

## References

JINDAL, S. K., GUPTA, A. K., KACKAR, N. L. and SOLANKI, K. R.: Variation for quality traits in *Rohida* (*Tecomella undulata* (Sm.) *in situ*). Proceedings of International Workshop on agroforestry for Rural Needs. Vol. II. Held at Vigyan Bhawan, New Delhi. Feb. 22–26 (1987a). — JINDAL, S. K., KACKAR, N. L. and SOLANKI, K. R.: Germplasm collection and genetic variability in *Rohida* (*Tecomella undulata* (Sm.) SFEEM) in western Rajasthan. Indian J. Forestry 10(1): 52–55 (1987b). — RINK, G.: Trends in genetic

control of juvenile Black walnut height growth. Forest Sci. 30(3): 821–827 (1984). — SAMUEL, C. J. A. and JOHNSTONE, R. C. B.: A study of population variation and inheritance in Sitka spruce, results of glass house, nursery and early forest progeny tests. Silvae Genetica 28(1): 26–32 (1979). — SCHULTZ, E. B.: Genetic parameters and expected gains from open pollinated progeny tests of sweet gum (*Liquidambar styraciflua*) and sycamore (*Platanus occidentalis*). Ph. D. thesis. North Carolina State University, Dept. of Forestry. (Summary in Forestry Abstract 46 (10): 657–658, 1985). (1983).

# Untersuchungen zum Korrelationsmuster von Lärchenbeständen

## 1. Mitteilung: Problemstellung, Versuchsmaterial, Auswertungsmethodik sowie theoretische Nachbarschaftskorrelationen

Von M. HÜHN\*) und W. LANGNER\*\*)

(Eingegangen am 15. Februar 1991)

### Zusammenfassung

In der Reihe "Untersuchungen zum Korrelationsmuster von Lärchenbeständen" werden auf der Grundlage eines umfangreichen Lärchendatenmaterials bestehend aus europäischen und japanischen Lärchen sowie deren Hybriden experimentelle Ergebnisse zur Korrelationsstruktur von Beständen (Nachbarschaftskorrelationen) sowie zur zeitlichen Veränderung dieses Korrelationsmusters während der Bestandsentwicklung diskutiert. Die herangezogenen Merkmale sind "Höhe" und "Durchmesser".

Die vorliegende 1. Mitteilung umfaßt zunächst eine Einführung in die Problemstellung sowie eine Darstellung der Gesamtkonzeption. Daneben erfolgt eine Beschreibung der zehn verwendeten Lärchenversuchsflächen (Standort, Sorten, Anlagdatum, Wiederholungen, Parzellengrößen, Verband, Messungen, Populationsumfänge) sowie eine Diskussion der verschiedenen herangezogenen Auswertungsmethoden, wie z. B.: 1. Definition der unterschiedlichen Korrelationskoeffizienten zur Untersuchung der Nachbarschaftskorrelationsstruktur der Bestände und 2. Konstruktion von Thiessen-Polygonen zur Analyse von Beständen mit unregelmäßigen Pflanzenverteilungen.

Daneben werden noch einige mehr am Rande liegende Fragestellungen mit angesprochen, wie z.B.: 1. Beiträge derartiger Korrelationsuntersuchungen zum Problem der Beständigkeit der überlegenen Leistung der Hybriden bzw. zur zeitlichen Dauer einer Hybridenüberlegenheit und 2. Beziehungen zwischen den realisierten Merkmalswerten und den zur Verfügung stehenden Standräumen der einzelnen Bestandesindividuen, wenn diese Standräume über die Flächen der zugehörigen Thiessen-Polygone quantifiziert werden. Diese Untersuchungen sollen anhand einer langjährig (bis zum Alter 50) einzelbaumweise vermessenen Versuchsfläche durchgeführt werden.

Unter einer Reihe von vereinfachenden Annahmen (regelmäßiger quadratischer Pflanzverband ohne Fehlstellen; gleiches Alter der Bestandesindividuen; statische Betrachtungsweise, d. h. Beschreibung der Konkurrenzverhältnisse in einer ganz bestimmten Altersstufe; Konkurrenzbeeinflussung einer Pflanze nur durch die 4 'direkten' Nachbarn; Verwendung von 2 verschiedenen Merkmalen zur Analyse von Konkurrenzigenschaften: Konkurrenzfähigkeit  $F$  und Konkurrenzwirkung  $W$ ; Effekte der Nachbarn auf eine Pflanze sind unabhängig von Stellung und

Richtung der Konkurrenten; Wirkungen der 4 Nachbarn sind additiv und linear; ausreichend großer Bestand; zufällige Verteilung der Pflanzen über die Fläche) wird sodann noch das Korrelationsmuster eines Bestandes theoretisch untersucht. Dabei werden die folgenden Nachbarschaftskorrelationen behandelt: 1. Korrelation zwischen 'direkten' Nachbarn; 2. Korrelation zwischen 'diagonalen' Nachbarn; 3. Korrelation zum übernächsten Nachbarn, d. h. Korrelation zwischen Pflanzen mit einem gemeinsamen Konkurrenten; 4. Korrelation zur Summe der 'direkten' Nachbarn; 5. Korrelation zur Summe der 'diagonalen' Nachbarn und 6. Korrelation zur Summe aller Nachbarn ('direkt' und 'diagonal').

Alle diese Nachbarschaftskorrelationen lassen sich mit Hilfe von nur 2 Parametern (Verhältnis der Standardabweichungen von  $F$  und  $W$  und Korrelationskoeffizient zwischen  $F$  und  $W$ ) explizit ausdrücken. Diese Formeln werden abgeleitet und diskutiert.

**Schlagwörter:** Korrelationsmuster, Lärche: *Larix europaea*, *Larix leptolepis* und ihre Hybriden, Nachbarschaftskorrelationen, Veränderung des Korrelationsmusters während der Bestandsentwicklung, Höhe, Durchmesser, Thiessen-Polygone, Konkurrenz.

### Summary

*Investigations on the Correlation Pattern in Stands of Larch. First Communication: Problems, Material, Methodology of Analysis and Theoretical Correlations between Neighbours.*

In the series "Investigations on the correlation pattern in stands of larch" experimental results on the correlation structure of stands (neighbourhood correlations) and, additionally, on the temporal changes and trends of these correlation patterns during stand development are discussed. These studies are based on quite extensive data sets of measurements on larch where the plant material consists of *Larix europaea*, *Larix leptolepis* and their hybrids. The characters used are 'height' and 'diameter'.

This first communication covers a general introduction into the problems involved in the series on correlation patterns and a representation of the underlying concepts.

Furthermore, descriptions of the ten field trials with *Larix europaea*, *Larix leptolepis* and their hybrids are presented (sites, entries, dates of establishment of the plantations, replications, plot sizes, plant distances, measurements, population sizes).

Explanations of the different methods of analysis are included, for example: 1. Definition of the different cor-

\*) Prof. Dr. M. HÜHN, Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung der Universität Kiel, Olshausenstr. 40, DW-2300 Kiel

\*\*) Prof. Dr. W. LANGNER, DW-2412 Ritzerau (Bundesrepublik Deutschland)

relation coefficients to study the correlation structure of neighbouring individuals in the stands and 2. Construction of Thiessen-polygons to analyse plant stands with non-regular distributions of the trees.

Furthermore, some rather marginal problems are discussed, for example: 1. Possible contributions of such correlation studies a) to the problem of maintenance of the superior yield of hybrids or b) to the determination of the temporal duration of a hybrid superiority and 2. Relations between the actual character measurements and the available spaces of the different individuals, if these spaces are quantified by the areas of the corresponding Thiessen-polygons. These investigations shall be carried out by using a long-term, single-tree measured plantation (up to age 50).

Finally, based on several simplifying assumptions [regularly dispersed trees on the area (square lattice) without missing trees; even-aged individuals; static description, that means consideration of the competition properties in only one certain age and stage of plant growth; a plant is only influenced by its 4 'direct' neighbours; introduction of 2 different traits to describe the competition properties: competitive ability  $F$  and competitive influence  $W$ ; effects of the neighbours are independent on the directional position of the competitors; effects of the 4 neighbours add linearly; sufficiently large stand; randomly dispersed trees on the area] the correlation pattern of the stand is investigated theoretically. The following correlations between neighbouring individuals are discussed: 1. Correlation between 'direct' neighbours; 2. Correlation between 'diagonal' neighbours; 3. Correlation with the second nearest neighbour, that means correlation between trees with one competitor in common; 4. Correlation with the sum of the 'direct' neighbours; 5. Correlation with the sum of the 'diagonal' neighbours and 6. Correlation with the sum of all neighbours ('direct' and 'diagonal').

All these correlation coefficients between neighbours can be explicitly expressed by only 2 parameters (ratio of the standard deviations of  $F$  and  $W$  and correlation coefficient between  $F$  and  $W$ ). These formulae are derived and discussed.

**Key words:** correlation pattern, larch: *Larix europaea*, *Larix leptolepis* and hybrids, neighbourhood correlations, changes of correlation patterns during stand development, height, diameter, Thiessen-polygons, competition.

## 1. Einleitung

Aus unzähligen experimentellen Untersuchungen ist seit langem bekannt, daß die gegenseitige Beeinflussung von im Bestand benachbart aufwachsenden Individuen eine wesentliche Ursache für die Variation und Kovariation konkurrenzempfindlicher Merkmale darstellt. Die Merkmalswerte der Nachbarn sind daher voneinander abhängig. Abhängigkeiten zwischen Zufallsvariablen lassen sich mit Hilfe der statistischen Maßzahl Kovarianz bzw. mit dem Korrelationskoeffizienten, der ja die Bedeutung einer standardisierten Kovarianz hat, beschreiben.

Es lag daher nahe, daß man versuchte, eine quantitative Beschreibung und Einschätzung von Konkurrenzeffekten in Pflanzenpopulationen über die Berechnung der Korrelationen zwischen benachbarten Individuen zu erreichen.

Versuche, die aus Konkurrenz zwischen Nachbarindividuen resultierende Komponente der phänotypischen Varianz über die phänotypischen Korrelationen zwischen einer Pflanze und ihren umgebenden Nachbarn zu schätzen, liefern jedoch keine genauen Beurteilungen über die Effekte, die durch Konkurrenz zwischen verschiedenen benachbarten Genotypen entstehen. Denn die experimentell meßbaren phänotypischen Korrelationen stellen ja

stets ein Bruttoresultat aus vielen wirkenden Korrelationsursachen dar.

So werden benachbarte Individuen auf der einen Seite positiv korreliert sein aufgrund von zonierter Boden- oder Dichtstandsvariation, während sie andererseits als Folge von Konkurrenz negativ korreliert sind. Diese verschiedenen Korrelationsursachen überlagern sich und Vorzeichen und Höhe der resultierenden phänotypischen Korrelation werden im wesentlichen dadurch bestimmt, welche der Korrelationsursachen überwiegt.

Bezüglich des Merkmals "Pflanzenhöhe" haben sich diese phänotypischen Korrelationen zwischen Nachbarn häufig als negativ erwiesen, d. h. kleinere Pflanzen stehen häufig neben größeren und umgekehrt (STERN, 1966; SAKAI et al., 1966; KENNEL, 1966; SAKAI und MUKAIDE, 1967; MEAD, 1967; SAKAI et al., 1968; STERN, 1968a).

Die Beschreibung eines Pflanzenbestandes mit statistischen Maßzahlen erfordert nach STERN (1968a) mindestens die folgenden Statistiken:

1. Mittelwert des konkurrenzbeeinflussten Merkmals,
2. Streuung und weitere die Verteilung charakterisierende Maßzahlen (z.B. Schiefe, Exzeß),
3. Individuenzahl je Flächeneinheit,
4. Verteilungsmuster der Individuen und
5. Korrelationen zwischen Nachbarn:

positive Korrelationen	}	Boden
negative Korrelationen:	}	Dichtstand
		Konkurrenz

Im Rahmen praktischer Anwendungen sowie bei konkreten Versuchsauswertungen sind natürlich eine Reihe dieser Maßzahlen nicht bekannt.

Bei dem von STERN (1966) herangezogenen Verfahren der Berechnung von Interklaßkorrelationen ergaben sich die folgenden Hauptresultate:

1. Es existiert eine negative Korrelation zwischen der Stammgrundfläche der Bäume und der mit dem Abstand gewogenen Summe der Grundflächen der Nachbarn.
2. Diese anfangs geringe Korrelation nimmt mit dem Alter zu.
3. In nichtdurchforsteten Beständen wächst diese Korrelation nur langsam.

Es ist zu erwarten, daß sich die negative Korrelation benachbarter Bäume möglicherweise besser mittels Intraklaßkorrelationen erfassen läßt. Daher wurde das gleiche Versuchsmaterial wie bei STERN (1966) mit dieser Auswertungstechnik erneut analysiert (MÜHS, unveröffentlicht). Dabei ergaben sich als Hauptresultate:

1. Die Nachbarkorrelationen nehmen mit abnehmender Parzellengröße zu und erreichen Extremwerte in den kleinsten Parzellen mit weniger als 5 Bäumen.
2. Auf den durchforsteten Flächen werden schneller höhere Korrelationen erreicht als auf den nichtdurchforsteten.
3. Mit zunehmendem Alter nehmen die Konkurrenzeffekte zu  
(Siehe hierzu auch: STERN, 1968a).

In den Untersuchungen von SAKAI et al. (1968) wurden

- a. die Korrelation zwischen 2 benachbarten Bäumen und
- b. die Korrelation zwischen den Differenzen eines Baumes zu seinen beiden Reihennachbarn für die beiden Merkmale Stammdurchmesser und Baumhöhe verwendet.

Sie fanden, 1) daß der Stammdurchmesser konkurrenzempfindlicher als die Baumhöhe ist sowie 2) daß in Klo-

nen diese Korrelationen positiv oder Null waren. Für Bestände aus generativ vermehrten Pflanzen traf dieses nicht zu.

Alle genannten experimentellen Untersuchungen erlauben jedoch keine getrennte Schätzung der verschiedenen Korrelationskomponenten, wie z. B. Boden, Dichtstand, Konkurrenz usw.

Nur bei Berücksichtigung von Konkurrenz zwischen benachbarten Individuen als alleiniger Korrelationsursache wurde in theoretischen Untersuchungen das Korrelationsmuster von Pflanzenbeständen untersucht (HÜHN, 1970a). Unter einer ganzen Reihe von stark vereinfachenden Annahmen können die verschiedenen interessierenden Nachbarschaftskorrelationen als äußerst einfache Funktionen von nur wenigen Parametern ausgedrückt werden. Im 5. Kapitel der vorliegenden Arbeit wird hierauf näher eingegangen. Dabei werden die theoretischen Ergebnisse aus HÜHN (1970a) wesentlich verallgemeinert und weiterentwickelt.

Neben der Herleitung dieser verbesserten theoretischen Resultate interessieren in dieser Veröffentlichungsreihe dann natürlich besonders Anwendungen und Überprüfungen dieser theoretischen Ergebnisse anhand von empirischen Daten — in diesem Fall anhand von Höhen- und Durchmessermessungen in umfangreichen Lärchenbeständen bestehend aus europäischen und japanischen Lärchen sowie ihren Hybriden. Derartige Anwendungen wurden bisher noch nicht vorgenommen, sie werden in einer der folgenden Arbeiten dieser Reihe behandelt.

Ein weiterer gravierender Nachteil der zuvor beschriebenen experimentellen Korrelationsuntersuchungen liegt in der dabei angewendeten statischen Betrachtungsweise. Die gegenseitigen Beeinflussungen der Nachbarn im Bestand werden jedoch in verschiedenen Lebensaltern oder Entwicklungsstadien verschieden sein. Dieses muß sich dann also auch in unterschiedlichen Korrelationen niederschlagen.

Ausgedehnte experimentelle Untersuchungen über die Zeitabhängigkeit von Schätzwerten von Varianzen und auch Kovarianzen, die zu verschiedenen Zeitpunkten im Verlauf der Bestandsentwicklung ermittelt wurden, liegen in der Literatur vor. Sie zeigen oftmals überaus klare Trends in der Entwicklung dieser Varianzen und Kovarianzen (NAMKOONG et al., 1972; NAMKOONG und CONKLE, 1976; FRANKLIN, 1979; LAMBETH et al., 1983; FOSTER, 1986; HÜHN et al., 1987; BENTZER et al., 1989; HÜHN und KLEINSCHMITT, 1989). Dabei können sich diese Kovarianzen entweder auf verschiedene Merkmale (z.B. Höhe — Durchmesser) oder aber auch auf das gleiche Merkmal beziehen (z.B. Problem der Jugend-Alters-Korrelationen).

Auch die zur Beschreibung des Korrelationsmusters herangezogenen verschiedenen Nachbarkorrelationen werden Funktionen der Zeit sein. Derartige zeitabhängige quantitative Beschreibungen des Korrelationsmusters von Beständen sind jedoch weitgehend unbekannt.

Ein erster Schritt in diese Richtung erfolgte durch STERN (1968b), als er die Korrelationen zur Wachstumsleistung der Nachbarn in zurückliegenden Altersstufen in die Konkurrenz Betrachtung mit einbezog. Ein Hauptergebnis dieser Untersuchungen war, daß multiple Korrelationen des Durchmessers und der Kreisfläche einzelner Bäume zur Summe der mit den reziproken quadratischen Abständen gewogenen Durchmesser oder Kreisflächen zum Zeitpunkt der Messung und vorhergehenden Altersstufen erheblich höhere Bestimmtheiten ergaben als die einfachen Korrelationen.

Unterschiedliche Nachbarschaftskorrelationen zu verschiedenen Zeitpunkten der Bestandesentwicklung werden im wesentlichen auch durch die sich verändernden räumlichen Pflanzenverteilungen bestimmt, die zu unterschiedlichen Standraumsituationen für die einzelnen Individuen führen.

Der in einem bestimmten Zeitraum zur Verfügung stehende Standraum spiegelt die entsprechenden Lebens- und Wachstumsbedingungen des betreffenden Individuums — Verfügbarkeit von Licht, Wasser, Nährstoffen usw. — wider. Es ist daher mit mehr oder weniger ausgeprägten Korrelationen zwischen verfügbarem Standraum und realisiertem Merkmalswert zu rechnen.

Das anhand von bestimmten Merkmalen, wie etwa Baumhöhe oder Durchmesser, untersuchte Korrelationsmuster von Beständen wird daher eine gewisse Entsprechung haben in einem Korrelationsmuster, das aufgrund von benachbarten Standräumen analysierbar ist. Auf diese Weise könnten also Korrelationsuntersuchungen auf die Analyse räumlicher Muster zurückgeführt werden.

Im Laufe der Bestandesentwicklung werden die bei Bestandesbegründung meist regelmäßigen Pflanzmuster durch natürliche Selektion (Mortalität) wie auch durch die verschiedenen "künstlichen" Selektionsvorgänge (Durchforstung) notwendigerweise in unregelmäßige räumliche Muster übergehen. Dem zeitlichen Verlauf von Nachbarschaftskorrelationen entspricht daher ein zeitlicher Verlauf sich ändernder räumlicher Muster und Pflanzenverteilungen.

In zahlreichen Arbeiten ist versucht worden, Näherungen für die Beschreibung unregelmäßig verteilter Bestände zu entwickeln, siehe z.B. BROWN und GODDARD, 1961; BROWN, 1965; KENNEL, 1966; NEWNHAM, 1966; STERN, 1966 und 1968b; JACK, 1967. Viele wesentliche Aspekte blieben dabei jedoch unberücksichtigt. Für einige diesbezügliche kritische Bemerkungen siehe auch STERN (1968a).

Für die Analyse derartiger unregelmäßiger räumlicher Verteilungen steht ein weit ausgearbeitetes statistisches Instrumentarium zur Verfügung, siehe z.B. RIPLEY (1981) sowie CLIFF und ORD (1981). Zahlreiche dieser Techniken basieren auf der Konstruktion und Berechnung von sogenannten Thiessen-Polygonen bzw. Dirichlet-Zellen. Im Kapitel "Untersuchungsmethoden" wird hierauf näher eingegangen. Eine Analyse der Nachbarschaftskorrelationsstruktur von Beständen über die Heranziehung von Thiessen-Polygonen würde einen Schritt weg von der rein deskriptiven Beschreibung von Nachbarkorrelationen hin zu einer Einbringung von kausalen Abhängigkeiten bei der Aufklärung des Korrelationsmusters sein.

## 2. Problemstellung

In der vorliegenden Reihe "Untersuchungen zum Korrelationsmuster von Lärchenbeständen" werden auf der Grundlage eines umfangreichen Lärchendatenmaterials experimentelle Ergebnisse zur 'Korrelationsstruktur' (Nachbarschaftskorrelationen) von Beständen sowie zur zeitlichen Veränderung dieses Korrelationsmusters mitgeteilt.

Dabei interessiert sowohl die *statische* Betrachtungsweise, d. h. die einmalige Untersuchung einer Reihe von verschiedenen Versuchsflächen unterschiedlichen Alters, als auch besonders die *dynamische* Betrachtung, d. h. die Analyse der Korrelationsstruktur eines ganz bestimmten Bestandes zu unterschiedlichen Zeitpunkten seiner Entwicklung.

Daneben sollen anhand dieses umfangreichen Lärchen-datenmaterials die in der "Einleitung" erwähnten theoretischen Resultate zur Korrelationsstruktur von Beständen angewendet und diskutiert werden. Dabei ergibt sich natürlich die Schwierigkeit, daß die in HÜHN (1970a) sowie die im 5. Kapitel dieser Arbeit erhaltenen theoretischen Korrelationen nur für Konkurrenz zwischen Nachbarn als alleiniger Korrelationsursache und darüberhinaus auch noch unter einer ganzen Reihe von weiteren, z.T. stark vereinfachenden Annahmen abgeleitet wurden. Diese Voraussetzungen werden jedoch bei den verwendeten Lärchenversuchsflächen höchstens in einer mehr oder weniger guten Näherung zutreffen. Daher dürfte eine Verifizierung der theoretischen Resultate anhand von empirischen Korrelationsergebnissen nur in einer sehr eingeschränkten Form möglich sein — und man sollte sich auf die Überprüfung von Trends und Größenordnungsangaben beschränken.

Mehr am Rande dieser Korrelationsstudien wird dann auch noch ein mehr waldbaulich interessierender Fragenkomplex mit angesprochen: Die seit über 100 Jahren bekannte und in mehreren Untersuchungen nachgewiesene Wuchsüberlegenheit von Hybriden zwischen der Europalärche (*Larix europaea*) und der Japanlärche (*Larix leptolepis*) lassen einen nutzbringenden Einsatz im Waldbau erwarten. Hierbei kommt nicht nur der größeren Wuchsleistung, sondern vor allem auch der größeren Standorttoleranz im Vergleich zu den beiden an sehr unterschiedliche Klima- und Bodenverhältnisse angepaßten Elternarten eine besondere Bedeutung zu (SCHÖBER, 1948, 1953; sowie SCHÖBER und RAU, 1991).

Da sämtliche für die Korrelationsuntersuchungen dieser Veröffentlichungsreihe herangezogenen Versuchsflächen als Versuchsmaterial japanische und europäische Lärchen sowie deren Hybriden enthalten (siehe Kapitel "Material") interessiert als weitere Fragestellung auch, ob über derartige Korrelationsuntersuchungen eine Aussage über die Beständigkeit der überlegenen Leistung der Hybriden bzw. über die zeitliche Dauer einer Hybridenüberlegenheit gemacht werden kann, denn: In einigen Arbeiten (z.B. RECK, 1979; GÖTHE et al., 1980) wurde das "luxurierende Wachstum" der Hybriden nur als gesteigerte Jugendwüchsigkeit aufgefaßt, die mit fortschreitendem Alter wieder verloren ginge. Die übliche altersbedingte Abnahme der jährlichen Zuwachsraten wäre nach diesen Vorstellungen bei den Hybriden höher als bei den reinen Arten und daraus wird dann geschlossen, daß die Zuwachskurven sich mit zunehmendem Alter zu Ungunsten der Hybriden überschneiden könnten. So kommt RECK (1979) auf Grund der Auswertung von 2 20jährigen Lärchen-Versuchsflächen zu der Schlußfolgerung: "Bei Extrapolation der Verlaufskurven ist unter den gegebenen Wuchsbedingungen der Versuchsstandorte spätestens im Baumalter von 50 Jahren eine Angleichung der Wuchsleistung der Hybriden an die der europäischen Lärche zu erwarten".

Der Rückgang der Zuwachsraten braucht jedoch nicht allein altersbedingt zu sein, sondern könnte möglicherweise auch durch unterschiedliche Konkurrenzigenschaften der Hybriden sowie der reinen Arten während der Jugend- bzw. Altersentwicklung erklärt werden: Vergleicht man nämlich Populationen sehr unterschiedlicher Wüchsigkeit miteinander, wie z.B. Hybriden mit den reinen Arten, so werden die Individuen der wüchsigeren Populationen früher untereinander in intensive Konkurrenz treten, als die der weniger wüchsigen Populationen. Besonders der Durchmesserzuwachs der luxurie-

renden Hybriden wird dadurch früher ungünstig beeinflusst als jener der reinen Arten. Wird nun die zu diesem Zeitpunkt bei den Hybriden vorhandene Tendenz der früheren Durchmesserabnahme extrapoliert und die sich ergebende Wachstumskurve mit einer entsprechend konstruierten Kurve einer gleichaltrigen unwüchsigen Population verglichen, so muß wegen der sich ergebenden Überschneidung dieser beiden Kurven der Eindruck entstehen, als ob es zum Zeitpunkt dieser Überschneidung zur Aufholung und darauf folgend zur Überholung der Leistungen der Hybriden durch die reinen Arten kommen wird.

Zur kritischen Beleuchtung dieser kontrovers diskutierten Zusammenhänge könnten möglicherweise auch die in dieser Veröffentlichungsreihe behandelten Korrelationsuntersuchungen einen klärenden Beitrag leisten.

Abschließend soll in dieser Veröffentlichungsreihe dann auch noch der folgende Aspekt diskutiert werden: In der "Einleitung" war bereits davon die Rede, daß unterschiedliche Nachbarschaftskorrelationen zu verschiedenen Zeitpunkten der Bestandesentwicklung in einer engen Beziehung zu den sich verändernden räumlichen Mustern und Pflanzenverteilungen stehen. Quantitative Beschreibungen derartiger unregelmäßiger räumlicher Pflanzenverteilungen basieren zumeist auf der Konstruktion und Zuweisung von individuell verfügbaren Standräumen für die einzelnen Mitglieder des Bestandes.

Hierfür könnten z.B. auch Thiessen-Polygone (siehe Kapitel "Untersuchungsmethoden") herangezogen werden. Diese Thiessen-Polygone gehören seit langer Zeit zum gängigen Instrumentarium bei Stichprobenverfahren in der Waldinventur und Ertragskunde.

In den hier diskutierten Untersuchungen zur Aufklärung der Korrelationsstruktur von Beständen interessieren besonders zwei Aspekte, die mit Hilfe von Thiessen-Polygonen analysiert werden sollen:

1. Kann das anhand von bestimmten Merkmalen, wie etwa Höhe oder Durchmesser, beschriebene Nachbarschaftskorrelationsmuster von Beständen auf ein Korrelationsmuster zurückgeführt werden, das auf Grund von benachbarten Standräumen analysierbar ist?
2. Was läßt sich über Existenz und Höhe von Korrelationen zwischen verfügbaren Standräumen der einzelnen Individuen (quantifiziert über die Flächen der Thiessen-Polygone) und ihren realisierten Merkmalswerten sagen?

Diese Untersuchungen werden anhand einer langjährig vermessenen Lärchenversuchsfläche durchgeführt (Versuch 'Gahrenberg', siehe Kapitel "Material").

### 3. Untersuchungsmethoden

Die Nachbarschafts-Korrelationsstruktur der im quadratischen Verband angelegten Lärchenbestände soll durch folgende Korrelationen beschrieben werden (Abb. 1):

$r_1$  = Korrelation zwischen 'Zentralpflanze' und Summe der 'direkten' Nachbarn.

(Als 'direkte' Nachbarn der 'Zentralpflanze' X im regelmäßigen quadratischen Verband zählen die Pflanzen D, B, E und G).

$r_2$  = Korrelation zwischen 'Zentralpflanze' und Summe der 'diagonalen' Nachbarn.

(Als 'diagonale' Nachbarn der 'Zentralpflanze' X zählen die Pflanzen A, C, H und F).

$r_3$  = Korrelation zwischen 'Zentralpflanze' und Summe der Nachbarn ('direkt' und 'diagonal').

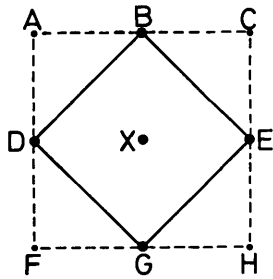


Abbildung 1. — Skizze der verschiedenen Nachbarpflanzen einer Zentralpflanze X.

- $r_4$  = Korrelation zwischen 'Zentralpflanze' und Mittelwert der 'direkten' Nachbarn.
- $r_5$  = Korrelation zwischen 'Zentralpflanze' und Mittelwert der 'diagonalen' Nachbarn.
- $r_6$  = Korrelation zwischen 'Zentralpflanze' und Mittelwert der Nachbarn ('direkt' und 'diagonal').
- $r_7$  = Korrelation zwischen 'Zentralpflanze' und 'direktem' Nachbarn.
- $r_8$  = Korrelation zwischen 'Zentralpflanze' und 'diagonalem' Nachbarn ('direkt' und 'diagonal').
- $r_9$  = Korrelation zwischen 'Zentralpflanze' und Nachbarn
- $r_{10}$  = Korrelation zwischen 'Zentralpflanze' und Nachbarn Fehlstellen' unter den vier 'direkten' Nachbarn.
- $r_{11}$  = Korrelation zwischen 'Zentralpflanze' und 'Anzahl Fehlstellen' unter den vier 'diagonalen' Nachbarn.
- $r_{12}$  = Korrelation zwischen 'Zentralpflanze' und 'Anzahl Fehlstellen' unter den acht Nachbarn ('direkt' und 'diagonal').

Die gleichzeitige Berechnung der Nachbarschaftskorrelationen sowohl zur Summe als auch zum Mittelwert der konkurrierenden Nachbarn erlaubt eine erste, allerdings sehr grobe Einschätzung der Effekte von unregelmäßigen Pflanzenverteilungen ("Fehlstelleneffekte"), denn:

1. Bei konstanten Anzahlen von Nachbarn müßten beide Korrelationen ja übereinstimmen und
  2. Gleiche Nachbarschaftssummen können durch unterschiedliche Anzahlen von Nachbarn zustandekommen.
- Unterschiede in den Korrelationen zur Summe bzw. zum Mittelwert der Nachbarn lassen sich daher als Ausdruck derartiger Effekte von unregelmäßigen Pflanzenverteilungen interpretieren.

Dem gleichen Zweck dienen auch die Korrelationen  $r_{10}$ ,  $r_{11}$  und  $r_{12}$  zu den Anzahlen von Fehlstellen. Ihre Berechnung und Interpretation sollte mit einiger Zurückhaltung erfolgen, da die diskrete Variable "Anzahl von Fehlstellen" die üblichen Voraussetzungen einer Korrelationsrechnung natürlich nicht erfüllt. Diese Korrelationen wurden mehr im Sinne einer nur formal-deskriptiven Charakterisierung der Abhängigkeiten zwischen Merkmalswerten und Fehlstellenanzahlen quasi nur am Rande mitberechnet.

Alle vorgenannten Korrelationen  $r_1$  bis  $r_{12}$  werden als phänotypische Korrelationen berechnet. Die experimentellen Daten (siehe Kapitel "Material") erlauben weder eine Einschätzung ihrer genetischen Komponente noch eine Aufteilung der phänotypischen Korrelation auf die einzelnen beteiligten Korrelationsursachen.

Da die verschiedenen herangezogenen Lärchenversuchflächen eine Reihe von Sorten enthalten, die alle in mehreren Wiederholungen einzelbaumweise vermessen wurden, können — für jedes der beiden untersuchten Merkmale "Höhe" und "Durchmesser" — die beschriebenen 12

Korrelationen für unterschiedliche Datengruppierungen berechnet werden:

1. Getrennt für jede einzelne Sorte (über alle Wiederholungen und alle existierenden Einzelbäume) sowie
2. Für das zusammengefaßte Gesamtmaterial (über alle Sorten, alle Wiederholungen und alle Einzelbäume).

Für diese beiden Datengruppierungen werden daneben dann schließlich auch noch die Korrelationen zwischen "Höhe" und "Durchmesser" (für jeweils das gleiche Individuum) ermittelt. Auch wenn diese Korrelation in unzähligen Untersuchungen immer wieder berechnet worden ist, so dürften trotzdem die Ergebnisse für das hier verrechnete äußerst umfangreiche Datenmaterial von einem besonderen Interesse sein — gerade auch im Hinblick auf mögliche Differenzierungen der Höhe dieser Korrelation für die verschiedenen einbezogenen Materialgruppen (europäische Lärchen, japanische Lärchen sowie deren Hybriden). Korrelationen zwischen "Höhe" und "Durchmesser" für benachbarte Bäume (etwa in Analogie zu den vorhergehenden Korrelationen  $r_1$  bis  $r_{12}$ ) werden nicht berechnet.

In den beiden vorhergehenden Kapiteln "Einleitung" und "Problemstellung" war von den Standräumen die Rede, die den einzelnen Individuen eines Bestandes mit unregelmäßiger Pflanzenverteilung zugewiesen werden können. Als Verfahren für die Bildung und Berechnung

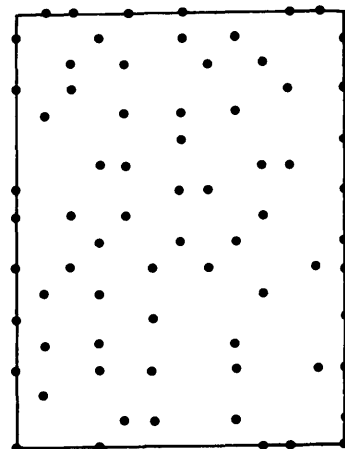
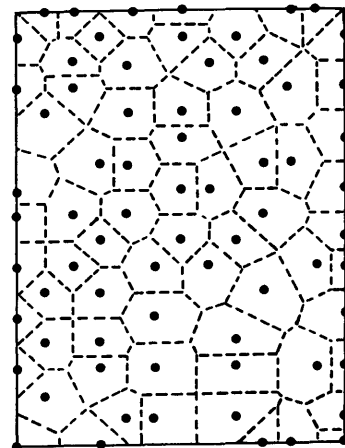


Abbildung 2. — Unregelmäßiges Pflanzenverteilungsmuster eines Bestandes und dazugehörige Thiessen-Polygone.

dieser Standräume wurde die Konstruktion von sogenannten Thiessen-Polygonen erwähnt. Man erhält sie auf die folgende Weise: Man verbindet die Pflanzstelle eines Baumes mit denen seiner Nachbarn und konstruiert auf diesen Verbindungsstrecken die Mittelsenkrechten. Diese schneiden sich jeweils und bilden das Thiessen-Polygon für den betreffenden Zentralbaum. Auf diese Weise wird die gesamte Bestandesfläche durch die Flächen der Thiessen-Polygone der verschiedenen Bäume vollständig überdeckt.

Die von einem Thiessen-Polygon eingeschlossene Fläche ist bei diesem Verfahren dann der dem betreffenden Baum zur Verfügung stehende Standraum. Er enthält alle die Punkte der Bestandesfläche, die zu diesem Zentralbaum näher stehen als zu allen anderen Bäumen des Bestandes.

Für nähere Diskussionen der Eigenschaften und Anwendungsmöglichkeiten von Thiessen-Polygonen siehe z.B. BROWN (1965), JACK (1967), CLIFF und ORD (1981) und RIPLEY (1981).

In Abbildung 2 ist ein unregelmäßiges Pflanzenverteilungsmuster eines Bestandes mit den dazugehörigen Thiessen-Polygonen angegeben.

Sowohl für die Konstruktion von Thiessen-Polygonen als auch für ihre anschließende Flächenberechnung stehen effiziente Algorithmen zur Verfügung. Eine Analyse unregelmäßiger Pflanzenverteilungen ist auf diesem Wege daher sehr einfach durchzuführen, und Korrelationen zwischen Merkmalswerten und zur Verfügung stehenden Standräumen können systematisch im Verlaufe der Bestandesentwicklung untersucht werden.

#### 4. Material

Das in dieser Veröffentlichungsreihe herangezogene Datenmaterial umfaßt 10 Versuchsflächen bestehend aus europäischen und japanischen Lärchen, ihren Hybriden sowie Populationen, die in unbekanntem Anteil aus Genotypen der einen Art und Hybriden beider Arten bestehen. Sie entstanden aus Samen von Bäumen der einen Art in Mischbeständen beider Arten unterschiedlicher Zusammensetzung. Diese verschiedenen Materialgruppen werden in der folgenden Weise bezeichnet:

E = Europalärchen

J = Japanlärchen

H = Hybriden

E+H = Nachkommenschaften von beernteten Europalärchen in Mischbeständen aus europäischen und japanischen Lärchen

J+H = Nachkommenschaften von beernteten Japanlärchen in Mischbeständen aus europäischen und japanischen Lärchen.

Allerdings sind die beiden letztgenannten Materialgruppen E+H und J+H auf den hier herangezogenen Versuchsflächen nur sehr vereinzelt (auf einigen Versuchsflächen sogar überhaupt nicht) vertreten (siehe: Tab. 1).

Die auf den verschiedenen Versuchsflächen verwendeten "Sorten" sind jedoch nur zu einem Teil identisch. So wurden z.B. sogar auch die in den Versuchen zunächst stets einbezogenen und beibehaltenen Standardsorten (Nachkommen eines anerkannten Japanlärchenbestandes und eines anerkannten Europalärchenbestandes) in den später angelegten Versuchen wegen Überalterung des Saatgutes dann schließlich doch durch andere ersetzt (Nachkommen von Samenplantagen und Sonderherkünften).

Für die dynamische Betrachtung des Korrelationsmusters von Beständen, d. h. die Analyse der Nachbarschaftskorrelationen eines ganz bestimmten Bestandes zu unterschiedlichen Zeitpunkten seiner Entwicklung mit einer Diskussion der zeitlichen Veränderung dieses Korrelationsmusters, wurde eine Versuchsfläche mit 27 "Sorten" ausgewählt (Versuch Nr. 1: Forstamt Gahrenberg), die zu 7 verschiedenen Zeitpunkten (bis zum Alter 50) einzelbaumweise vermessen wurde. Die erhobenen Merkmale sind "Höhe" und "Durchmesser". Für die beiden Alter 42 und 49 steht nur eine Durchmessermessung zur Verfügung.

Auf einer Versuchsfläche von ca. 6 ha wurden 27 "Sorten" (5 Europalärchen, 15 Japanlärchen, 7 Hybriden) geprüft. Die Kreuzungen wurden 1936 ausgeführt und die Pflanzung erfolgte im Frühjahr 1939 mit zweijährigen Pflanzen im Verband 5 m × 5 m. Bei dieser Gahrenberg-Fläche handelt es sich um den ältesten europäischen Versuch zur genaueren Abschätzung der Hybridleistung, der für eine Voraussage des wirtschaftlichen Nutzens von Hybridlärchen herangezogen werden kann. Sowohl das den Kreuzungen zugrundeliegende Material, nähere Angaben zur Durchführung der Kreuzungen, ausführliche Hinweise zur Pflanzenanzucht, genauere Beschreibung der Versuchsfläche und der Versuchsanlage als auch die interessierenden Informationen über die Vermessungen wurden von LANGNER (1951, 1952) ausführlich beschrieben. Für alle diesbezüglichen Fakten sei daher auf diese beiden Publikationen verwiesen.

Da dieser Versuch in einem sehr weiten Verband (5 m × 5 m) angelegt wurde, eignet er sich besonders gut für die zuvor beschriebenen Korrelationsuntersuchungen: Denn der spät einsetzende Konkurrenzdruck zwischen den Bäumen ermöglicht Beobachtungen von einem Zeitpunkt an, zu dem die Konkurrenzwirkungen der Bodenflora bereits weitgehend ausgeschaltet sind. Dies ist zunächst einmal eine Folge der Beschattungsverhältnisse und ergibt sich zum anderen auch daraus, daß die Bewurzelung der Bäume bereits tiefere Bodenhorizonte erreicht hat. Konkurrenzwirkungen der Bodenflora sind bei engen Pflanzverbänden nur schwer oder überhaupt nicht von denen der Bäume zu trennen und führen daher zu unerwünschten Verzerrungen bei der Ermittlung der "wahren", durch Konkurrenz zwischen benachbarten Bäumen bedingten, Korrelationsstruktur der Bestände.

Für die statische Betrachtung des Korrelationsmusters, d. h. die einmalige Untersuchung einer Reihe von verschiedenen Versuchsflächen unterschiedlichen Alters, werden neun weitere Versuchsflächen mit europäischen und japanischen Lärchen sowie deren Hybriden herangezogen und einmalig vermessen.

Die erforderlichen Angaben zu Art und Umfang dieser Prüfungen sind in der Tabelle 1 zusammengefaßt — zusammen mit den entsprechenden Angaben für den zuvor beschriebenen Versuch Nr. 1 ('Gahrenberg').

Die differierenden Pflanzenanzahlen für "Höhe" und "Durchmesser" in den Versuchen Nr. 2 und Nr. 5 beruhen darauf, daß auf diesen beiden Flächen das Merkmal "Baumhöhe" nur an den im Rahmen einer durchgeführten Durchforstung entnommenen Stämmen erhoben wurde. Die für die vorgesehenen Korrelationsuntersuchungen im Merkmal Baumhöhe benötigten Höhenwerte der Nachbarn wurden auf Grund der Beziehung zwischen Durchmesser und Höhe geschätzt. Diese äußerst straffe Beziehung wurde anhand der gemessenen Durchmesser- und

Tabelle 1. — Beschreibung der 10 verwendeten Lärchen-Versuchsflächen (Standorte, Sorten, Anlagedatum, Wiederholungen, Parzellengrößen, Verband, Messungen, Populationsumfänge).

Versuch Nr.	Versuchsbezeichnung	Standort	Beschreibung der Standorte				Anzahl Sorten	Sortenzusammensetzung				
			geograph. Breite	geograph. Länge	Wuchsgebiet	Höhe über NN (in m)		E	J	H	E+H	J+H
1	Lä 1	Gahrenberg	51°28'	9°36'	Nordwesthessisches Bergland	378-325	27	5	15	7	-	-
2	H Lä 1	Oberraden	50°34'	7°32'	Westerwald	340	8	1	1	3	1	2
3	H Lä 2	Wissen	50°47'	7°43'	Niederrheinisches Tiefland	19	15	2	2	8	1	2
4	H Lä 4	Lohne	52°28'	7°16'	Mittelwestniedersächsisches Tiefland	29	16	1	2	10	1	2
5	H Lä 5	Berlin	52°35'	13°15'	Großraum Berlin	80	18	2	2	9	2	3
6	H Lä 6	Fürstenua	52°32'	7°40'	Mittelwestniedersächsisches Tiefland	50	21	3	1	17	-	-
7	H Lä 7	Hesepe	52°24'	7°10'	"	26	16	3	1	12	-	-
8	H Lä 9	Kleinheubach	49°43'	9°10'	Spessart	400	23	3	1	19	-	-
9	H Lä 11	Gammelsbach	49°30'	8°59'	Odenwald	270-240	18	1	2	13	1	1
10	H Lä 12	Segendorf	50°30'	7°25'	Westerwald	280	18	2	1	14	1	-

Höhenwerte an den bei der Durchforstung entnommenen Individuen ermittelt.

Da die in den 10 Versuchen verwendeten europäischen Mütter im gesamten natürlichen Verbreitungsgebiet dieser Baumart ausgelesen wurden, könnten auch genauere Untersuchungen über den Einfluß verschiedener Herkünfte durchgeführt werden (siehe auch: SCHÖBER und RAU, 1991).

Ähnliches gilt auch für praxisrelevante Hinweise zur Standortseignung der verschiedenen Kombinationen, denn die Hybridkombinationen mit diesen europäischen Müttern sind auf sehr unterschiedlichen Standorten und stets im Vergleich mit oft den gleichen europäischen und japanischen Standards in den Feldversuchen enthalten.

Derartige detailliertere Untersuchungen über Herkunftseinfluß und Standortseignung wie auch genauere Charakterisierungen einzelner Sorten sowie ein globaler Vergleich der Sorten untereinander (z.B. Schätzung der entsprechenden Varianzkomponenten) und auch paarweise Sortenvergleiche interessieren in dem hier zur Diskussion stehenden Zusammenhang jedoch nur am Rande. Daher sind hier alle diesbezüglichen sortenspezifischen Angaben entbehrlich.

## 5. Theoretische Nachbarschaftskorrelationen

### 5.1 Untersuchungsmodell

Den theoretischen Untersuchungen werden die folgenden vereinfachenden Annahmen zugrundegelegt:

1. Die Pflanzen sind gleichmäßig, d. h. mit regelmäßigen Abständen innerhalb und zwischen den Reihen, über die Fläche verteilt (quadratischer Pflanzverband ohne Fehlstellen).
2. Alle Pflanzen sind gleich alt.
3. Auch wenn bekannt ist, daß die gegenseitigen Beeinflussungen benachbarter Individuen in verschiedenen

Lebensaltern und Entwicklungsstadien verschieden sind, soll der Ansatz nur die statische Betrachtungsweise, d.h. die Beschreibung der Konkurrenzverhältnisse in einer ganz bestimmten Altersstufe, modellieren. Für die dynamische Betrachtungsweise impliziert diese Vorgehensweise dann natürlich, daß alle eingeführten Parameter Funktionen der Zeit sind.

4. Die Beeinflussung einer Pflanze geschieht nur durch die 4 im regelmäßigen Pflanzverband "direkt benachbarten" Pflanzen, d.h. die Einwirkung der übrigen Pflanzen soll vernachlässigbar sein. Dabei werden als 'direkte' Nachbarn der Zentralpflanze X (siehe Abb. 1) die vier Pflanzen B, E, G und D bezeichnet, während die Pflanzen A, C, H und F als 'diagonale' Nachbarn gelten.
5. Zur Beschreibung der Konkurrenzigenschaften eines Bestandes werden jedem Genotyp 2 Merkmale zugewiesen: Konkurrenzfähigkeit F, die das Vermögen des Genotyps, Konkurrenzeinwirkungen durch benachbarte Individuen zu ertragen, ausdrückt und Konkurrenzwirkung W, die die Fähigkeit des Genotyps mißt, selbst aktiv benachbarte Individuen zu beeinflussen.
6. Der Effekt der Nachbarn auf die Zentralpflanze ist unabhängig von Stellung und Richtung der Konkurrenten. Es kommt also lediglich auf die genotypische Zusammensetzung der Nachbarn-Konkurrentengruppe an.
7. Die Wirkungen der 4 effektiven Nachbarn, d. h. der 4 'direkten' Nachbarn, addieren linear.
8. Die zu analysierende Population wird als "ausreichend groß" vorausgesetzt, so daß verzerrende Effekte aufgrund von zu geringen Pflanzenanzahlen nicht zu berücksichtigen sind.
9. Die den Bestand zusammensetzenden Pflanzen und damit dann auch die ihnen zugrundeliegenden Genotypen sind zufällig über die Fläche verteilt, d. h. es existieren



Anlage- jahr	Material Alter (in Jahren)	Wieder- holungen	Parzellen- größe	Verband (in m)	Erhobene Merkmale		Messung im Alter (in Jahren)		Populationsumfang	
					Höhe	Durchmesser	Höhe	Durchmesser	Höhe	Durchmesser
1939	2	1-3	un- regel- mäßig	5 x 5	ja	ja	11	11	1342	1342
					ja	ja	13	13	1323	1323
					ja	ja	18	18	1292	1292
					ja	ja	19	19	1249	1249
					nein	ja	--	42	--	1208
					nein	ja	--	49	--	1198
ja	ja	50	50	1197	1197					
1972	1	4	6x6	1,5x1,5	ja	ja	11	11	308	607
1974	2	4	3x3	1,5x1,5	ja	ja	9	9	264	264
1976	1	4	3x3	1,5x1,5	ja	ja	11	11	263	263
1977	2	4	3x3	1,5x1,5	ja	ja	7	7	198	580
1977	1	4	3x3	1,5x1,5	ja	ja	8	9	716	716
1978	2	4	3x3	1,5x1,5	ja	ja	8	9	567	567
1978	2	3	4x4	1,5x1,5	ja	ja	10	10	953	953
1979	2	3	4x4	1,5x1,5	ja	ja	9	9	685	685
1979	2	3	4x4	1,5x1,5	ja	ja	9	9	592	592

keine systematischen genotypischen Benachbarungskonstellationen.

Den phänotypischen Wert  $P_X$  der 'Zentralpflanze' X erhält man dann aus (siehe Abb. 1):

$$P_X = F_X + W_B + W_E + W_G + W_D + e_X \quad (1)$$

Dabei bezeichnet  $e_X$  die Umweltkomponente der Pflanze X, die als Abweichung des Beobachtungswertes  $P_X$  von seinem Erwartungswert nach (1) aus F- und W-Effekten definiert ist.

Der phänotypische Wert einer Pflanze hängt nach (1) also ab 1) vom Genotyp der betreffenden Pflanze und der genotypischen Zusammensetzung der Nachbarn-Konkurrenzgruppe sowie 2) von der Umweltkomponente.

Dieses überaus vereinfachte Konkurrenzmodell wurde in verschiedenen Arbeiten näher beschrieben und angewendet (siehe z. B. HÜHN 1970b und c). Der Ansatz (1) kann nun aber durch die Einführung eines weiteren Termes, der das nicht-additive Zusammenwirken der Effekte der Nachbarn beschreibt, wesentlich verbessert und verallgemeinert werden (siehe z. B. HÜHN 1972a, b und c; HÜHN, 1981a und b). Bei den nachfolgenden theoretischen Korrelationsuntersuchungen soll jedoch zunächst nur von dem vereinfachten Modell (1) ausgegangen werden. Dieses Vorgehen läßt sich auch formal dadurch rechtfertigen, daß der zuvor erwähnte weitere Term für Nichtadditivität mit der Umweltkomponente  $e_X$  in (1) zu einem neuen Umweltterm  $e^*_X$  zusammengefaßt werden kann. Schwierigkeiten können dann natürlich sowohl bei der inhaltlichen Interpretation dieses Gliedes  $e^*_X$  als auch bei der Realisierung der für die Umweltkomponente erforderlichen Voraussetzungen auftreten.

Die theoretischen Untersuchungen der verschiedenen Nachbarschaftskorrelationen in HÜHN (1970a) basieren neben den zuvor genannten Voraussetzungen 1 bis 9 noch auf weiteren, sehr speziellen genetischen Annahmen: Es wurde dabei nur ein spaltender Locus mit zwei ver-

schiedenen Allelen und pleiotroper Genwirkung bezüglich der beiden Merkmale Konkurrenzfähigkeit F und Konkurrenzwirkung W betrachtet. Bei der besonders hohen Komplexität, die den Konkurrenzigenschaften durchweg zukommt, dürfte eine derartige monogene Abhängigkeit mit pleiotroper Wirkung auf die beiden Merkmale F und W eine extrem unrealistische Annahme darstellen.

Diese einfache genetische Situation wird bei den folgenden theoretischen Untersuchungen nicht angenommen, sondern die hier abgeleiteten Ergebnisse gelten ohne nähere Spezifikation des zugrundeliegenden genetischen Hintergrundes, und sie weisen daher — verglichen mit den Resultaten in HÜHN (1970a) — einen wesentlich erweiterten und verallgemeinerten Gültigkeitsbereich auf.

## 5.2. Theoretische Nachbarschaftskorrelationen

Die Ableitung der expliziten Formeln für die Korrelationskoeffizienten wird am Beispiel der Korrelation zwischen 'direkten' Nachbarn etwas ausführlicher behandelt. Da die Ableitung auch der übrigen Korrelationskoeffizienten nach denselben Ansatzideen verläuft, erfolgt dann anschließend deren Behandlung in einer mehr summarischen Weise.

### 5.2.1. Korrelation zwischen 'direkten' Nachbarn

In diesem Fall liegt die in Abbildung 3 skizzierte räumliche Situation vor.

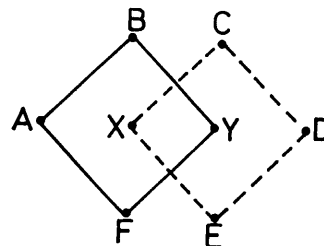


Abbildung 3. — Skizze zur Korrelation zwischen 'direkten' Nachbarn.



Gesucht ist der Korrelationskoeffizient  $r_7 = r_{XY}$  zwischen den phänotypischen Werten  $P_X$  und  $P_Y$  der Pflanzen X und Y.

(Für die Bezeichnungen der verschiedenen interessierenden Nachbarschaftskorrelationen werden die im Kapitel "Untersuchungsmethoden" verwendeten Numerierungen beibehalten).

Für  $r_7$  gilt (nach der Definition eines Korrelationskoeffizienten):

$$r_7 = \frac{\text{Kov}(P_X, P_Y)}{\sqrt{V(P_X) \cdot V(P_Y)}} \quad (2)$$

wobei die Kovarianz zweier Variablen mit  $\text{Kov}(\dots)$  und die Varianz einer Variablen mit  $V(\dots)$  bezeichnet wurde.

Die phänotypischen Werte der beiden Pflanzen X und Y lassen sich unter Verwendung des Modells (1) ausdrücken:

$$\left. \begin{aligned} P_X &= F_X + W_A + W_B + W_Y + W_F + e_X \\ P_Y &= F_Y + W_X + W_C + W_D + W_E + e_Y \end{aligned} \right\} \quad (3)$$

Aufgrund der vereinfachenden Voraussetzungen erhält man daraus für die Kovarianz:

$$\text{Kov}(P_X, P_Y) = \text{Kov}(F_X, W_X) + \text{Kov}(F_Y, W_Y) + \text{Kov}(W_Y, e_X) + \text{Kov}(W_X, e_Y) \quad (4)$$

Unter der sicher äußerst realistischen Annahme von nichtkorrelierten W- und e-Effekten folgt aus (4):

$$\text{Kov}(P_X, P_Y) = 2 \text{Kov}(F_X, W_X) \quad (5)$$

Als weitere Vereinfachung kann man natürlich  $V(P_X) = V(P_Y)$  annehmen und für diese phänotypische Varianz  $V(P_X)$  folgt aus (3):

$$V(P_X) = V(F_X) + 4 V(W_X) + V(e_X) + 2 \text{Kov}(F_X, e_X) \quad (6)$$

Auch die F- und die e-Effekte werden unkorreliert sein und man erhält:

$$V(P_X) = V(F_X) + 4 V(W_X) + V(e_X) \quad (7)$$

Zusammenfassend ergibt sich somit für  $r_7$ :

$$r_7 = \frac{2 \text{Kov}(F, W)}{V(F) + 4 V(W) + V(e)} \quad (8)$$

(Bei dieser Schreibweise wurde zur Vereinfachung der einheitliche Index X weggelassen).

Führt man nun noch den Korrelationskoeffizienten  $\rho$  zwischen Konkurrenzfähigkeit und Konkurrenzwirkung sowie das Verhältnis  $z$  ihrer Standardabweichungen ein, d. h.  $\sqrt{V(F)/V(W)} = z$ , so läßt sich (8) in der folgenden Form schreiben:

$$r_7 = \frac{2 z}{z^2 + 4 + \frac{V(e)}{V(W)}} \quad (9)$$

Da im Rahmen dieser theoretischen Korrelationsuntersuchungen die Umweltkomponente  $e$  bzw. ihre Varianz  $V(e)$  nicht bekannt ist und sie auch theoretisch nicht näher spezifiziert werden kann, soll hier dieser umweltbedingte Term vernachlässigt werden:  $V(e)/V(W) \cong 0$ , d. h.: Man verkleinert die phänotypische Varianz  $V(P_X)$  in (7) zu  $V(P_X) = V(F_X) + 4 V(W_X)$  und das bedeutet, daß als Umwelteinflüsse lediglich die durch (1) modellierten Konkurrenzwirkungen zwischen benachbarten Individuen berücksichtigt werden.

Dieses Vorgehen ist auch formal dann gerechtfertigt und führt zu korrekten Ergebnissen, wenn die Unterschiede in den W-Effekten wesentlich größer als die Unterschiede in den e-Effekten sind, so daß  $V(e)/V(W)$  entsprechend klein ausfällt.

Trifft diese Annahme jedoch nicht zu, so stellen alle im folgenden abgeleiteten expliziten Korrelationskoeffizienten nur Näherungen bzw. obere Schranken für die 'wahren' Korrelationskoeffizienten dar. Unter diesen Annahmen folgt dann schließlich aus (9):

$$r_7 = \frac{2 z \rho}{z^2 + 4} \quad (10)$$

### 5.2.2. Korrelation zwischen 'diagonalen' Nachbarn

Die zugrundeliegende räumliche Situation ist in Abbildung 4 skizziert.

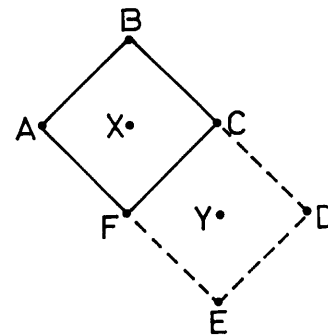


Abbildung 4. — Skizze zur Korrelation zwischen 'diagonalen' Nachbarn.

Für den Korrelationskoeffizienten  $r_8 = r_{XY}$  zwischen den phänotypischen Werten  $P_X$  und  $P_Y$  der Pflanzen X und Y erhält man:

$$r_8 = \frac{2 V(W)}{V(F) + 4 V(W) + V(e)} \quad (11)$$

oder bei Vernachlässigung der Umweltkomponente:

$$r_8 = \frac{2}{z^2 + 4} \quad (12)$$

### 5.2.3. Korrelation zum übernächsten Nachbarn

Hierbei handelt es sich um die Korrelation zwischen Pflanzen, die einen gemeinsamen Konkurrenten aufweisen. Sie ist unter den im Kapitel "Untersuchungsmethoden" eingeführten Korrelationskoeffizienten  $r_1$  bis  $r_{12}$  nicht enthalten und wird im folgenden daher mit  $r_{13}$  bezeichnet.

Es liegt die in Abbildung 5 skizzierte Benachbarungskonstellation vor und daraus folgt:

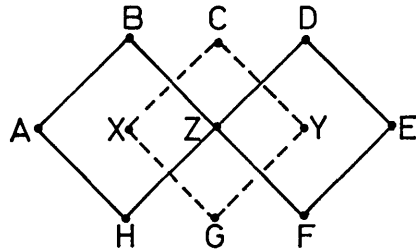


Abbildung 5. — Skizze zur Korrelation zum übernächsten Nachbarn.

$$r_{13} = \frac{V(W)}{V(F) + 4V(W) + V(e)} \quad (13)$$

und bei Vernachlässigung der Umweltkomponente:

$$r_{13} = \frac{1}{z^2 + 4} \quad (14)$$

#### 5.2.4. Korrelation zur Summe der 'direkten' Nachbarn

Die räumliche Anordnung zeigt die Abbildung 6.

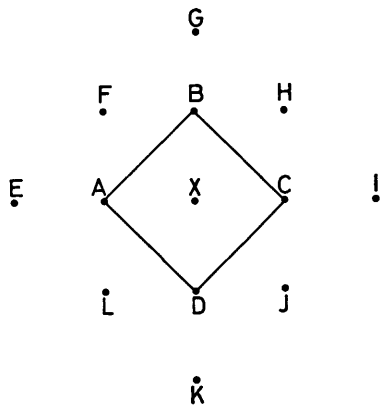


Abbildung 6. — Skizze zur Korrelation zur Summe der 'direkten' Nachbarn.

Für den Korrelationskoeffizienten  $r_1$  zwischen dem phänotypischen Wert  $P_X$  der Pflanze X und der Summe der phänotypischen Werte der vier 'direkten' Nachbarn A, B, C und D erhält man:

$$r_1 = \frac{4 \text{Kov}(F, W)}{\sqrt{[V(F) + 4V(W) + V(e)][V(F) + 9V(W) + V(e)]}} \quad (15)$$

Die Vernachlässigung von  $V(e)$  führt dann schließlich zu:

$$r_1 = \frac{4 \rho z}{\sqrt{(z^2 + 4)(z^2 + 9)}} \quad (16)$$

Für nicht allzugroße  $z$ -Werte gilt für  $r_1$  die Näherung:

$$r_1 \approx \frac{4 \rho z}{z^2 + 6} \quad (17)$$

#### 5.2.5. Korrelation zur Summe der 'diagonalen' Nachbarn

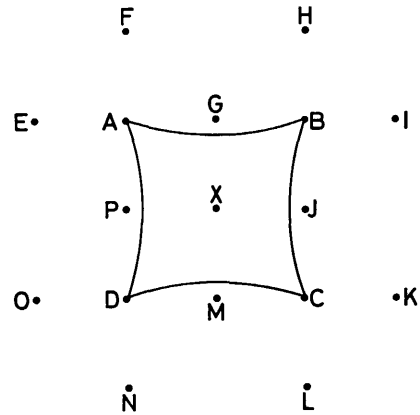


Abbildung 7. — Skizze zur Korrelation zur Summe der 'diagonalen' Nachbarn.

Es liegt die in Abbildung 7 skizzierte Situation vor. Für den Korrelationskoeffizienten  $r_2$  zwischen dem phänotypischen Wert  $P_X$  der Pflanze X und der Summe der phänotypischen Werte der vier 'diagonalen' Nachbarn A, B, C und D folgt:

$$r_2 = \frac{4V(W)}{\sqrt{[V(F) + 4V(W) + V(e)][V(F) + 6V(W) + V(e)]}} \quad (18)$$

oder bei Vernachlässigung der Umweltkomponente:

$$r_2 = \frac{4}{\sqrt{(z^2 + 4)(z^2 + 6)}} \quad (19)$$

#### 5.2.6. Korrelation zur Summe aller Nachbarn ('direkt' und 'diagonal')

Die räumliche Konstellation ist in Abbildung 8 dargestellt.

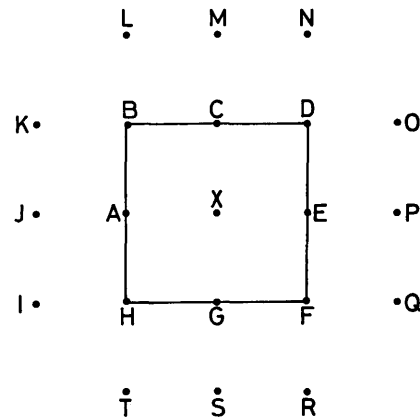


Abbildung 8. — Skizze zur Korrelation zur Summe aller Nachbarn ('direkt' und 'diagonal').

Für den Korrelationskoeffizienten  $r_3$  zwischen dem phänotypischen Wert  $P_X$  der Pflanze X und der Summe der phänotypischen Werte der acht 'diagonalen' und 'direkten' Nachbarn A, B, C, D, E, F, G und H ergibt sich der explizite Ausdruck:

$$r_3 = \frac{4 [V(W) + \text{Kov}(F, W)]}{\sqrt{[V(F) + 4V(W) + V(e)] [2V(F) + 15V(W) + 8\text{Kov}(F, W) + 2V(e)]}} \quad (20)$$

Bei Vernachlässigung von  $V(e)$  vereinfacht sich dieser Ausdruck zu:

$$r_3 = \frac{4 (1 + \rho z)}{\sqrt{(z^2 + 4)(2z^2 + 8\rho z + 15)}} \quad (21)$$

### 5.3. Diskussion und Schlußfolgerungen

Unter den in den Abschnitten 5.1 und 5.2 genannten vereinfachenden Annahmen läßt sich das Korrelationsmuster eines Bestandes, d. h. die interessierenden Nachbarschaftskorrelationen, mit Hilfe von nur 2 Parametern explizit ausdrücken. Diese beiden Maßzahlen sind 1) das Verhältnis der Standardabweichungen in den beiden Merkmalen 'Konkurrenzfähigkeit' und 'Konkurrenzwirkung' und 2) der Korrelationskoeffizient zwischen 'Konkurrenzfähigkeit' und 'Konkurrenzwirkung'.

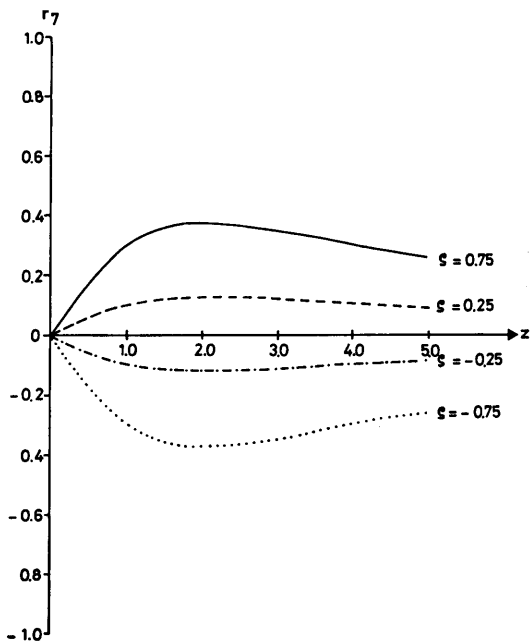


Abbildung 9. — Korrelation zwischen 'direkten' Nachbarn in Abhängigkeit von  $z$  (für verschiedene  $\rho$ 's).

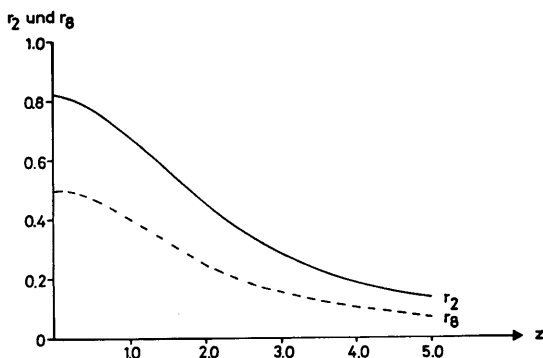


Abbildung 10. — Korrelation zwischen 'diagonalen' Nachbarn sowie Korrelation zur Summe der 'diagonalen' Nachbarn in Abhängigkeit von  $z$ .

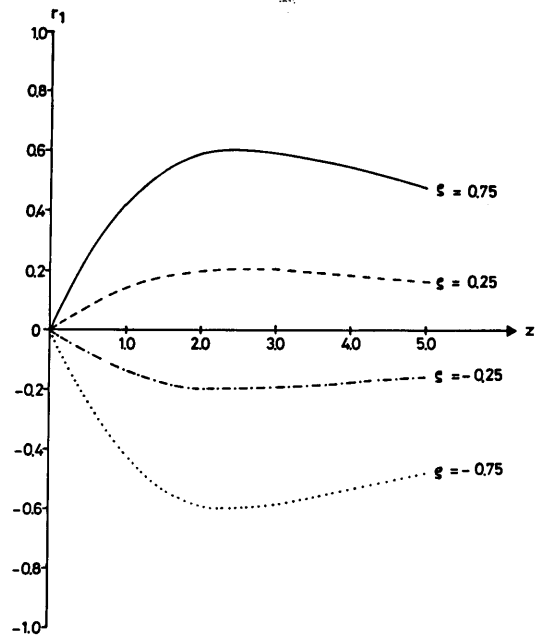


Abbildung 11. — Korrelation zur Summe der 'direkten' Nachbarn in Abhängigkeit von  $z$  (für verschiedene  $\rho$ 's).

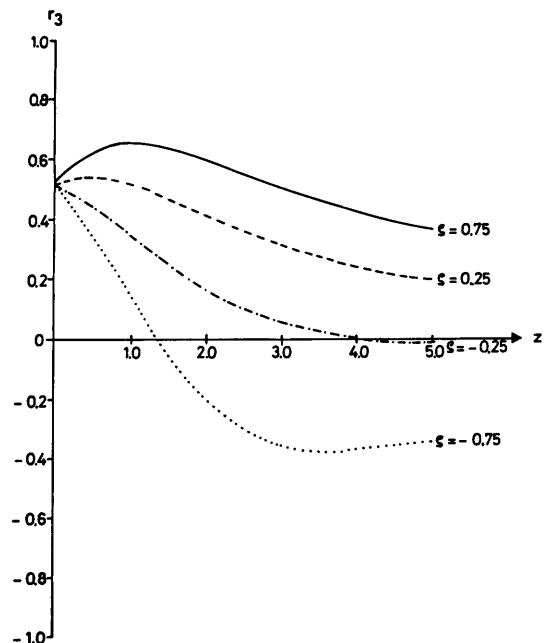


Abbildung 12. — Korrelation zur Summe aller Nachbarn in Abhängigkeit von  $z$  (für verschiedene  $\rho$ 's).

Nicht alle der berechneten Nachbarschaftskorrelationen hängen jedoch auch gleichzeitig von beiden Parametern  $z$  und  $\rho$  ab: So sind  $r_2$ ,  $r_8$  und  $r_{13}$  von  $\rho$  unabhängig, während  $r_1$ ,  $r_3$  und  $r_7$  sowohl von  $z$  als auch von  $\rho$  abhängen.

In den Abbildungen 9 bis 12 sind die Korrelationen  $r_1$ ,  $r_2$ ,  $r_3$ ,  $r_7$  und  $r_8$  graphisch dargestellt. (Auf die Darstellung von  $r_{13}$  wurde hierbei verzichtet, da  $r_{13}$  ja stets die Hälfte des numerischen Wertes von  $r_8$  aufweist; eine eigene graphische Darstellung ist deshalb entbehrlich).

Aus den Abbildungen 9 bis 12 ergeben sich einige interessierende Schlußfolgerungen:

1. Für die Korrelation  $r_7$  zwischen 'direkten' Nachbarn (siehe Abb. 9):

- a)  $r_7$  weist das gleiche Vorzeichen wie  $\varrho$  auf.
- b) Die Kurven  $r_7 = r_7(z)$  sind durch relativ flache Maxima bzw. Minima charakterisiert.
- c)  $r_7$  nimmt mit abnehmendem  $\varrho$  ab (für jedes  $z$ ).
2. Für die Korrelation  $r_8$  zwischen 'diagonalen' Nachbarn sowie für die Korrelation  $r_2$  zur Summe der 'diagonalen' Nachbarn (siehe Abb. 10):
  - a) Sowohl  $r_8$  als auch  $r_2$  sind immer positiv und sie nehmen mit wachsendem  $z$  ab.
  - b) Für jeden  $z$ -Wert ist  $r_8$  kleiner als  $r_2$ .
3. Für die Korrelation  $r_1$  zur Summe der 'direkten' Nachbarn (siehe Abb. 11):
  - a)  $r_1$  weist das gleiche Vorzeichen wie  $\varrho$  auf.
  - b) Die Kurven  $r_1 = r_1(z)$  sind durch relativ flache Maxima bzw. Minima charakterisiert.
  - c)  $r_1$  nimmt mit abnehmendem  $\varrho$  ab (für jedes  $z$ ).
4. Für die Korrelation zur Summe aller Nachbarn (siehe Abb. 12):
  - a) Für positive  $\varrho$ 's sind auch die Korrelationskoeffizienten  $r_3$  positiv, während für negative  $\varrho$ 's positive und auch negative  $r_3$ 's möglich sind: Für  $z < -1/\varrho$  erhält man positive  $r_3$ 's, für  $z = -1/\varrho$  gilt  $r_3 = 0$  und für  $z > -1/\varrho$  ergeben sich negative  $r_3$ 's.
  - b)  $r_3$  nimmt mit abnehmendem  $\varrho$  ab (für jedes  $z$ ).

Die beiden Korrelationen  $r_1$  und  $r_7$  erweisen sich als direkt proportional zur Korrelation zwischen F und W, so daß sie — jeweils ausgedrückt in  $\varrho$ -Einheiten — wiederum nur vom Parameter  $z$  abhängen. Die Größenordnungsverhältnisse wie auch die Relationen zwischen den verschiedenen Nachbarschaftskorrelationen lassen sich auch an besonders interessierenden Spezialfällen ablesen: Bei gleicher Variabilität in den beiden Merkmalen 'Konkurrenzfähigkeit' und 'Konkurrenzwirkung' ( $z = 1$ ) und gleichzeitig einer perfekten Korrelation zwischen ihnen ( $\varrho = 1$ ), erhält man die folgenden numerischen Werte:

$r_1 = 0,56$	}	Nachbarschaftskorrelationen im Spezialfall $z = 1$ und $\varrho = 1$
$r_2 = 0,67$		
$r_3 = 0,71$		
$r_7 = 0,40$		
$r_8 = 0,40$		
$r_{13} = 0,20$		

Auch der Spezialfall  $\varrho = 0$  und ' $z^2$  sehr klein' dürfte von einigem Interesse sein, da er die durchaus realistische Situation einer großen Variabilität in W (in Relation zur Variabilität in F) bei fehlender Korrelation zwischen beiden Merkmalen beschreibt. Für diesen Spezialfall ergeben sich die folgenden numerischen Werte:

$r_1 = 0$	}	Nachbarschaftskorrelationen im Spezialfall $\varrho = 0$ und ' $z^2$ sehr klein'
$r_2 = 0,81$		
$r_3 = 0,51$		
$r_7 = 0$		
$r_8 = 0,50$		
$r_{13} = 0,25$		

Weitere Spezialfälle, denen auch im Anwendungsbe-  
reich eine Relevanz zukommt, lassen sich unschwer angeben.

Wie man leicht nachrechnen kann, ergeben sich die theoretischen Korrelationskoeffizienten aus HÜHN (1970a) als Spezialfälle der hier vorgelegten Resultate, die somit echte Verallgemeinerungen darstellen.

Auf die gleiche Weise wie bei den in Abschnitt 5.2 behandelten 6 Fällen lassen sich auch alle anderen interessierenden Korrelationskoeffizienten theoretisch berechnen, wie etwa die Korrelation zwischen den Differenzen einer Pflanze zu ihren beiden Seitennachbarn oder aber

auch die Korrelation zu ausgedehnteren bzw. zu anders strukturierten Nachbarschaften. Doch soll auf die explizite Formulierung der resultierenden Korrelationskoeffizienten hier nicht weiter eingegangen werden.

Andere mögliche Verbesserungen und Verallgemeinerungen betreffen das zugrundegelegte überaus vereinfachte Untersuchungsmodell. Es läßt sich in einer sehr nahe-  
liegenden Weise erweitern, z.B. durch die Einbeziehung von mehr Nachbarn, die einen Einfluß auf die Zentralpflanze ausüben (nicht nur die 4 'direkten' Nachbarn wie hier in Abschnitt 5.1). Über die Abstände der konkurrierenden Nachbarn zur untersuchten Zentralpflanze können geeignete Gewichte definiert werden, um die Konkurrenzwirkungen der verschieden weit entfernten Nachbarn im Modellansatz entsprechend zu gewichten.

Auch die stark vereinfachenden Annahmen, daß die Konkurrenzwirkungen der verschiedenen Nachbarn auf eine Pflanze sich additiv und linear zur Gesamtwirkung zusammensetzen sollen, lassen sich durch kompliziertere Modellannahmen über die Art und Weise dieses Zusammenwirkens verallgemeinern.

Für die geplanten Anwendungen und Überprüfungen der abgeleiteten theoretischen Nachbarschaftskorrelationen anhand der im Kapitel "Material" beschriebenen 10 Lärchenversuchsflächen ist anzumerken, daß eine Verifizierung der theoretischen Resultate nur in einer sehr eingeschränkten Form möglich sein wird. Denn bei keiner der verwendeten Versuchsflächen werden alle diese postulierten vereinfachenden Annahmen — auch nicht in einer hinreichend genauen Näherung — erfüllt sein. Man sollte sich daher auf die Überprüfung von Trends und Größenordnungsangaben beschränken.

Auf jeden Fall jedoch sollte man für die Anwendung, Überprüfung und Diskussion der theoretischen Nachbarschaftskorrelationen anhand von empirischen Daten Bestände auswählen, in denen starke Konkurrenzeffekte vorliegen und wo die Konkurrenzkorrelationen gegenüber den positiven Bodenkorrelationen sehr stark überwiegen. Denn die theoretischen Korrelationskoeffizienten gelten ja nur bei Einfluß von Konkurrenz als alleiniger Korrelationsursache.

Doch selbst diese Annahme von überwiegenden Konkurrenzkorrelationen gegenüber den Bodenkorrelationen dürfte bei vielen Versuchsflächen nicht eindeutig zu überprüfen sein — und auch hier bleibt Raum für Unsicherheit und Spekulation.

### Literatur

- BENTZER, B. G., FOSTER, G. S., HELLBERG, A. R. and PODZORSKI, A. C.: Trends in genetic and environmental parameters, genetic correlations, and response to indirect selection for 10-year volume in a Norway spruce clonal experiment. *Can. J. of For. Res.* **19**, 897–903 (1989). — BROWN, C. C. L. and GODDARD, R. E.: Silvicultural consideration in the selection of plus phenotypes. *Journ. For.* **59**, 420–426 (1961). — BROWN, G. S.: Point density in stems per acre. *New Zeal. For. Res. Notes No. 38* (1965). — CLIFF, A. D. and ORD, J. K.: *Spatial Processes. Models and Applications.* Pion Limited, London (1981). — FOSTER, G. S.: Trends in genetic parameters with stand development and their influence on early selection for volume growth in Loblolly pine. *Forest Science* **32**, 944–959 (1986). — FRANKLIN, E. C.: Model relating levels of genetic variance to stand development of four North American conifers. *Silvae Genetica* **28**, 207–212 (1979). — GOTHE, H., SCHOBER, R. und BORK, H.: Kreuzungsversuche mit *Larix europaea* und *Larix leptolepis*. *Allg. Forst- und Jagdzeitung* **151**, 101–112 (1980). — HÜHN, M.: Untersuchungen zur Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen in Pflanzenbeständen. III. Das Korrelationsmuster eines Bestandes. *Silvae Genetica* **19**, 77–89 (1970a). — HÜHN, M.: Untersuchungen zur Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen in Pflanzenbeständen. II. Darstellung des Un-

tersuchungsmodells und Ableitung einiger Beziehungen über Konkurrenzvarianzen und Heritabilitäten. *Silvae Genetica* 19, 22–31 (1970b). — HÜHN, M.: The competitive environment and its genetic reaction variations. Proc. 2nd meeting IUFRO working group on 'Quant Genet', Raleigh/NC, 1969. Published by South For. Exp. Stat., USDA, New Orleans, LA: 62–86 (1970c). — HÜHN, M.: Untersuchungen zur Konkurrenz in Mischbeständen aus n Komponenten I bis III. *Z. Acker- und Pflanzenbau* 135, 57–77; 135, 85–106 und 136, 14–24 (1972a,b,c). — HÜHN, M.: Berechnung und Interpretation von Konkurrenzparametern aus einem Mischungsversuch mit Winterraps. *Z. Acker- und Pflanzenbau* 150, 6–18 (1981a). — HÜHN, M.: Untersuchungen über Mischungseffekte und optimale Mischungsverhältnisse in Mischungsversuchen mit Winterraps. *Z. Acker- und Pflanzenbau* 150, 238–247 (1981b). — HÜHN, M. and KLEINSCHMIT J.: Juvenile-mature correlations of Norway spruce (*Picea abies* (L.) KARST.) clones, LAMBETH's formula and some new results. "Norway Spruce; Provenances, Breeding and Genetic Conservation". (STENER und WERNER (eds.)). Proceedings IUFRO working party meeting. S 2.02–11. Schweden, 1988. The Institute for Forest Improvement, Report No. 11, Uppsala, 74–89 (1989). — HÜHN, M., KLEINSCHMIT, J. and SVOJBA, J.: Some experimental results concerning age dependency of different components of variance in testing Norway spruce (*Picea abies* (L.) KARST.) clones. *Silvae Genetica* 36, 68–71 (1987). — JACK, W. H.: Single tree sampling in even-aged plantations for survey and experimentation. Papers 14th IUFRO Congr. Munich 4, 379–403 (1967). — KENNEL, R.: Soziale Stellung, Nachbarschaft und Zuwachs. *Forstwiss. Centralbl.* 85, 241–250 (1966). — LAMBETH, C. C., VAN BUJTENEN, J. P., DUKE, S. D. and McCULLOUGH, R. B.: Early selection is effective in 20-year old genetic tests of loblolly pine. *Silvae Genetica* 32, 210–215 (1983). — LANGNER, W.: Kreuzungsversuche mit *Larix europaea* D. C. und *Larix leptolepis* GORD. Teil I. *Zeitschrift für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung* 1 (1), 2–18 (1951). — LANGNER, W.: Kreuzungsversuche mit *Larix europaea* D. C. und *Larix leptolepis* GORD. Teil 2. *Zeitschrift für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung* 1 (2), 40–56 (1952). — MEAD, R.: A mathematical model

for estimation of interplant competition. *Biometrics* 23, 189–206 (1967). — NAMKOONG, G. and CONKLE, M. T.: Time trends in genetic control of height growth in Ponderosa pine. *Forest Science* 22, 2–12 (1976). — NAMKOONG, G., USANIS, R. A. and SILEN, R. R.: Age-related variation in genetic control of height growth in Douglas-fir. *Theor. Appl. Genet.* 42, 151–159 (1972). — NEWNHAM, R. M.: Stand structure and tree growth in a Red Pine stand. *Bi Monthly Res. Notes, Dep. of For. Canada* (1966). — RECK, S.: Die altersbedingte Entwicklung der Wuchleistung von Hybridlärchen im Vergleich u artreinen Lärchen. *Jahresbericht 1979 der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft Hamburg-Reinbek*, S. 14. (1979). — RIPLEY, B. D.: *Spatial Statistics*. John Wiley & Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore (1981). — SAKAI, K. I., HAYASHI, S. and MUKAIDE, H.: Estimation of Genetic Parameters in *Chamaecyparis* Forests. Annual Report, Nat. Inst. of Genetics, Japan, No. 17, 27–28 (1966). — SAKAI, K. I. and MUKAIDE, H.: Estimation of genetic, environmental and competition variances in standing forests. *Silvae Genetica* 16, 149–152 (1967). — SAKAI, K. I., MUKAIDE, H. and TOMITA, K.: Intraspecific Competition in Forest Trees. *Silvae Genetica* 17, 1–5 (1968). — SCHÖBER, R.: Die Lärche. Verlag Schaper, Hannover (1948). — SCHÖBER, R.: Die japanische Lärche. J. D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt/Main (1953). — SCHÖBER, R. and RAU, H. M.: Ergebnisse des I. Internationalen Japanlärchen-Provenienzversuches. *Schriften aus der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen und der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt*, Band 102. J. D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt/Main (1991). — 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.: Überlegungen zur optimalen Teilstückgröße in Feldversuchen mit Waldbäumen. *Act. For. Fenn.* 2 (4), 248–260 (1968a). — STERN, K.: Vollständige Varianzen und Kovarianzen in Pflanzenbeständen. IV. Phänotypische Korrelationen zwischen Wachstumsleistungen in verschiedenen Altersstufen. *Theor. Appl. Genet.* 38, 66–73 (1968b).

## Hybridological Relationships between *Pinus nigra* Arn., *Pinus thunbergii* Parl. and *Pinus tabulaeformis* Carrière

By A. KORMUTAK, B. VOKOVA, A. GAJDOŠOVA and J. SALAJ

Institute of Plant Genetics, Slovak Academy of Sciences,  
Hlohovska 2, 949 92 Nitra, CSFR

(Received 8th May 1991)

### Abstract

Artificial hybridization of *Pinus nigra* ARN., *P. thunbergii* PARL. and *P. tabulaeformis* CARRIÈRE resulted in a high degree of crossability between the species *P. nigra* x *P. thunbergii* and *P. nigra* x *P. tabulaeformis* approaching by its efficiency the variants from controlled cross-pollination and open pollination of *P. nigra*. The inbreeding effect of selfing in *P. nigra* has already been evident at the seed level as well as the heterotic growth of one-year old seedlings of both interspecific crosses. Cytologically the high genetic affinity of the species was illustrated by the common developmental changes which take place in pollinated ovules of *P. nigra* during the first vegetative period. The hybrid nature of the interspecific crosses was confirmed by the isoenzyme markers, partially also by the cross-sections of needles in *P. nigra* x *P. thunbergii* combination.

**Key words:** *Pinus nigra*, *P. thunbergii*, *P. tabulaeformis*, crossability, isoenzymes, needles.

### Introduction

The relative abundance of both the natural and artificial hybrids is regarded to be a noteworthy feature of the genus *Pinus* (JOHNSON, 1952). In particular it concerns the group of white pines (subgenus *Strobus*) which manifest a high degree of interspecific compatibility with a total absence or with only very weak hybridological barriers involved (CRITCHFIELD, 1975; KRIEBEL, 1967). On the contrary, the group of hard pines (subgenus *Pinus*) differs profoundly in this respect displaying conspicuously expressed specific combining abilities of the species which only partially correlate with their taxonomic positions and geographic distribution. Also, the genetic barriers between species of the subgenus are considered to be more highly developed than in most genera of woody plants. In our opinion, it is preferably this group of pines to which MIROV'S (1967) conclusion of the irregularity of hybridological relationships within the genus *Pinus* can be applied.