

2. Schätzverfahren

Der vorliegende Pflanzenbestand wird künstlich in quadratische Parzellen verschiedener Größe eingeteilt. Für jede Parzellengrößeneinteilung von $n \times n = n^2$ Pflanzen pro Parzelle werden die Parzellenmittelwerte und sodann die Varianz dieser Parzellenmittelwerte berechnet. Diese phänotypischen Varianzen der Parzellenmittel für verschiedene Parzellengrößen stellen die alleinigen, für die Anwendung des Schätzverfahrens notwendigen empirischen Ausgangsdaten dar.

Für eine bestimmte Parzellengröße n^2 lässt sich dann aufgrund verschiedener Annahmen der Erwartungswert dieser phänotypischen Varianz der Parzellenmittelwerte als Funktion von n , G , C , E , b und ϱ theoretisch ableiten. Hierbei ist: G = genetische Varianz, C = Konkurrenzvarianz, E = Umweltvarianz, b = Parameter aus „H. F. SMITH's empirical law“ und ϱ = Korrelationskoeffizient zwischen „Konkurrenzfähigkeit“ und „Konkurrenzwirkung“ aller Pflanzen des Bestandes. Nach Anwendung auf verschiedene Parzellengrößen n^2 erhält man auf diese Weise ein System simultaner nichtlinearer Gleichungen, aus dem man nach verschiedenen, aus der statistischen Literatur bekannten Verfahren die unbekannten Parameter G , C , E , ϱ und b schätzen kann. Hierbei lässt sich eine wesentliche Vereinfachung der Rechenarbeit erreichen, indem man die phänotypischen Varianzen der Parzellenmittelwerte jeweils in Einheiten der phänotypischen Gesamtvarianz ausdrückt. Geschätzt werden bei diesem Vorgehen dann $\hat{\varrho}$, \hat{b} , $\hat{E}^* = E/G + C + E$, $\hat{C}^* = C/G + C + E$ und $\hat{G}^* = G/G + C + E$ = Heritabilität im weiteren Sinn. Die erhaltenen Schätzwerte werden mit $\hat{\varrho}$, \hat{b} , \hat{E}^* , \hat{C}^* und \hat{G}^* bezeichnet. Die Übereinstimmung der empirischen Werte mit den entsprechenden Erwartungswerten wird in der üblichen Weise durch SQ-Residual angegeben.

Bei der Parameterschätzung wurde in der vorliegenden Arbeit folgendermaßen vorgegangen: Schätzung von \hat{b} , \hat{E}^* , \hat{C}^* und \hat{G}^* jeweils zu verschiedenen vorgegebenen ϱ -Werten und schließliche ϱ -Schätzung durch Auswahl des Parameterupels mit minimalem SQ-Residual. Für Voraussetzungen, Ableitungen und Begründungen dieses Schätzverfahrens siehe: HÜHN (1975).

3. Material

Das umfangreiche Datenmaterial wurde mir vor einiger Zeit von Herrn Doz. Dr. M. HOLUBCIK, Zvolen/CSSR zur Anwendung und Erprobung dieser Schätzmethode zur Verfügung gestellt. Zunächst bestand das Material aus elf 80- bis 90jährigen gleichaltrigen slowakischen Fichtenbeständen (mit gleichen Baumabständen) von jeweils etwa 500 Einzelpflanzen pro Bestand. Einzelbaumweise gemessen wurden die folgenden vier morphologischen Merkmale: Baumhöhe (m), Brusthöhendurchmesser (cm), Kronenanteil und Schlankheitsgrad (Verhältnis der Baumhöhe zum Brusthöhendurchmesser).

Zusätzlich zu diesen elf Fichtenbeständen wurde noch eine junge 10jährige Fichtenpflanzung (ebenfalls mit regelmäßigen Baumabständen), die in vier verschiedenen Altern (7—10 Jahre) im Merkmal ‘Höhe’ und in der letzten Altersstufe auch noch im Merkmal ‘Durchmesser’ einzel-

baumweise vermessen worden war, in die Auswertungen einbezogen. Der Bestand umfaßte ca. 450 Einzelpflanzen.

Diese Auswertungen interessierten besonders unter dem Aspekt, daß in solchen jungen Altersstufen eines Bestandes weder mit nennenswerten Konkurrenzeffekten noch mit größeren umweltbedingten Unterschieden zu rechnen ist, so daß in diesen Fällen die Konkurrenz- und Umweltvarianz klein sein müßten, während die genetische Varianz bei weitem überwiegen sollte. Dieser junge Fichtenbestand stellt somit unter den genannten Annahmen einen Prüfstein für die Wirksamkeit der vorgeschlagenen Schätzmethode dar.

In der vorliegenden Arbeit werden die Ergebnisse dieser Heritabilitätsberechnungen sowie auch der Schätzungen der anderen Parameter für dieses Fichtenmaterial angegeben. Auf nähere Einzelheiten bezüglich dieses Materials (verwendete Pflanzverbände wie z. B. 1,3 m \times 1,3 m bei dem jungen Bestand, erfolgte Durchforstungen, verschiedene Beschädigungen (Schnee, Wind) der Bestände usw.) wie auch auf die Diskussion und Interpretation der erhaltenen Heritabilitätsergebnisse im Hinblick auf forstgenetische und forstpflanzenzüchterische Folgerungen soll in der vorliegenden Arbeit nicht eingegangen werden, da Herr Dr. HOLUBCIK selbst in einer eigenen Veröffentlichung ausführlich auf diese Punkte zurückkommen wird.

4. Ergebnisse

Für die phänotypischen Gesamtvarianzen und die phänotypischen Varianzen der Parzellenmittelwerte ergaben sich für die elf 80- bis 90jährigen Bestände die Ergebnisse der Tabellen 1 a und 1 b, während man im Falle des 10jährigen Fichtenbestandes die Ergebnisse der Tabelle 2 erhält.

Nach Anwendung des in Kapitel 2 beschriebenen Schätzverfahrens ergaben sich als endgültige Schätzwerte aller einbezogenen Parameter (also auch Schätzung von ϱ) die Werte der Tabelle 3 (für die elf 80- bis 90jährigen Bestände) und Tabelle 4 (für den 10jährigen Bestand). Die in der Spalte für ϱ auftretende Bezeichnung „beliebig“ bedeutet, daß man in diesen Fällen für alle ϱ -Werte die gleichen Parameter-Schätzwerte sowie eine gleich gute Anpassung (gleiche SQ-Residual-Werte) erhält. Die Auswahl eines speziellen numerischen Wertes für ϱ nach der in Kapitel 2 beschriebenen Weise ist also in diesen Fällen nicht möglich.

Die vollständigen Schätzwerte der interessierenden Parameter G^* , C^* , E^* und b jeweils für variables ϱ sind in den Tabellen 5 a bis 5 g (für die 80- bis 90jährigen Bestände) sowie in den Tabellen 6 a und 6 b (für den 10jährigen Bestand) im Anhang wiedergegeben.

Bei der Betrachtung der Heritabilitätsschätzwerte der elf 80- bis 90jährigen Fichtenbestände erhält man die einheitlichsten Ergebnisse im Merkmal ‘Kronenanteil’; hier liegt die Heritabilität in allen elf Beständen durchweg relativ hoch (0,62—0,94).

Auch das Merkmal ‘Durchmesser’ zeigt — von einigen Ausnahmen abgesehen (drei Bestände mit einer Heritabilität unter 10% und einem Bestand mit 40%) — durchweg hohe Heritabilitätsschätzwerte (0,64—0,94).

In den beiden verbleibenden Merkmalen ‘Höhe’ und ‘Schlankheitsgrad’ findet man sowohl hohe als auch sehr kleine Werte — aber die kleinen Werte überwiegen in beiden Merkmalen (‘Höhe’: vier Bestände mit 0,68—0,90, fünf Bestände mit 0,00—0,16 und zwei Bestände mit 0,22 bzw. 0,48 und ‘Schlankheitsgrad’: vier Bestände mit 0,84—0,92, fünf Bestände mit 0,02—0,12 und zwei Bestände mit 0,34 bzw. 0,50).

Die für den 10jährigen Fichtenbestand erhaltenen Ergebnisse entsprechen in allen Fällen voll und ganz den in Kap. 3 kurz diskutierten Erwartungen (siehe Tabelle 4 und Tabellen 6 a und 6 b): Die genannten Tabellen zeigen durchweg eine sehr große genetische Varianz, eine sehr kleine

Tabelle 1. — Varianzen der Parzellenmittelwerte für unterschiedliche Parzellengrößen und die verschiedenen Merkmale bei den elf älteren Beständen (näh. Erläut.: s. Text).

Bestände		Merkmale: Höhe										
Parzel-	lengröße	60 c ₄	14 d ₄	208 a	34 c	51 c	14 d	219 f ₃	86 b	49 b	14 d ₃	82 a ₂
n × n = n ²												
1 × 1 = 1		20,07	14,00	15,06	9,22	9,77	13,42	4,68	16,63	17,20	12,45	14,60
2 × 2 = 4		9,78	4,71	5,13	3,77	3,65	3,83	2,06	8,47	8,54	2,60	5,45
3 × 3 = 9		5,16	2,17	3,63	1,99	2,15	1,62	1,55	5,48	7,10	0,71	2,88
4 × 4 = 16		3,29	0,93	2,74	1,87	1,46	0,94	1,14	4,99	5,59	0,41	2,34
5 × 5 = 25		2,26	0,36	2,59	1,23	1,23	0,54	1,06	5,24	5,84	0,31	1,72
6 × 6 = 36		0,85	1,10	1,27	0,82	1,12	1,12	0,74	1,75	5,57	0,53	1,42
<hr/>												
Bestände		Merkmale: Durchmesser										
Parzel-	lengröße	60 c ₄	14 d ₄	208 a	34 c	51 c	14 d	219 f ₃	86 b	49 b	14 d ₃	82 a ₂
n × n = n ²												
1 × 1 = 1		75,74	50,85	39,82	45,44	47,00	58,53	32,23	96,35	38,35	52,83	43,89
2 × 2 = 4		33,05	17,40	22,19	16,09	16,29	16,76	11,07	33,41	14,75	8,54	13,79
3 × 3 = 9		23,71	4,86	12,73	7,85	8,59	8,87	7,02	24,73	9,76	5,54	7,47
4 × 4 = 16		5,67	2,87	9,35	4,81	6,24	7,04	3,38	15,87	8,23	1,33	5,27
5 × 5 = 25		4,10	1,22	6,42	3,01	6,25	5,24	2,73	15,75	6,72	1,13	4,55
6 × 6 = 36		0,50	2,53	4,81	4,22	5,36	10,07	1,43	13,17	8,14	1,09	3,54
<hr/>												
Bestände		Merkmale: Kronenanteil										
Parzel-	lengröße	60 c ₄	14 d ₄	208 a	34 c	51 c	14 d	219 f ₃	86 b	49 b	14 d ₃	82 a ₂
n × n = n ²												
1 × 1 = 1		320,84	90,59	251,89	68,95	148,15	86,27	126,63	100,92	165,04	75,20	92,82
2 × 2 = 4		190,55	43,42	112,23	35,63	51,33	39,16	51,92	37,13	71,21	30,18	39,77
3 × 3 = 9		133,07	16,57	83,42	21,92	27,78	21,45	31,12	13,25	42,80	18,89	25,45
4 × 4 = 16		118,04	20,08	78,24	20,01	18,96	22,44	24,74	13,41	33,15	21,09	21,07
5 × 5 = 25		81,27	10,98	70,75	19,72	14,28	14,54	18,80	13,49	32,91	14,00	18,14
6 × 6 = 36		76,21	24,54	87,61	18,86	10,65	24,80	8,10	9,73	23,58	26,74	21,29
<hr/>												
Bestände		Merkmale: Schläppheitsgrad										
Parzel-	lengröße	60 c ₄	14 d ₄	208 a	34 c	51 c	14 d	219 f ₃	86 b	49 b	14 d ₃	82 a ₂
n × n = n ²												
1 × 1 = 1		182,31	98,06	160,85	137,34	142,06	102,29	102,35	171,96	126,09	107,36	113,61
2 × 2 = 4		79,37	32,64	53,77	55,08	44,72	37,19	34,57	75,16	47,21	30,01	42,61
3 × 3 = 9		70,76	10,87	26,38	31,05	23,90	20,59	18,23	60,43	27,20	18,14	26,39
4 × 4 = 16		37,07	8,94	21,99	24,50	15,90	13,99	8,38	48,37	18,15	6,87	23,58
5 × 5 = 25		19,40	6,95	11,68	17,48	13,57	12,53	6,08	45,46	16,07	5,91	17,07
6 × 6 = 36		3,08	0,13	7,76	20,21	14,52	17,08	4,68	29,86	6,43	5,05	12,14

Tabelle 2. — Varianzen der Parzellenmittelwerte für unterschiedliche Parzellengrößen und die verschiedenen Merkmale bei dem jungen Fichtenbestand (näh. Erläut.: s. Text).

Bestände		Höhe				Durchmesser	
Parzel-	lengröße	A ₁	A ₂	B	C		
n × n = n ²							
1 × 1 = 1		528,11	528,11	374,94	164,91	0,408	
2 × 2 = 4		180,17	153,49	109,16	54,98	0,129	
3 × 3 = 9		61,23	61,23	69,19	29,97	0,082	
4 × 4 = 16		83,11	62,10	45,65	21,18	0,036	
5 × 5 = 25		71,15	60,21	45,16	21,50	0,033	
6 × 6 = 36		63,12	59,57	41,34	19,38	0,037	

Konkurrenzvarianz und eine kleine Umweltvarianz. Da es sich bei dem Datenmaterial um einen jungen Bestand handelt, wo Konkurrenzeffekte noch nicht allzusehr wirksam geworden sein können, muß die Konkurrenzvarianz klein und die genetische Varianz groß sein, da die Unterschiede, die vorhanden sind, in erster Linie genetisch bedingt sein müssen — und auch die Umwelt hat in so frühen Entwicklungsstadien noch nicht allzusehr modifizierend eingegriffen. Daher ist auch eine relativ kleine Umweltvarianz in diesen Altersstufen zu erwarten, was sich bei den Berechnungen auch ergibt.

Die Ergebnisse für den jungen Fichtenbestand stimmen also sehr gut mit den Erwartungen überein.

Auf verschiedene theoretische und methodische Probleme im Zusammenhang mit dieser Schätzmethode soll abschließend noch kurz hingewiesen werden:

- Schwierigkeiten, Fehlermöglichkeiten und Unzulänglichkeiten des hier vorgeschlagenen Lösungsverfahrens zur Lösung der auftretenden nichtlinearen Gleichungssysteme (z. B. Problematik lokaler Minima bei zu grober Schrittweite). Gibt es hierfür andere Lösungsverfahren, die zu besseren Schätzwerten führen?

Tabelle 3. — Schätzwerte der verschiedenen Parameter (unter Einschluß der ϱ -Schätzung) für die verschiedenen Merkmale bei den elf älteren Beständen (näh. Erläut.: s. Text).

Bestand	Höhe					Durchmesser				
	\hat{G}^*	\hat{C}^*	$\hat{\epsilon}^*$	\hat{b}	$\hat{\sigma}$	\hat{G}^*	\hat{C}^*	$\hat{\epsilon}^*$	\hat{b}	$\hat{\sigma}$
60 c ₄	0,76	0,22	0,02	0,84	+ 1,00	0,40	0,30	0,30	1,14	+ 1,00
14 d ₄	0,68	0,04	0,28	1,14	+ 1,00	0,74	0,02	0,24	1,14	+ 1,00
208 a	0,16	0,54	0,30	0,34	- 0,60	0,64	0,30	0,06	0,02	+ 1,00
34 c	0,22	0,00	0,78	0,58	beliebig	0,94	0,04	0,02	0,00	+ 0,80
51 c	0,08	0,16	0,76	0,66	- 0,20	0,92	0,02	0,06	0,08	+ 0,80
14 d	0,48	0,02	0,50	1,14	+ 1,00	0,92	0,02	0,06	0,00	- 0,20
219 f ₃	0,00	0,86	0,14	0,10	beliebig	0,04	0,52	0,44	1,20	+ 0,80
86 b	0,74	0,06	0,20	0,02	+ 1,00	0,02	0,94	0,04	0,08	- 0,60
49 b	0,02	0,62	0,36	0,14	- 0,60	0,82	0,02	0,16	0,02	+ 0,20
14 d ₃	0,00	0,00	1,00	1,18	beliebig	0,10	0,38	0,52	1,22	- 1,00
82 a ₂	0,90	0,02	0,08	0,08	+ 1,00	0,90	0,04	0,06	0,08	+ 0,20
<hr/>										
Kronenanteil										
Bestand	\hat{G}^*	\hat{C}^*	$\hat{\epsilon}^*$	\hat{b}	$\hat{\sigma}$	\hat{G}^*	\hat{C}^*	$\hat{\epsilon}^*$	\hat{b}	$\hat{\sigma}$
	0,62	0,12	0,26	0,02	+ 1,00	0,02	0,84	0,14	0,16	+ 0,40
14 d ₄	0,84	0,12	0,04	0,00	+ 1,00	0,84	0,02	0,14	1,14	+ 1,00
208 a	0,74	0,00	0,26	0,00	+ 1,00	0,92	0,02	0,06	0,08	+ 0,60
34 c	0,74	0,08	0,18	0,02	+ 1,00	0,86	0,04	0,10	0,06	+ 0,80
51 c	0,90	0,02	0,08	0,20	+ 0,80	0,02	0,10	0,88	0,80	- 0,80
14 d	0,82	0,02	0,16	0,00	+ 1,00	0,88	0,06	0,06	0,10	+ 0,60
219 f ₃	0,84	0,02	0,14	0,08	+ 1,00	0,34	0,12	0,54	1,16	+ 1,00
86 b	0,94	0,04	0,02	0,94	+ 1,00	0,02	0,70	0,28	0,14	- 1,00
49 b	0,84	0,04	0,12	0,06	+ 1,00	0,50	0,16	0,34	0,54	+ 0,20
14 d ₃	0,76	0,02	0,22	0,00	- 0,60	0,04	0,30	0,66	1,18	+ 0,60
82 a ₂	0,82	0,02	0,16	0,00	+ 0,80	0,12	0,18	0,70	0,50	- 1,00
<hr/>										
Schlankheitsgrad										

- 2) Problem der Genauigkeit der Schätzwerte (Varianz der so erhaltenen Schätzwerte) bzw. Stabilität der Lösungen dieser nicht-linearen Gleichungssysteme.
- 3) Unter welchen Bedingungen führt die Verwendung der phänotypischen Varianzen der Parzellenmittel als absolute oder relative Werte (ausgedrückt in Einheiten der phänotypischen Gesamtvarianz) zu genaueren Schätzwerten? (Hinweis: Große Schwankungen von Varianzen, besonders aber von Quotienten von Varianzen).
- 4) Frage der Eindeutigkeit der Schätzwerte, denn verschiedene Parametertupel können durchaus zu einer gleich guten Anpassung führen. Diese Problematik tritt in einzelnen Fällen auch bei dem in der vorliegenden Arbeit gewählten Lösungsverfahren in Form von SQ-Residual-Funktionen auf, die sich in weiten Parameterbereichen entweder überhaupt nicht oder nur minimal verändern (siehe Tabellen 5 a bis 5 g, sowie Tabellen 6 a und 6 b).
- 5) Bei der Berechnung der phänotypischen Varianzen der Parzellenmittelwerte für verschiedene Parzellengrößen erhebt sich die Frage: Bis zu welcher Parzellengröße sollte man gehen und wie viele Parzellen braucht man bei den einzelnen Parzellengrößen? Mit wachsender Parzellengröße erhält man aus einem vorliegenden

Bestand immer weniger Parzellen, so daß die daraus berechneten Varianzen der Parzellenmittel immer unsicherer werden. Solche stichprobenbedingten verzerrten Werte der Varianzen der Parzellenmittel bei größeren Parzellen infolge der Verwendung von zu wenigen Parzellen zeigen in einigen Fällen auch die numerischen Werte der vorliegenden Arbeit.

- 6) Bei der Beurteilung der Aussagefähigkeit der auf diese Weise erhaltenen Schätzwerte spielen auch deren Stetigkeitseigenschaften eine besondere Rolle. Denn die geschätzten Parameter sollten — betrachtet jeweils in Abhängigkeit von variablem ϱ — eine Kontinuität zeigen. Abweichungen, z. B. abrupte Sprünge, deuten auf bestimmte Unregelmäßigkeiten, wobei jedoch die Ursachen hierfür im einzelnen nicht so ohne weiteres zu erkennen sind (siehe Tabellen 5 a bis 5 g, sowie Tabellen 6 a und 6 b).
- 7) Die theoretischen Grundlagen dieses Schätzverfahrens wurden unter einer Reihe von vereinfachenden Annahmen abgeleitet — und es erhebt sich die Frage, inwieweit Abweichungen von den angenommenen Voraussetzungen die Genauigkeit der erhaltenen Schätzwerte beeinflussen bzw. nicht beeinflussen. Trotz der zuvor diskutierten möglichen Einschränkungen und der noch zu klärenden Punkte auf der mathematisch-statistischen Seite dürfte dieses Verfahren zur Schätzung der „Heritabilität im weiteren Sinn“ wegen der anfangs dargelegten Vorzüge für die praktische Anwendung — gerade aber beim Arbeiten mit langlebigen Arten — von besonderem Interesse sein. In der schnellen und einfachen Möglichkeit zur Parameterschätzung liegt die Bedeutung dieses Verfahrens, obwohl es natürlich in keiner Weise Nachkommenschaftsprüfungen ersetzen kann und soll.

Literaturverzeichnis

HÜHN, M.: Untersuchungen zur Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen in Pflanzenbeständen. I. Modifikation der Me-

Tabelle 4. — Schätzwerte der verschiedenen Parameter (unter Einschluß der ϱ -Schätzung) für die verschiedenen Merkmale bei dem jungen Fichtenbestand (näh. Erläut.: s. Text).

Parameter Bestand	\hat{G}^*	\hat{C}^*	$\hat{\epsilon}^*$	\hat{b}	$\hat{\sigma}$
Höhe A ₁	0,92	0,00	0,08	0,00	beliebig
Höhe A ₂	0,90	0,02	0,08	0,00	- 0,60
Höhe B	0,84	0,08	0,08	0,00	- 0,20
Höhe C	0,90	0,02	0,08	0,00	+ 0,20
Durchmesser	0,86	0,10	0,04	0,02	+ 0,20

thode von Sakai zur Schätzung der genetischen-, Umwelt- und Konkurrenzvarianz einer Population. Silvae Genetica 18: 5/6, 186–192 (1969). — HÜHN, M.: Estimation of broad sense heritability in plant populations: an improved method. Theor. and Appl. Genetics (TAG) 46: 87–99 (1975). — HÜHN, M.: Heritabilitäts schätzungen in Mais-, Zuckerrüben- sowie Fichtenpopulationen. Praktische Anwendungen einer verbesserten Schätz methode. Zeitschrift für Pflanzenzüchtung 81: 289–304 (1978). — SAKAI, K. I. und S. HATAKEYAMA: Estimation of genetic parameters in forest trees without raising progenies. Silvae Genetica 12: 152–157 (1963). — SAKAI, K. I., and H. MUKAIDE: Estimation of genetic, environmental and competitive variances in standing forests. Silvae Genetica 16: 149–152

(1967). — SHRIKHANDE, V. J.: Some considerations in designing experiments on coconut trees. J. Ind. Soc. Agr. Stat. 9: 82–99 (1957).

Anhang

Die Tabellen der vollständigen Schätzwerte für \hat{G}^* , \hat{C}^* , \hat{E}^* und \hat{b} (für variables ϱ) konnten in der vorliegenden Veröffentlichung nicht für alle verwendeten Bestände abgedruckt werden. Sie sind jedoch auf Anfrage vom Autor erhältlich.

Tabelle 5. — Schätzwerte der verschiedenen Parameter und SQ-Residual (für verschiedene vor gegebene ϱ -Werte) für die einzelnen Merkmale bei den älteren Beständen (näh. Erläut.: s. Text).

Bestand 60c ₄										
ϱ	Höhe				Durchmesser					
	\hat{G}^*	\hat{C}^*	\hat{E}^*	\hat{b}	SQ-Residual	\hat{G}^*	\hat{C}^*	\hat{E}^*	\hat{b}	SQ-Residual
- 1,00	0,02	0,00	0,98	0,58	$3,4123 \cdot 10^{-3}$	0,00	0,00	1,00	0,64	$1,4245 \cdot 10^{-2}$
- 0,80	0,02	0,00	0,98	0,58	$3,4123 \cdot 10^{-3}$	0,00	0,00	1,00	0,64	$1,4245 \cdot 10^{-2}$
- 0,60	0,02	0,00	0,98	0,58	$3,4123 \cdot 10^{-3}$	0,00	0,00	1,00	0,64	$1,4245 \cdot 10^{-2}$
- 0,40	0,02	0,00	0,98	0,58	$3,4123 \cdot 10^{-3}$	0,00	0,00	1,00	0,64	$1,4245 \cdot 10^{-2}$
- 0,20	0,02	0,00	0,98	0,58	$3,4123 \cdot 10^{-3}$	0,00	0,00	1,00	0,64	$1,4245 \cdot 10^{-2}$
0,00	0,02	0,00	0,98	0,58	$3,4123 \cdot 10^{-3}$	0,00	0,00	1,00	0,64	$1,4245 \cdot 10^{-2}$
+ 0,20	0,02	0,02	0,96	0,58	$3,3871 \cdot 10^{-3}$	0,18	0,66	0,16	0,52	$1,3577 \cdot 10^{-2}$
+ 0,40	0,34	0,46	0,20	0,44	$2,5189 \cdot 10^{-3}$	0,36	0,62	0,02	0,72	$1,1406 \cdot 10^{-2}$
+ 0,60	0,48	0,52	0,00	0,58	$7,3744 \cdot 10^{-4}$	0,60	0,38	0,02	0,96	$1,0711 \cdot 10^{-2}$
+ 0,80	0,66	0,32	0,02	0,66	$1,9075 \cdot 10^{-4}$	0,58	0,30	0,12	1,20	$1,0633 \cdot 10^{-2}$
+ 1,00	0,76	0,22	0,02	0,84	$5,5278 \cdot 10^{-5}$	0,40	0,30	0,30	1,14	$1,0613 \cdot 10^{-2}$
Kronenanteil								Schlankheitsgrad		
ϱ	\hat{G}^*	\hat{C}^*	\hat{E}^*	\hat{b}	SQ-Residual	\hat{G}^*	\hat{C}^*	\hat{E}^*	\hat{b}	SQ-Residual
	0,10	0,00	0,90	0,34	$6,9333 \cdot 10^{-4}$	0,00	0,80	0,20	0,20	$6,0821 \cdot 10^{-3}$
- 1,00	0,10	0,00	0,90	0,34	$6,9333 \cdot 10^{-4}$	0,00	0,80	0,20	0,20	$6,0821 \cdot 10^{-3}$
- 0,80	0,10	0,00	0,90	0,34	$6,9333 \cdot 10^{-4}$	0,00	0,80	0,20	0,20	$6,0821 \cdot 10^{-3}$
- 0,60	0,10	0,00	0,90	0,34	$6,9333 \cdot 10^{-4}$	0,00	0,80	0,20	0,20	$6,0821 \cdot 10^{-3}$
- 0,40	0,10	0,00	0,90	0,34	$6,9333 \cdot 10^{-4}$	0,00	0,80	0,20	0,20	$6,0821 \cdot 10^{-3}$
- 0,20	0,10	0,00	0,90	0,34	$6,9333 \cdot 10^{-4}$	0,00	0,80	0,20	0,20	$6,0821 \cdot 10^{-3}$
0,00	0,10	0,00	0,90	0,34	$6,9333 \cdot 10^{-4}$	0,00	0,80	0,20	0,20	$6,0821 \cdot 10^{-3}$
+ 0,20	0,10	0,02	0,88	0,34	$6,8836 \cdot 10^{-4}$	0,00	0,80	0,20	0,20	$6,0821 \cdot 10^{-3}$
+ 0,40	0,16	0,02	0,82	0,32	$6,6804 \cdot 10^{-4}$	0,02	0,84	0,14	0,16	$6,0632 \cdot 10^{-3}$
+ 0,60	0,44	0,24	0,32	0,08	$5,6204 \cdot 10^{-4}$	0,00	0,80	0,20	0,20	$6,0821 \cdot 10^{-3}$
+ 0,80	0,56	0,20	0,24	0,00	$4,0126 \cdot 10^{-4}$	0,00	0,80	0,20	0,20	$6,0821 \cdot 10^{-3}$
+ 1,00	0,62	0,12	0,26	0,02	$3,6748 \cdot 10^{-4}$	0,00	0,80	0,20	0,20	$6,0821 \cdot 10^{-3}$
Bestand 49 b										
ϱ	Höhe				Durchmesser					
	\hat{G}^*	\hat{C}^*	\hat{E}^*	\hat{b}	SQ-Residual	\hat{G}^*	\hat{C}^*	\hat{E}^*	\hat{b}	SQ-Residual
- 1,00	0,00	0,80	0,20	0,00	$2,9220 \cdot 10^{-4}$	0,80	0,00	0,20	0,08	$5,5913 \cdot 10^{-5}$
- 0,80	0,02	0,56	0,42	0,18	$2,8744 \cdot 10^{-4}$	0,80	0,00	0,20	0,08	$5,5913 \cdot 10^{-5}$
- 0,60	0,02	0,62	0,36	0,14	$2,7703 \cdot 10^{-4}$	0,80	0,00	0,20	0,08	$5,5913 \cdot 10^{-5}$
- 0,40	0,04	0,60	0,36	0,14	$2,9039 \cdot 10^{-4}$	0,80	0,00	0,20	0,08	$5,5913 \cdot 10^{-5}$
- 0,20	0,02	0,72	0,26	0,06	$2,8537 \cdot 10^{-4}$	0,80	0,00	0,20	0,08	$5,5913 \cdot 10^{-5}$
0,00	0,00	0,80	0,20	0,00	$2,9220 \cdot 10^{-4}$	0,78	0,02	0,20	0,08	$3,9976 \cdot 10^{-5}$
+ 0,20	0,00	0,80	0,20	0,00	$2,9220 \cdot 10^{-4}$	0,82	0,02	0,16	0,02	$3,4539 \cdot 10^{-5}$
+ 0,40	0,00	0,80	0,20	0,00	$2,9220 \cdot 10^{-4}$	0,80	0,00	0,20	0,08	$5,5913 \cdot 10^{-5}$
+ 0,60	0,00	0,80	0,20	0,00	$2,9220 \cdot 10^{-4}$	0,80	0,00	0,20	0,08	$5,5913 \cdot 10^{-5}$
+ 0,80	0,00	0,80	0,20	0,00	$2,9220 \cdot 10^{-4}$	0,80	0,00	0,20	0,08	$5,5913 \cdot 10^{-5}$
+ 1,00	0,00	0,80	0,20	0,00	$2,9220 \cdot 10^{-4}$	0,80	0,00	0,20	0,08	$5,5913 \cdot 10^{-5}$
Kronenanteil								Schlankheitsgrad		
ϱ	\hat{G}^*	\hat{C}^*	\hat{E}^*	\hat{b}	SQ-Residual	\hat{G}^*	\hat{C}^*	\hat{E}^*	\hat{b}	SQ-Residual
	0,24	0,00	0,76	0,52	$1,3660 \cdot 10^{-4}$	0,16	0,00	0,84	0,66	$6,1488 \cdot 10^{-6}$
- 1,00	0,24	0,00	0,76	0,52	$1,3660 \cdot 10^{-4}$	0,16	0,00	0,84	0,66	$6,1488 \cdot 10^{-6}$
- 0,80	0,24	0,00	0,76	0,52	$1,3660 \cdot 10^{-4}$	0,04	0,02	0,94	0,68	$2,9946 \cdot 10^{-6}$
- 0,60	0,24	0,00	0,76	0,52	$1,3660 \cdot 10^{-4}$	0,04	0,06	0,90	0,68	$3,4428 \cdot 10^{-6}$
- 0,40	0,24	0,00	0,76	0,52	$1,3660 \cdot 10^{-4}$	0,06	0,06	0,88	0,68	$1,4566 \cdot 10^{-6}$
- 0,20	0,24	0,00	0,76	0,52	$1,3660 \cdot 10^{-4}$	0,10	0,10	0,80	0,68	$6,6942 \cdot 10^{-7}$
0,00	0,24	0,00	0,76	0,52	$1,3660 \cdot 10^{-4}$	0,50	0,16	0,34	0,54	$6,1855 \cdot 10^{-7}$
+ 0,20	0,24	0,00	0,76	0,52	$1,3660 \cdot 10^{-4}$	0,76	0,10	0,14	0,30	$5,5223 \cdot 10^{-6}$
+ 0,40	0,62	0,10	0,28	0,30	$1,1994 \cdot 10^{-4}$	0,16	0,00	0,84	0,66	$6,1488 \cdot 10^{-6}$
+ 0,60	0,78	0,12	0,10	0,02	$6,6807 \cdot 10^{-5}$	0,16	0,00	0,84	0,66	$6,1488 \cdot 10^{-6}$
+ 0,80	0,82	0,06	0,12	0,06	$6,5645 \cdot 10^{-5}$	0,16	0,00	0,84	0,66	$6,1488 \cdot 10^{-6}$
+ 1,00	0,84	0,04	0,12	0,06	$6,4147 \cdot 10^{-5}$	0,16	0,00	0,84	0,66	$6,1488 \cdot 10^{-6}$

Bestand 82 e₂

ξ	Höhe					Durchmesser				
	\hat{G}^*	\hat{C}^*	\hat{E}^*	\hat{b}	SQ-Residual	\hat{G}^*	\hat{C}^*	\hat{E}^*	\hat{b}	SQ-Residual
- 1,00	0,50	0,00	0,50	0,52	$4,5823 \cdot 10^{-4}$	0,84	0,00	0,16	0,32	$1,0162 \cdot 10^{-5}$
- 0,80	0,50	0,00	0,50	0,52	$4,5823 \cdot 10^{-4}$	0,84	0,00	0,16	0,32	$1,0162 \cdot 10^{-5}$
- 0,60	0,50	0,00	0,50	0,52	$4,5823 \cdot 10^{-4}$	0,84	0,00	0,16	0,32	$1,0162 \cdot 10^{-5}$
- 0,40	0,50	0,00	0,50	0,52	$4,5823 \cdot 10^{-4}$	0,84	0,00	0,16	0,32	$1,0162 \cdot 10^{-5}$
- 0,20	0,50	0,00	0,50	0,52	$4,5823 \cdot 10^{-4}$	0,84	0,00	0,16	0,32	$1,0162 \cdot 10^{-5}$
0,00	0,50	0,00	0,50	0,52	$4,5823 \cdot 10^{-4}$	0,84	0,00	0,16	0,32	$1,0162 \cdot 10^{-5}$
+ 0,20	0,58	0,02	0,40	0,48	$4,5745 \cdot 10^{-4}$	0,90	0,04	0,06	0,08	$8,0214 \cdot 10^{-6}$
+ 0,40	0,84	0,10	0,06	0,00	$3,8236 \cdot 10^{-4}$	0,84	0,00	0,16	0,32	$1,0162 \cdot 10^{-5}$
+ 0,60	0,88	0,06	0,06	0,00	$3,5606 \cdot 10^{-4}$	0,84	0,00	0,16	0,32	$1,0162 \cdot 10^{-5}$
+ 0,80	0,88	0,02	0,10	0,12	$3,6145 \cdot 10^{-4}$	0,84	0,00	0,16	0,32	$1,0162 \cdot 10^{-5}$
+ 1,00	0,90	0,02	0,08	0,08	$3,4734 \cdot 10^{-4}$	0,84	0,00	0,16	0,32	$1,0162 \cdot 10^{-5}$
<hr/>										
Kronenanteil										
ξ	Höhe					Schlankheitsgrad				
	\hat{G}^*	\hat{C}^*	\hat{E}^*	\hat{b}	SQ-Residual	\hat{G}^*	\hat{C}^*	\hat{E}^*	\hat{b}	SQ-Residual
- 1,00	0,76	0,00	0,24	0,08	$2,0644 \cdot 10^{-3}$	0,12	0,18	0,70	0,50	$9,9885 \cdot 10^{-4}$
- 0,80	0,76	0,00	0,24	0,08	$2,0644 \cdot 10^{-3}$	0,16	0,20	0,64	0,48	$1,0075 \cdot 10^{-3}$
- 0,60	0,76	0,00	0,24	0,08	$2,0644 \cdot 10^{-3}$	0,22	0,20	0,58	0,46	$1,0147 \cdot 10^{-3}$
- 0,40	0,76	0,00	0,24	0,08	$2,0644 \cdot 10^{-3}$	0,24	0,28	0,48	0,44	$1,0290 \cdot 10^{-3}$
- 0,20	0,76	0,00	0,24	0,08	$2,0644 \cdot 10^{-3}$	0,38	0,28	0,34	0,36	$1,0537 \cdot 10^{-3}$
0,00	0,76	0,00	0,24	0,08	$2,0644 \cdot 10^{-3}$	0,50	0,32	0,18	0,22	$1,1379 \cdot 10^{-3}$
+ 0,20	0,74	0,08	0,18	0,02	$1,7829 \cdot 10^{-3}$	0,66	0,00	0,34	0,32	$1,2306 \cdot 10^{-3}$
+ 0,40	0,78	0,06	0,16	0,00	$1,6756 \cdot 10^{-3}$	0,66	0,00	0,34	0,32	$1,2306 \cdot 10^{-3}$
+ 0,60	0,80	0,02	0,18	0,02	$1,6427 \cdot 10^{-3}$	0,66	0,00	0,34	0,32	$1,2306 \cdot 10^{-3}$
+ 0,80	0,82	0,02	0,16	0,00	$1,6364 \cdot 10^{-3}$	0,66	0,00	0,34	0,32	$1,2306 \cdot 10^{-3}$
+ 1,00	0,82	0,02	0,16	0,00	$1,9425 \cdot 10^{-3}$	0,66	0,00	0,34	0,32	$1,2306 \cdot 10^{-3}$

Bestand 34 c

ξ	Höhe					Durchmesser				
	\hat{G}^*	\hat{C}^*	\hat{E}^*	\hat{b}	SQ-Residual	\hat{G}^*	\hat{C}^*	\hat{E}^*	\hat{b}	SQ-Residual
- 1,00	0,22	0,00	0,78	0,58	$2,0512 \cdot 10^{-3}$	0,06	0,00	0,94	0,76	$1,5768 \cdot 10^{-3}$
- 0,80	0,22	0,00	0,78	0,58	$2,0512 \cdot 10^{-3}$	0,06	0,00	0,94	0,76	$1,5768 \cdot 10^{-3}$
- 0,60	0,22	0,00	0,78	0,58	$2,0512 \cdot 10^{-3}$	0,06	0,00	0,94	0,76	$1,5768 \cdot 10^{-3}$
- 0,40	0,22	0,00	0,78	0,58	$2,0512 \cdot 10^{-3}$	0,06	0,00	0,94	0,76	$1,5768 \cdot 10^{-3}$
- 0,20	0,22	0,00	0,78	0,58	$2,0512 \cdot 10^{-3}$	0,06	0,00	0,94	0,76	$1,5768 \cdot 10^{-3}$
0,00	0,22	0,00	0,78	0,58	$2,0512 \cdot 10^{-3}$	0,06	0,00	0,94	0,76	$1,5768 \cdot 10^{-3}$
+ 0,20	0,22	0,00	0,78	0,58	$2,0512 \cdot 10^{-3}$	0,06	0,00	0,94	0,76	$1,5768 \cdot 10^{-3}$
+ 0,40	0,22	0,00	0,78	0,58	$2,0512 \cdot 10^{-3}$	0,86	0,12	0,02	0,00	$1,4096 \cdot 10^{-3}$
+ 0,60	0,22	0,00	0,78	0,58	$2,0512 \cdot 10^{-3}$	0,92	0,06	0,02	0,00	$1,3172 \cdot 10^{-3}$
+ 0,80	0,22	0,00	0,78	0,58	$2,0512 \cdot 10^{-3}$	0,94	0,04	0,02	0,00	$1,2672 \cdot 10^{-3}$
+ 1,00	0,22	0,00	0,78	0,58	$2,0512 \cdot 10^{-3}$	0,94	0,02	0,04	0,12	$1,2950 \cdot 10^{-3}$
<hr/>										
Kronenanteil										
ξ	Höhe					Schlankheitsgrad				
	\hat{G}^*	\hat{C}^*	\hat{E}^*	\hat{b}	SQ-Residual	\hat{G}^*	\hat{C}^*	\hat{E}^*	\hat{b}	SQ-Residual
- 1,00	0,22	0,00	0,78	0,40	$1,5112 \cdot 10^{-3}$	0,34	0,00	0,66	0,54	$2,7726 \cdot 10^{-4}$
- 0,80	0,22	0,00	0,78	0,40	$1,5112 \cdot 10^{-3}$	0,34	0,00	0,66	0,54	$2,7726 \cdot 10^{-4}$
- 0,60	0,22	0,00	0,78	0,40	$1,5112 \cdot 10^{-3}$	0,34	0,00	0,66	0,54	$2,7726 \cdot 10^{-4}$
- 0,40	0,22	0,00	0,78	0,40	$1,5112 \cdot 10^{-3}$	0,34	0,00	0,66	0,54	$2,7726 \cdot 10^{-4}$
- 0,20	0,22	0,00	0,78	0,40	$1,5112 \cdot 10^{-3}$	0,34	0,00	0,66	0,54	$2,7726 \cdot 10^{-4}$
0,00	0,22	0,00	0,78	0,40	$1,5112 \cdot 10^{-3}$	0,34	0,00	0,66	0,54	$2,7726 \cdot 10^{-4}$
+ 0,20	0,22	0,00	0,78	0,40	$1,5112 \cdot 10^{-3}$	0,44	0,02	0,54	0,50	$2,7612 \cdot 10^{-4}$
+ 0,40	0,42	0,06	0,52	0,30	$1,4657 \cdot 10^{-3}$	0,76	0,16	0,08	0,04	$2,3378 \cdot 10^{-4}$
+ 0,60	0,64	0,20	0,16	0,00	$1,2000 \cdot 10^{-3}$	0,84	0,08	0,08	0,02	$1,8515 \cdot 10^{-4}$
+ 0,80	0,70	0,14	0,16	0,00	$1,1208 \cdot 10^{-3}$	0,86	0,04	0,10	0,06	$1,7427 \cdot 10^{-4}$
+ 1,00	0,74	0,08	0,18	0,02	$1,0651 \cdot 10^{-3}$	0,82	0,02	0,16	0,20	$1,9447 \cdot 10^{-4}$

Bestand 51 c
=====

ξ	Höhe					Durchmesser				
	\hat{G}^*	\hat{C}^*	\hat{E}^*	\hat{b}	SQ-Residual	\hat{G}^*	\hat{C}^*	\hat{E}^*	\hat{b}	SQ-Residual
- 1,00	0,02	0,10	0,88	0,66	$1,6583 \cdot 10^{-6}$	0,56	0,00	0,44	0,56	$1,0447 \cdot 10^{-4}$
- 0,80	0,04	0,06	0,90	0,66	$2,1488 \cdot 10^{-6}$	0,56	0,00	0,44	0,56	$1,0447 \cdot 10^{-4}$
- 0,60	0,04	0,10	0,86	0,66	$6,6306 \cdot 10^{-7}$	0,56	0,00	0,44	0,56	$1,0447 \cdot 10^{-4}$
- 0,40	0,06	0,10	0,84	0,66	$1,2159 \cdot 10^{-6}$	0,56	0,00	0,44	0,56	$1,0447 \cdot 10^{-4}$
- 0,20	0,08	0,16	0,76	0,66	$5,4589 \cdot 10^{-7}$	0,56	0,00	0,44	0,56	$1,0447 \cdot 10^{-4}$
0,00	0,28	0,16	0,56	0,60	$6,8186 \cdot 10^{-7}$	0,56	0,00	0,44	0,56	$1,0447 \cdot 10^{-4}$
+ 0,20	0,62	0,24	0,14	0,32	$8,3330 \cdot 10^{-7}$	0,64	0,02	0,34	0,52	$1,0202 \cdot 10^{-4}$
+ 0,40	0,62	0,02	0,36	0,46	$9,7286 \cdot 10^{-6}$	0,88	0,08	0,04	0,00	$7,4463 \cdot 10^{-5}$
+ 0,60	0,36	0,00	0,64	0,58	$1,2775 \cdot 10^{-5}$	0,92	0,04	0,04	0,00	$8,0534 \cdot 10^{-5}$
+ 0,80	0,36	0,00	0,64	0,58	$1,2775 \cdot 10^{-5}$	0,92	0,02	0,06	0,08	$6,1610 \cdot 10^{-5}$
+ 1,00	0,36	0,00	0,64	0,58	$1,2775 \cdot 10^{-5}$	0,94	0,02	0,04	0,02	$9,3778 \cdot 10^{-5}$
=====										
Kronenanteil										
ξ	\hat{G}^*	\hat{C}^*	\hat{E}^*	\hat{b}	SQ-Residual	\hat{G}^*	\hat{C}^*	\hat{E}^*	\hat{b}	SQ-Residual
- 1,00	0,36	0,00	0,64	0,66	$1,4506 \cdot 10^{-5}$	0,00	0,24	0,76	0,88	$2,7633 \cdot 10^{-6}$
- 0,80	0,36	0,00	0,64	0,66	$1,4506 \cdot 10^{-5}$	0,02	0,10	0,88	0,80	$1,1708 \cdot 10^{-6}$
- 0,60	0,36	0,00	0,64	0,66	$1,4506 \cdot 10^{-5}$	0,00	0,24	0,76	0,88	$2,7633 \cdot 10^{-6}$
- 0,40	0,36	0,00	0,64	0,66	$1,4506 \cdot 10^{-5}$	0,10	0,08	0,82	0,78	$1,6270 \cdot 10^{-6}$
- 0,20	0,36	0,00	0,64	0,66	$1,4506 \cdot 10^{-5}$	0,06	0,14	0,80	0,82	$1,7788 \cdot 10^{-6}$
0,00	0,36	0,00	0,64	0,66	$1,4506 \cdot 10^{-5}$	0,46	0,14	0,40	0,72	$1,2219 \cdot 10^{-6}$
+ 0,20	0,56	0,02	0,42	0,58	$1,3980 \cdot 10^{-5}$	0,00	0,24	0,76	0,88	$2,7633 \cdot 10^{-6}$
+ 0,40	0,86	0,08	0,06	0,14	$9,5929 \cdot 10^{-6}$	0,00	0,24	0,76	0,88	$2,7633 \cdot 10^{-6}$
+ 0,60	0,90	0,04	0,06	0,12	$6,9019 \cdot 10^{-6}$	0,00	0,24	0,76	0,88	$2,7633 \cdot 10^{-6}$
+ 0,80	0,90	0,02	0,08	0,20	$6,2969 \cdot 10^{-6}$	0,00	0,24	0,76	0,88	$2,7633 \cdot 10^{-6}$
+ 1,00	0,36	0,00	0,64	0,66	$1,4506 \cdot 10^{-5}$	0,00	0,24	0,76	0,88	$2,7633 \cdot 10^{-6}$

Bestand 14 d
=====

ξ	Höhe					Durchmesser				
	\hat{G}^*	\hat{C}^*	\hat{E}^*	\hat{b}	SQ-Residual	\hat{G}^*	\hat{C}^*	\hat{E}^*	\hat{b}	SQ-Residual
- 1,00	0,12	0,00	0,88	0,92	$2,1610 \cdot 10^{-4}$	0,68	0,02	0,30	0,44	$1,4850 \cdot 10^{-4}$
- 0,80	0,12	0,00	0,88	0,92	$2,1610 \cdot 10^{-4}$	0,76	0,02	0,22	0,36	$1,3747 \cdot 10^{-4}$
- 0,60	0,12	0,00	0,88	0,92	$2,1610 \cdot 10^{-4}$	0,82	0,02	0,16	0,28	$1,2295 \cdot 10^{-4}$
- 0,40	0,12	0,00	0,88	0,92	$2,1610 \cdot 10^{-4}$	0,88	0,02	0,10	0,14	$1,0525 \cdot 10^{-4}$
- 0,20	0,12	0,00	0,88	0,92	$2,1610 \cdot 10^{-4}$	0,92	0,02	0,06	0,00	$8,3208 \cdot 10^{-5}$
0,00	0,12	0,00	0,88	0,92	$2,1610 \cdot 10^{-4}$	0,94	0,00	0,06	0,04	$1,4940 \cdot 10^{-4}$
+ 0,20	0,92	0,04	0,04	0,88	$1,8516 \cdot 10^{-4}$	0,94	0,00	0,06	0,04	$1,4940 \cdot 10^{-4}$
+ 0,40	0,94	0,02	0,04	1,12	$1,3557 \cdot 10^{-4}$	0,94	0,00	0,06	0,04	$1,4940 \cdot 10^{-4}$
+ 0,60	0,70	0,02	0,28	1,10	$1,1881 \cdot 10^{-4}$	0,94	0,00	0,06	0,04	$1,4940 \cdot 10^{-4}$
+ 0,80	0,60	0,02	0,38	1,14	$1,0706 \cdot 10^{-4}$	0,94	0,00	0,06	0,04	$1,4940 \cdot 10^{-4}$
+ 1,00	0,48	0,02	0,50	1,14	$9,8518 \cdot 10^{-5}$	0,94	0,00	0,06	0,04	$1,4940 \cdot 10^{-4}$
=====										
Kronenanteil										
ξ	\hat{G}^*	\hat{C}^*	\hat{E}^*	\hat{b}	SQ-Residual	\hat{G}^*	\hat{C}^*	\hat{E}^*	\hat{b}	SQ-Residual
- 1,00	0,52	0,00	0,48	0,32	$3,3461 \cdot 10^{-3}$	0,26	0,00	0,74	0,66	$1,3683 \cdot 10^{-5}$
- 0,80	0,52	0,00	0,48	0,32	$3,3461 \cdot 10^{-3}$	0,26	0,00	0,74	0,66	$1,3683 \cdot 10^{-5}$
- 0,60	0,52	0,00	0,48	0,32	$3,3461 \cdot 10^{-3}$	0,26	0,00	0,74	0,66	$1,3683 \cdot 10^{-5}$
- 0,40	0,52	0,00	0,48	0,32	$3,3461 \cdot 10^{-3}$	0,26	0,00	0,74	0,66	$1,3683 \cdot 10^{-5}$
- 0,20	0,52	0,00	0,48	0,32	$3,3461 \cdot 10^{-3}$	0,26	0,00	0,74	0,66	$1,3683 \cdot 10^{-5}$
0,00	0,52	0,00	0,48	0,32	$3,3461 \cdot 10^{-3}$	0,26	0,00	0,74	0,66	$1,3683 \cdot 10^{-5}$
+ 0,20	0,62	0,02	0,36	0,24	$3,2932 \cdot 10^{-3}$	0,40	0,02	0,58	0,62	$1,1592 \cdot 10^{-5}$
+ 0,40	0,72	0,14	0,14	0,00	$3,0342 \cdot 10^{-3}$	0,82	0,14	0,04	0,04	$6,4780 \cdot 10^{-6}$
+ 0,60	0,78	0,08	0,14	0,00	$2,8955 \cdot 10^{-3}$	0,88	0,06	0,06	0,10	$2,9690 \cdot 10^{-6}$
+ 0,80	0,80	0,04	0,16	0,02	$2,8796 \cdot 10^{-3}$	0,82	0,02	0,16	0,34	$4,3920 \cdot 10^{-6}$
+ 1,00	0,82	0,02	0,16	0,00	$2,8422 \cdot 10^{-3}$	0,90	0,02	0,08	0,16	$3,1856 \cdot 10^{-6}$

Bestand 208 a
=====

ζ	Höhe					Durchmesser				
	\hat{G}^*	\hat{C}^*	\hat{E}^*	\hat{b}	SQ-Residual	\hat{G}^*	\hat{C}^*	\hat{E}^*	\hat{b}	SQ-Residual
- 1,00	0,06	0,62	0,32	0,38	$3,0633 \cdot 10^{-6}$	0,00	0,00	1,00	0,48	$3,5520 \cdot 10^{-3}$
- 0,80	0,10	0,56	0,34	0,38	$1,6914 \cdot 10^{-6}$	0,00	0,00	1,00	0,48	$3,5520 \cdot 10^{-3}$
- 0,60	0,16	0,54	0,30	0,34	$1,5813 \cdot 10^{-6}$	0,00	0,00	1,00	0,48	$3,5520 \cdot 10^{-3}$
- 0,40	0,22	0,60	0,18	0,22	$2,7782 \cdot 10^{-6}$	0,00	0,00	1,00	0,48	$3,5520 \cdot 10^{-3}$
- 0,20	0,32	0,60	0,08	0,00	$1,2471 \cdot 10^{-5}$	0,00	0,00	1,00	0,48	$3,5520 \cdot 10^{-3}$
0,00	0,78	0,10	0,12	0,00	$2,3946 \cdot 10^{-4}$	0,00	0,00	1,00	0,48	$3,5520 \cdot 10^{-3}$
+ 0,20	0,86	0,00	0,14	0,02	$2,5693 \cdot 10^{-4}$	0,02	0,02	0,96	0,48	$3,5356 \cdot 10^{-3}$
+ 0,40	0,86	0,00	0,14	0,02	$2,5693 \cdot 10^{-4}$	0,12	0,16	0,72	0,44	$3,3552 \cdot 10^{-3}$
+ 0,60	0,86	0,00	0,14	0,02	$2,5693 \cdot 10^{-4}$	0,32	0,44	0,24	0,28	$1,8908 \cdot 10^{-3}$
+ 0,80	0,86	0,00	0,14	0,02	$2,5693 \cdot 10^{-4}$	0,44	0,50	0,06	0,06	$5,6686 \cdot 10^{-4}$
+ 1,00	0,86	0,00	0,14	0,02	$2,5693 \cdot 10^{-4}$	0,64	0,30	0,06	0,02	$2,5643 \cdot 10^{-4}$
=====										
Kronenanteil										
ζ	\hat{G}^*	\hat{C}^*	\hat{E}^*	\hat{b}	SQ-Residual	\hat{G}^*	\hat{C}^*	\hat{E}^*	\hat{b}	SQ-Residual
	0,74	0,00	0,26	0,00	$1,4156 \cdot 10^{-4}$	0,72	0,00	0,28	0,46	$5,4327 \cdot 10^{-4}$
- 1,00	0,74	0,00	0,26	0,00	$1,4156 \cdot 10^{-4}$	0,72	0,00	0,28	0,46	$5,4327 \cdot 10^{-4}$
- 0,80	0,74	0,00	0,26	0,00	$1,4156 \cdot 10^{-4}$	0,72	0,00	0,28	0,46	$5,4327 \cdot 10^{-4}$
- 0,60	0,74	0,00	0,26	0,00	$1,4156 \cdot 10^{-4}$	0,72	0,00	0,28	0,46	$5,4327 \cdot 10^{-4}$
- 0,40	0,74	0,00	0,26	0,00	$1,4156 \cdot 10^{-4}$	0,72	0,00	0,28	0,46	$5,4327 \cdot 10^{-4}$
- 0,20	0,74	0,00	0,26	0,00	$1,4156 \cdot 10^{-4}$	0,72	0,00	0,28	0,46	$5,4327 \cdot 10^{-4}$
0,00	0,74	0,00	0,26	0,00	$1,4156 \cdot 10^{-4}$	0,72	0,00	0,28	0,46	$5,4327 \cdot 10^{-4}$
+ 0,20	0,74	0,00	0,26	0,00	$1,4156 \cdot 10^{-4}$	0,86	0,06	0,08	0,14	$5,2231 \cdot 10^{-4}$
+ 0,40	0,74	0,00	0,26	0,00	$1,4156 \cdot 10^{-4}$	0,90	0,02	0,08	0,12	$4,8307 \cdot 10^{-4}$
+ 0,60	0,74	0,00	0,26	0,00	$1,4156 \cdot 10^{-4}$	0,92	0,02	0,06	0,08	$4,7542 \cdot 10^{-4}$
+ 0,80	0,74	0,00	0,26	0,00	$1,4156 \cdot 10^{-4}$	0,94	0,02	0,04	0,00	$5,2936 \cdot 10^{-4}$
+ 1,00	0,74	0,00	0,26	0,00	$1,4156 \cdot 10^{-4}$	0,72	0,00	0,28	0,46	$5,4327 \cdot 10^{-4}$

Tabelle 6. — Schätzwerte der verschiedenen Parameter und SQ-Residual (für verschiedene vorgegebene σ -Werte) für die einzelnen Merkmale bei dem jungen Fichtenbestand (näh. Erläut.: s. Text).

Höhe A ₁					Höhe A ₂					=====	
ζ	\hat{b}	\hat{G}^*	\hat{C}^*	\hat{E}^*	ζ	\hat{b}	\hat{G}^*	\hat{C}^*	\hat{E}^*	SQ-Residual	
- 1,00	0,00	0,92	0,00	0,08	$6,2737 \cdot 10^{-3}$	- 1,00	0,10	0,86	0,02	0,12	$2,9452 \cdot 10^{-3}$
- 0,80	0,00	0,92	0,00	0,08	$6,2737 \cdot 10^{-3}$	- 0,80	0,00	0,90	0,02	0,08	$2,7444 \cdot 10^{-3}$
- 0,60	0,00	0,92	0,00	0,08	$6,2737 \cdot 10^{-3}$	- 0,60	0,00	0,90	0,02	0,08	$2,6424 \cdot 10^{-3}$
- 0,40	0,00	0,92	0,00	0,08	$6,2737 \cdot 10^{-3}$	- 0,40	0,02	0,68	0,04	0,08	$2,7674 \cdot 10^{-3}$
- 0,20	0,00	0,92	0,00	0,08	$6,2737 \cdot 10^{-3}$	- 0,20	0,00	0,90	0,04	0,06	$3,0313 \cdot 10^{-3}$
0,00	0,00	0,92	0,00	0,08	$6,2737 \cdot 10^{-3}$	0,00	0,00	0,94	0,00	0,06	$3,3543 \cdot 10^{-3}$
+ 0,20	0,00	0,92	0,00	0,08	$6,2737 \cdot 10^{-3}$	+ 0,20	0,00	0,94	0,00	0,06	$3,3543 \cdot 10^{-3}$
+ 0,40	0,00	0,92	0,00	0,08	$6,2737 \cdot 10^{-3}$	+ 0,40	0,00	0,94	0,00	0,06	$3,3543 \cdot 10^{-3}$
+ 0,60	0,00	0,92	0,00	0,08	$6,2737 \cdot 10^{-3}$	+ 0,60	0,00	0,94	0,00	0,06	$3,3543 \cdot 10^{-3}$
+ 0,80	0,00	0,92	0,00	0,08	$6,2737 \cdot 10^{-3}$	+ 0,80	0,00	0,94	0,00	0,06	$3,3543 \cdot 10^{-3}$
+ 1,00	0,00	0,92	0,00	0,08	$6,2737 \cdot 10^{-3}$	+ 1,00	0,00	0,94	0,00	0,06	$3,3543 \cdot 10^{-3}$
=====											
Höhe B					Höhe C					=====	
ζ	\hat{b}	\hat{G}^*	\hat{C}^*	\hat{E}^*	ζ	\hat{b}	\hat{G}^*	\hat{C}^*	\hat{E}^*	SQ-Residual	
- 1,00	0,22	0,78	0,02	0,20	$3,7493 \cdot 10^{-4}$	- 1,00	0,04	0,90	0,00	0,10	$6,6539 \cdot 10^{-4}$
- 0,80	0,16	0,82	0,02	0,16	$3,4022 \cdot 10^{-4}$	- 0,80	0,04	0,90	0,00	0,10	$6,6539 \cdot 10^{-4}$
- 0,60	0,08	0,86	0,02	0,12	$3,2725 \cdot 10^{-4}$	- 0,60	0,04	0,90	0,00	0,10	$6,6539 \cdot 10^{-4}$
- 0,40	0,10	0,84	0,04	0,12	$3,2191 \cdot 10^{-4}$	- 0,40	0,04	0,90	0,00	0,10	$6,6539 \cdot 10^{-4}$
- 0,20	0,00	0,84	0,08	0,08	$2,9801 \cdot 10^{-4}$	- 0,20	0,04	0,90	0,00	0,10	$6,6539 \cdot 10^{-4}$
0,00	0,02	0,92	0,00	0,08	$6,2129 \cdot 10^{-4}$	0,00	0,04	0,90	0,00	0,10	$6,6539 \cdot 10^{-4}$
+ 0,20	0,02	0,92	0,00	0,08	$6,2129 \cdot 10^{-4}$	+ 0,20	0,00	0,90	0,02	0,08	$5,8652 \cdot 10^{-4}$
+ 0,40	0,02	0,92	0,00	0,08	$6,2129 \cdot 10^{-4}$	+ 0,40	0,04	0,90	0,00	0,10	$6,6539 \cdot 10^{-4}$
+ 0,60	0,02	0,92	0,00	0,08	$6,2129 \cdot 10^{-4}$	+ 0,60	0,04	0,90	0,00	0,10	$6,6539 \cdot 10^{-4}$
+ 0,80	0,02	0,92	0,00	0,08	$6,2129 \cdot 10^{-4}$	+ 0,80	0,04	0,90	0,00	0,10	$6,6539 \cdot 10^{-4}$
+ 1,00	0,02	0,92	0,00	0,08	$6,2129 \cdot 10^{-4}$	+ 1,00	0,04	0,90	0,00	0,10	$6,6539 \cdot 10^{-4}$
=====											
Durchmesser										=====	
ζ	\hat{b}	\hat{G}^*	\hat{C}^*	\hat{E}^*	ζ	\hat{b}	\hat{G}^*	\hat{C}^*	\hat{E}^*	SQ-Residual	
- 1,00	0,46	0,74	0,00	0,26	$2,1577 \cdot 10^{-3}$	- 0,80	0,46	0,74	0,00	0,26	$2,1577 \cdot 10^{-3}$
- 0,60	0,46	0,74	0,00	0,26	$2,1577 \cdot 10^{-3}$	- 0,40	0,46	0,74	0,00	0,26	$2,1577 \cdot 10^{-3}$
- 0,20	0,58	0,48	0,12	0,40	$2,1483 \cdot 10^{-3}$	0,00	0,00	0,58	0,40	0,02	$2,0760 \cdot 10^{-3}$
+ 0,20	0,02	0,86	0,10	0,04	$2,0658 \cdot 10^{-3}$	+ 0,40	0,00	0,92	0,04	0,04	$2,0886 \cdot 10^{-3}$
+ 0,60	0,00	0,94	0,02	0,04	$2,0974 \cdot 10^{-3}$	+ 0,80	0,46	0,74	0,00	0,26	$2,1577 \cdot 10^{-3}$
+ 1,00	0,46	0,74	0,00	0,26	$2,1577 \cdot 10^{-3}$	+ 1,00	0,46	0,74	0,00	0,26	$2,1577 \cdot 10^{-3}$