SILVA FENNICA VOL. 2, 1968, N:o 4, 248—260

ÜBERLEGUNGEN ZUR OPTIMALEN TEILSTÜCKGRÖSSE IN FELDVERSUCHEN MIT WALDBÄUMEN

K. STERN

SUMMARY:
SOME CONSIDERATIONS ON OPTIMAL PLOT SIZE IN FIELD EXPERIMENTS WITH FOREST TREES

LYHENNELMÄ:
OPTIMAALISESTA KOEALANKOOSTA METSÄPUITA KOSKEVISSA KENTTÄKOKEISSA

Eingang: 17. 5. 1968

18 je etwa 0,25 ha grosse permanente, ja über mehrere Jahrzehnte gemessene Probeflächen der schwedischen und hessischen forstlichen Versuchsanstalt wurden in Parzellen verschiedener Grösse unterteilt. Für jede Teilung wurde eine Streuungszerlegung »zwischen» und »in» Parzellen gerechnet. Die Entwicklung der Intraklasskorrelationen mit zunehmendem Alter und zunehmender Grösse der gebildeten Parzellen konnte erklärt werden, wenn drei Korrelationsursachen angenommen wurden: Boden-, Dichtstands- und Konkurrenzkorrelation. Je nach Überwiegen der einen oder anderen wurden positive oder negative Intraklasskorrelationen gefunden. Da alle drei Korrelationen mit zunehmendem Bestandesalter verändert werden können, sind auch die Entwicklungen der Intraklasskorrelationen mit dem Alter nicht immer eindeutig.

Eine auf einem sehr vereinfachten Modell basierende Simulationsstudie über die Beeinflussung der Varianz der Mittel von Parzellen verschiedener Grösse zeigte den Einfluss der Grösse des Koeffizienten für Konkurrenzkorrelation. Bei geringen Werten waren im untersuchten Bereich die Varianzen der Parzellenmittel durchweg grösser, bei höheren zunächst kleiner, um mit wachsender Parzellengrösse wiederum grösser zu werden als die bei fehlender Konkurrenz zu erwartenden.

Mittlere bis grössere Parzellen dürften bei Beachtung aller Kostenfaktoren für langfristige Versuche mit Forstpflanzen am vorteilhaftesten sein. Statt über kleinere Parzellen sollte man bei solchen Versuchen tragbare Versuchsfehler durch Wahl kleinerer Blocks anstreben.

Feldversuche mit »Sorten» o.dgl. von Pflanzenarten müssen die Verhältnisse in geschlossenen Pflanzenbeständen simulieren, wenn ihr Ziel ein Ertragsvergleich der Sorten ist, die im betreffenden Versuch durch repräsentative Stichproben vertreten sind. Das ist nicht bei allen Feldversuchen der Fall, denn oft gilt es, Zuchtwerte, Kombinationseignungen u.ä. von Individuen, Linien u.a. zu prüfen. Dabei werden meist Familien von Vollgeschwistern, Halbgeschwistern

oder Individuen anderer Verwandtschaftsgrade verwendet, die speziell für Versuchszwecke hergestellt wurden, jedoch nicht für eine direkte praktische Verwendung bestimmt sind. Von den besonderen Problemen, die bei Versuchen des letztgenannten Typs entstehen, wollen wir absehen und fragen, wie man optimale Teilstückgrössen für Versuche der erstgenannten Kategorie herleiten kann. Diese Frage ist für Forstpflanzenzüchter und Herkunftsforscher, aber auch für Ertragskundler, von besonderer Bedeutung, denn Feldversuche mit Waldbäumen sind langwierig und teuer in Anlage, Pflege und Unterhaltung. Es hat deshalb nicht an Versuchen gefehlt, Versuchsanlagen mit Waldbäumen zu optimalisieren. Dabei stand am Anfang natürlich die Frage nach der optimalen Versuchseinheit, der Versuchsparzelle (CONCLE 1963, STRAND 1956, WRIGHT and FREELAND 1958 u.a.).

In Versuchen mit ein- oder mehrjährigen Kulturpflanzen der Landwirtschaft oder des Gartenbaues (von Obstsorten u.ä. einmal abgesehen, bei denen noch andere Dinge mit hereinspielen) kann man in der Regel schon bei Versuchsparzellen von wenigen Quadratmetern Grösse annehmen, dass sie die in geschlossenen Reinbeständen der Sorten zu erwartenden Verhältnisse hinreichend genau widerspiegeln. Allenfalls sind hier die Parzellenränder als Fehlerquellen interessant, an denen Nachbarschaftseffekte oder Randwirkungen entstehen, oder wie man es sonst genannt hat. Ursache dieser Fehlermöglichkeiten ist in allen Fällen die an den Parzellenrändern andersartige Konkurrenzsituation: während im Parzelleninneren jede Pflanze mit anderen der gleichen Sorten konkurriert, konkurrieren die Randpflanzen auch mit Pflanzen der auf den Nachbarparzellen stehenden Sorten. Der Grad der Verzerrung des Ertrags von kleineren Parzellen gegenüber einem Ausschnitt aus einem Reinbestand hängt von der Grösse der Parzellen und den genetisch bedingten Differenzen zwischen den Konkurrenzeigenschaften im Versuch benachbarter Sorten ab. In forstlichen Versuchen ist es üblich, durch Isolierstreifen aus sorteneigenem Material für den Parzellenkern Verhältnisse zu schaffen, die denen eines Ausschnitts aus einem grösseren Reinbestand der betreffenden Sorten entsprechen. Von diesen Isolierstreifen soll zunächst abgesehen werden: wir wollen unsere Frage beschränken auf die nach der optimalen Grösse des Parzellenkerns.

Um einen Pflanzenbestand hinreichend zu beschreiben, benötigt man die folgenden Statistiken:

1. Den Mittelwert des interessierenden Merkmals über den Bestand,
2. die Streuung des Merkmals und evtl. andere seine Verteilung charakterisierende Statistiken,
3. die Individuenzahl je Flächeneinheit,

*) Aus dem Lehrstuhl für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung der Forstlichen Fakultät der Georg-August-Universität Göttingen, Hann. Münden, und dem Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung in Schmalenbeck der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft, Reinbek.

4. eine oder mehrere Statistiken zur Charakterisierung der Verteilung der Individuen über die Fläche (in der Regel ein Mass für die Abweichung von der Zufallsverteilung in Richtung auf regelmässige oder geklumpte Verteilung),
5. die Korrelation zwischen benachbarten Pflanzen, die
   a) positiv sein können als Folge zonierter Boden oder Dichtstandsvariation oder
   b) negativ als Folge von Konkurrenz.

In Beständen mit regelmässiger Verteilung der Pflanzen sind die Verhältnisse natürlich noch relativ übersichtlich.

Hier kann jede Pflanze zu einer bestimmten Zahl benachbarter Pflanzen mit bestimmten Abständen in Beziehung gesetzt werden. Die Effekte der Dichtstandvariation entfallen, lediglich Boden- und Konkurrenzkorrelationen bleiben übrig. Die meisten Arbeiten über Konkurrenzkorrelationen zwischen Nachbarn beschäftigen sich denn auch mit regelmässigen Beständen, und es gibt Näherungsverfahren, die entweder eine getrennte Einschätzung der Konkurrenzkorrelation zulassen (Mead 1967 u.a.) oder Schätzwerte für beide Korrelationen liefern (Sakai und Mukaide 1967). Leider ist die Verteilung der Stämme in älteren Waldbeständen nie regelmässig. Es ist deshalb versucht worden, Näherungen zu finden, die diese Schwierigkeit umgehen (Brown 1965, Kennel 1966, Newnham 1966, Stern 1966, 1968, Jack 1967). Am weitesten geht zweifellos die Aufteilung der Variationsursachen von Sakai und Mukaide, doch bleibt bei ihrer Methode leider zunächst noch die Dichtstandvariation unberücksichtigt, schliesslich ist die Anwendung ihres Verfahrens nur möglich, wenn die sogenannte »empirische Regel» von Fairfield Smith und die Voraussetzungen für das Konkurrenzmodell von Sakai (1955, 1961) erfüllt sind. Erstere setzt voraus, dass die Bodenkorrelationen durch das Regressionsmass b in der Beziehung

$$V_{\bar{x}} = V_x / n^b$$

beschrieben werden können (Diskussion hierzu bei Matèrn 1960), während das Konkurrenzmodell von Sakai solche Annahmen enthält wie Ausgleich von Gewinn und Verlust konkurrierender Pflanzen, Additivität der Konkurrenzeffekte aller Konkurrenten einer Pflanze u.a.. Zutreffen der »empirischen Regel» von Fairfield Smith war auch Voraussetzung der Optimalisierungsversuche von Concle (1963), Wright and Freeland (1958) u.a.

Im folgenden soll versucht werden, an Hand von auf 18 Versuchsflächen mit Kiefern und Fichten erhaltenen Zahlen die Entwicklung der Intraklasskorrelationen der Durchmesser in 1,3 m Höhe mit dem Alter und bei verschiedenen Parzellengrössen zu verfolgen. Die Flächen sind permanente Ertragsprobeflächen der schwedischen und hessischen forstlichen Versuchsanstalten und wurden dem Verfasser freundlicherweise von den Herren Leitern beider

Anstalten zur Verfügung gestellt. Sie sind näher beschrieben bei Stern (1966).

Anschliessend werden einige Ergebnisse von Simulationsstudien vor dem Hintergrund der gleichen Fragestellung diskutiert werden.

INTRAKLASSKORRELATIONEN DER DURCHMESSER IN BRUSTHÖHE AUF VERSUCHSFLÄCHEN MIT KIEFERN UND FICHTEN.

In den Tabellen 1—4 sind die Intraklasskorrelationen für 4 der 19 Flächen angegeben. Jede Fläche ist ungefähr 0,25 ha gross und wurde für den vorliegenden Zweck in je 4, 9 usw. bis 100 gleich grosse Parzellen zerlegt. Dann wurde

Tabelle 1 — Versuchsfläche Kiefer 5 I (Intraklasskorrelation)
Taulukko 1 — Mäntykoeala 5 I (luokkien sisäinen korrelaatio)

Alter *Ikä*	Teilung — Ruutukoko							
	2 × 2	3 × 3	4 × 4	5 × 5	6 × 6	7 × 7	8 × 8	9 × 9
52	+0.0359	+0.0570	+0.0658	+0.0796	+0.0810	+0.0952	+0.1286	+0.0884
57	+0.0422	+0.0590	+0.0680	+0.0817	+0.0877	+0.0992	+0.1476	+0.0983
62	+0.0388	+0.0552	+0.0607	+0.0738	+0.0799	+0.0916	+0.1377	+0.0903
67	+0.0266	+0.0430	+0.0435	+0.0595	+0.0680	+0.0729	+0.1161	+0.0751
72	+0.0119	+0.0250	+0.0274	+0.0381	+0.0477	+0.0457	+0.0816	+0.0746
77	+0.0043	+0.0179	+0.0227	+0.0352	+0.0531	+0.0365	+0.0701	+0.0488
82	+0.0032	+0.0059	+0.0029	+0.0204	+0.0412	+0.0121	+0.0427	+0.0214
87	+0.0089	+0.0130	+0.0042	+0.0319	+0.0341	+0.0149	+0.0573	+0.0358
92	—0.0003	+0.0232	+0.0054	+0.0413	+0.0262	+0.0105	+0.0518	+0.0222
97	—0.0012	+0.0365	+0.0059	+0.0604	+0.0508	+0.0259	+0.0742	+0.0221
102	—0.0020	+0.0337	+0.0028	+0.0554	+0.0475	+0.0202	+0.0623	+0.0128
107	—0.0054	+0.0310	—0.0046	+0.0476	+0.0392	+0.0007	+0.0288	—0.0191

Tabelle 2 — Versuchsfläche Kiefer 5 III (Intraklasskorrelation)
Taulukko 2 — Mäntykoeala 5 III (luokkien sisäinen korrelaatio)

Alter *Ikä*	Teilung — Ruutukoko							
	2 × 2	3 × 3	4 × 4	5 × 5	6 × 6	7 × 7	8 × 8	9 × 9
52	+0.0657	+0.0558	+0.0776	+0.0798	+0.1037	+0.0591	+0.1023	+0.1291
57	+0.0563	+0.0467	+0.0638	+0.0645	+0.0878	+0.0426	+0.0751	+0.1114
62	+0.0420	+0.0280	+0.0625	+0.0692	+0.1059	+0.0393	+0.0882	+0.1017
67	+0.0312	+0.0188	+0.0531	+0.0829	+0.1357	+0.0675	+0.0926	+0.1372
72	+0.0095	—0.0016	+0.0242	+0.0499	+0.1238	+0.0137	+0.0362	+0.1165
77	+0.0090	+0.0056	+0.0346	+0.0351	+0.0923	—0.0072	+0.0384	+0.0885
82	+0.0103	+0.0116	+0.0275	+0.0551	+0.0755	—0.0076	+0.0249	+0.0824
87	+0.0228	+0.0334	+0.0405	+0.0529	+0.0298	+0.0299	+0.0156	+0.0771
92	+0.0209	+0.0235	+0.0102	+0.0389	+0.0594	—0.0162	—0.0124	+0.0909
97	—0.0027	—0.0223	—0.0363	—0.0322	+0.0235	—0.0996	—0.0778	+0.1642
102	—0.0119	—0.0174	—0.0466	—0.0456	+0.0724	—0.0137	+0.0551	+0.2261
107	+0.0050	+0.0133	—0.0199	—0.0811	+0.0629	—0.0507	+0.0397	+0.1422

Tabelle 3 — Versuchsfläche Kiefer 27 I (Intraklasskorrelation)
Taulukko 3 — Mäntykoeala 27 I (luokkien sisäinen korrelaatio)

Alter *Ikä*	Teilung — Ruutukoko							
	2 × 2	3 × 3	4 × 4	5 × 5	6 × 6	7 × 7	8 × 8	9 × 9
31	+0.0066	+0.0177	+0.0101	+0.0061	+0.0152	+0.0081	+0.0046	+0.0268
36	+0.0023	+0.0155	+0.0086	+0.0000	+0.0136	+0.0066	—0.0046	+0.0135
41	+0.0049	+0.0099	+0.0216	+0.0045	+0.0286	—0.0167	—0.0082	+0.0214
46	+0.0105	+0.0211	+0.0391	+0.0107	+0.0362	—0.0430	—0.0228	—0.0010
51	+0.0211	+0.0234	+0.0396	+0.0120	+0.0432	—0.0367	—0.0136	—0.0156
56	+0.0144	+0.0233	+0.0294	—0.0015	+0.0514	—0.0292	—0.0409	—0.0251
61	—0.0014	+0.0085	+0.0027	+0.0441	+0.0096	—0.0661	—0.1015	—0.0667
66	—0.0027	+0.0211	+0.0122	—0.0518	+0.0181	—0,0815	—0.1132	—0.0218
71	—0.0024	+0.0003	—0.0066	—0.0471	—0.0104	—0.0883	—0.0808	—0.0605
76	—0.0067	—0.0245	—0.0386	—0.0788	—0.0528	—0.1004	—0.1658	—0.0376

Tabelle 4 — Versuchsfläche Kiefer 547 III (Intraklasskorrelation)
Taulukko 4 — Mäntykoeala 547 III (luokkien sisäinen korrelaatio)

Alter *Ikä*	Teilung — Ruutukoko							
	2 × 2	3 × 3	4 × 4	5 × 5	6 × 6	7 × 7	8 × 8	9 × 9
29	+0.0028	—0.0038	+0.0076	—0.0010	—0.0143	—0.0105	—0.0143	—0.0048
34	+0.0005	—0.0040	+0.0025	—0.0050	—0.0152	—0.0126	—0.0167	—0.0131
39	+0.0086	—0.0050	+0.0059	—0.0050	—0.0086	—0.0127	—0.0261	+0.0074
44	+0.0113	—0.0028	+0.0120	+0.0075	—0.0007	—0.0092	—0.0333	+0.0486
49	+0.0191	—0.0091	+0.0096	+0.0028	—0.0092	—0.0283	—0.0442	+0.0549
54	+0.0218	—0.0068	+0.0087	—0.0018	—0.0052	—0.0291	—0.0421	+0.0475
59	+0.0260	—0.0143	—0.0042	—0.0286	—0.0255	—0.0567	—0.0681	+0.0336
64	+0.0293	—0.0115	+0.0314	—0.0308	—0.0296	—0.0493	—0.0587	+0.0344

für jede Teilung eine Streuungszerlegung gerechnet, die auch zur Herleitung der Varianzkomponenten verwendet wurde. Die Zahlen entstammen der Zusammenstellung in einer Diplomararbeit von MUHS (1968).

Positives Vorzeichen einer Intraklasskorrelation deutet auf überwiegend positive Korrelationen (hier nicht zu unterscheiden ob Boden- oder Dichtstandkorrelationen), negatives auf überwiegend negative Konkurrenzkorrelation. Entsprechend der komplexen Ursachen ist das Bild nicht überall das gleiche. Verfolgt man etwa die Entwicklung auf einer Fläche bei gleicher Teilung mit zunehmendem Alter, so findet man häufig mit zunehmendem Alter abnehmende Korrelation. Die Bodenunterschiede verlieren hier offenbar an Bedeutung, wahrscheinlich als Folge zunehmender Erschliessung des Wurzelraums durch die einzelnen Bäume und damit zunehmend ausgeglichener Ernährung. Das ist z.B. der Fall bei der Fläche 5 I (Kiefer, Tab. 1). Häufig ist auch zunehmende Korrelation bei kleiner werdenden Parzellen (Beispiel Tab. 1), auch dies

entspricht der Erfahrung vieler Versuchsansteller: mit kleiner werdenden Parzellen werden die Unterschiede zwischen den Parzellen grösser, innerhalb der Parzellen kleiner.

Jedoch gilt dies meist nur für Messungen in jüngerem Alter, nach Beginn intensiver Konkurrenz können die Verhältnisse anders werden, die Bodenkorrelationen werden zunehmend durch die negativen Konkurrenzkorrelationen überdeckt. Besonders deutlich ist dies z.B. bei der Fläche 27 I (Kiefer, Tab. 3). Hier steigt der zahlenmässige Wert der (negativen) Intraklasskorrelation mit abnehmender Parzellengrösse; Ursache ist zunehmende Streuung innerhalb der Parzellen als Folge der negativen Konkurrenzkorrelation.

Dies sind nun aber keineswegs allgemein zu beobachtende Verhältnisse. So gewinnen z.B. auf der Fläche Kiefer 547 III (Tab. 4) bei den grössten Parzellen die Bodenunterschiede zunehmend an Bedeutung, wie man es etwa in Hanglagen erwarten sollte, während umgekehrt bei den kleinsten Parzellen die negative Korrelation zunehmend überwiegt. Auch das ist natürlich möglich, wenn man die Komplexität des Hintergrundes unserer Tabellen in Betracht zieht. Jedes einzelne Resultat wird ja durch alle drei Ursachen mitbestimmt. Noch dazu dürften die Effekte aller drei Ursachen mit zunehmendem Alter verschieden verändert werden können. Bodenkorrelationen etwa können an Bedeutung verlieren oder gewinnen, Dichtstandkorrelationen mögen neu entstehen (etwa nach Schneebruch oder Sturmschaden) und dann wieder ausgeglichen werden, wobei gleichzeitig auch die Konkurrenzkorrelationen mit verändert werden. Die Tabellen sollten also von vornherein mehr eine Vielfalt von Möglichkeiten als durchgehende »Gesetzmässigkeiten» zeigen.

Eine der Folgerungen aus der empirischen Regel von Fairfield Smith ist eine lineare Beziehung nach logarithmischer Transformation zwischen Parzellengrösse und Varianz der Parzellenmittel:

$$\log V_{\bar{x}} = \log V_{\bar{x}} - b \log n.$$

Es kann nicht erwartet werden, dass sie bei gleichzeitigem Vorhandensein aller drei Korrelationsursachen immer erfüllt ist, selbst dann nicht, wenn die Bodenkorrelationen, für deren Beschreibung sie ja gedacht ist, ihr genügen würden. In Tab. 5 ist das Ergebnis einer Regressionsanalyse angegeben, die zeigt, dass es signifikante Abweichungen von der Linearität gibt. Erst nach Einführen eines quadratischen Gliedes erhält man befriedigenden Ausgleich der Beobachtungen durch die Regressionslinie (in Tab. 5 sind die F-Werte angegeben, die für lineares, quadratisches und kubisches Glied erhalten wurden).

Betrachtet man die Entwicklung der Varianzkomponenten für »innerhalb der Parzellen» innerhalb der Altersstufen, so findet man wiederum und erwartungsgemäss ganz verschiedene Verhältnisse. In Tab. 6 und 7 sind zwei Beispiele angegeben. Im ersteren Fall nimmt die Streuung innerhalb der Parzellen mit zunehmender Parzellengrösse zu *(b'* ist der Regressionskoeffizient), wie es bei

Tabelle 5 — Fichte A, Regressionsanalyse der V_{PM} (logarithmisch)
Taulukko 5 — Kuusi A, V_{PM} :n regressioanalyysi (logaritminen)

Alter — *Ikä*	F_1	F_2	F_3
35	334.207***	37.141***	0.394
40	324.626***	39.750***	1.813
45	681.772***	78.288***	0.541
50	282.347***	27.100**	0.003
55	503.537***	54.036***	1.656

Tabelle 6 — Kiefer 5 III, Regressionsanalyse der VK_{iP}
Taulukko 6 — Mänty 5 III, VK_{iP}:n regressioanalyysi

Alter — *Ikä*	b'
52	+0.016
57	+0.011
62	+0.017
67	+0.035
72	+0.026
77	+0.019
82	+0.010
87	+0.017
92	+0.033
97	+0.029
102	+0.081
107	+0.065

Tabelle 7 — Kiefer 27 I, Regressionsanalyse der VK_{iP}
Taulukko 7 — Mänty 27 I, VK_{iP}:n regressioanalyysi

Alter — *Ikä*	b'
31	+0.001
36	—0.001
41	—0.007
46	—0.016
51	—0.018
56	—0.025
61	—0.039
66	—0.042
71	—0.047
76	—0.044

überwiegender Bodenkorrelation zu erwarten ist. Gleichzeitig findet man zunehmende Bedeutung der Bodenkorrelationen mit zunehmendem Alter (vgl. Tab. 2). In Tab. 7 findet man den entgegengesetzten Fall. Hier ist *b'* negativ und wird deutlicher mit zunehmendem Alter, was bei überwiegender und mit dem Alter zunehmender Konkurrenzkorrelation zu erwarten ist (über die Beziehungen zwischen den Varianzkomponenten der Streuungszerlegung und das Korrelationsmass *b* aus der empirischen Regel von Fairfield Smith siehe Shrikande 1957).

Auf die Ergebnisse hierzu aus den Zahlen der anderen Flächen soll verzichtet werden. Es mag der Hinweis genügen, dass selbstverständlich auch hier sehr verschiedene Verhältnisse vorliegen können.

ERGEBNISSE EINER SIMULATIONSSTUDIE ÜBER DIE ENTWICKLUNG DER VARIANZ VON PARZELLENMITTELN ALS FOLGE VON KONKURRENZ.

In Versuchen, in denen die Ergebnisse nicht durch Konkurrenz beeinflusst waren, sei es, dass sie vor Eintritt der Konkurrenz gemessen wurden oder mit Parzellen ausgestattet waren, die ausreichten, um Konkurrenzeffekte vernachlässigen zu können, hat man den Einfluss der Bodenkorrelationen eingehend untersuchen und fast immer die Gültigkeit der empirischen Regel von Fairfield Smith bestätigen können. Es wäre gut, auch einmal den Einfluss der Konkurrenzkorrelationen unabhängig von den beiden anderen Korrelationsursachen untersuchen zu können, doch ist dies im Feld nicht möglich. Wir haben deshalb Bestände mit Konkurrenz, aber ohne Dichtstands- und Bodenvariation simuliert, wie dies vorher Singh (1967) getan hat.

Dabei gingen wir davon aus, dass die Konkurrenzeffekte ausschliesslich genetisch bedingt seien und jeder Genotyp zwei Konkurrenzeigenschaften besitzt: eine aktive, Konkurrenzwirkung genannt, und eine passive, Konkurrenzeignung genannt (Stern 1965). Weiter wurde angenommen, dass jede Pflanze nur mit ihren vier direkten Nachbarn in Konkurrenz tritt, und dass deren Konkurrenzwirkungen additiv sein sollen. Schliesslich wurde vorausgesetzt, dass es in der Population nur einen einzigen spaltenden Genlocus gibt mit nur zwei Allelen, die »pleiotrop» beide Konkurrenzeigenschaften beeinflussen. Die Population besteht dann aus drei Genotypen, deren Häufigkeiten bei Annahme von Zufallspaarung nur von den Häufigkeiten der beiden Allele bestimmt wird. Sie kann durch einen einfachen Satz von Parametern definiert werden:

die Genhäufigkeiten *p* und 1-*p*,
Konkurrenzwirkungen der drei Genotypen,
Konkurrenzeignungen der drei Genotypen

(Näheres hierzu bei Stern 1964). Variiert man die drei Parameter, so kann man Populationen mit verschiedenen mittleren Konkurrenzkorrelationen *r* simulieren.

Hierbei wurden die drei »Genotypen» entsprechend der Häufigkeit *p* zufallsmässig auf die »Pflanzplätze» eines quadratischen »Feldes» von 34×34 Pflanzplätzen Grösse verteilt. Dann berechnete das Rechengerät für jede der 32 × 32

Pflanzen im Parzellenkern die »phänotypischen» Werte, indem es die vorgegebenen Konkurrenzwirkungen und -eignungen berücksichtigte. Schliesslich berechnete es die mittleren Konkurrenzkorrelationen für jeden Fall aus je 10-maliger Wiederholung. Man kann den gleichen Wert für *r* aus ganz verschiedenen Kombinationen der drei Parameter erhalten. Wir haben deshalb für unsere Zwecke nochmals Mittelwerte über verschieden zustandegekommene »Bestände» mit gleichem *r* gerechnet. Das Ergebnis ist in Tab. 8 angegeben.

Man findet dort, dass die Varianz der Parzellenmittel (1 × 1, 2 × 2 . . . bis 10 × 10 Pflanzen je Parzelle) bei verschiedenen Werten der Konkurrenz-

Tabelle 8 — Varianzen der Mittel von Parzellen verschiedener Grösse bei verschieden straffer Korrelation zwischen Nachbarn (eine Pflanze und vier Nachbarn)
Taulukko 8 — Erisuuruisten ruutujen keskiarvojen varianssi eriasteisella korrelaatiolla naapurikasvien välillä (yksi kasvi ja neljä naapuria)

Parzellen-grösse Ruutu-koko	r = 0	r = —0.1	r = —0.2	r = —0.3	r = —0.4	r = —0.5	r = —0.6
1 × 1	1 000.000	1 000.000	1 000.000	1 000.000	1 000.000	1 000.000	1 000.000
2 × 2	249.999	286.995	253.027	186.243	1 46.799	101.852	123.465
3 × 3	111.111	178.773	166.592	124.822	89.297	62.540	92.714
4 × 4	62.500	128.499	114.040	90.294	48.723	47.263	60.868
5 × 5	40.000	92.616	83.800	64.650	34.001	33.562	41.423
6 × 6	27.777	52.742	53.128	46.542	26.239	25.255	31.183
7 × 7	20.408	45.447	43.173	35.260	20.895	17.032	21.805
8 × 8	15.625	28.586	33.433	27.632	17.169	15.238	15.715
9 × 9	12.345	26.375	31.297	22.627	23.668	12.211	29.208
10 × 10	10.000	32.744	32.682	21.582	12.663	13.255	14.508
Vx *		2 059.260	1 797.278	1 633.998	872.968	930.452	786.630

*) um eine einheitliche Bezugsgrösse zu erhalten, wurden die Varianzen der 1 × 1 Parzellen = 1 000.000 gesetzt — *yhtenäisen vertailuperusteen saamiseksi annettiin 1 × 1 -ruuduille arvo 1 000.000*

korrelation *r* verschieden von der bei fehlender Konkurrenz aber gleicher Streuung der Individuen zu erwartenden abweicht. Interessanterweise sind bei den beiden geringsten Korrelationen (r = —0,1 und —0,2) die Varianzen der kleinsten Parzellen grösser als bei fehlender Konkurrenz erwartet. Bei höheren Konkurrenzkorrelationen fallen sie erheblich unter den Erwartungswert ab. Die Entwicklung scheint systematisch zu sein: zu hohe Varianzen der Parzellenmittel im gesamten untersuchten Bereich bei geringer Konkurrenzkorrelation, zunehmend zu kleine Werte bei kleinen Parzellen und wachsender Konkurrenzkorrelation, aber auch hier zu hohe Werte bei den grösseren Parzellen, wobei die Überschneidungen zwischen der bei fehlender Konkurrenz zu erwartenden

Kurve mit der bei Konkurrenz erhaltenen zunehmend in den Bereich grösserer Parzellen rücken. Die empirische Regel von Fairfield Smith gilt hier nicht, die Regressionslinien im doppelt logarithmischen Netz sind Kurven verschiedener Form mit starkem Abfall im Bereich der kleinsten Parzellen bei höheren Konkurrenzkorrelationen.

Man kann daraus folgern, dass die im vorhergehenden Abschnitt besprochenen Intraklasskorrelationen bei verschiedenen Konkurrenzkorrelationen ganz verschieden beeinflusst werden. Abweichungen von der systematischen Entwicklung über die Parzellengrössen sind demnach auch schon allein aus den Konkurrenzkorrelationen selbst möglich, also auch ohne Überlagerungen durch die beiden anderen Korrelationen.

Die Konkurrenzkorrelationen in Beständen sowohl der Kiefer als auch der Fichte dürften nach früheren Untersuchungen der gleichen Bestände bei r = —0,5 oder —0,6 liegen. Demnach wären die beiden letzten Spalten der Tabelle 8 für Vergleichszwecke am besten geeignet. Man kann daraus natürlich nicht ableiten, wie gross nun die optimalen Parzellen oder besser Parzellenkerne sein sollten. Aber man sieht, dass die Kurven etwa von der Parzellengrösse 4 × 4 ab der für den Fall ohne Konkurrenz berechneten ziemlich ähnlich sind. Kleinere Parzellen dürften kaum lohnen, da sie einen sehr hohen Anteil an Isolierstreifen benötigen, so wären etwa bei nur einer Isolierreihe notwendig in % der Versuchsfläche:

1 × 1	89 %
2 × 2	75 %
3 × 3	64 %
4 × 4	56 %
5 × 5	49 %
6 × 6	44 %
7 × 7	40 %
8 × 8	36 %
9 × 9	33 %
10 × 10	31 %

Die Zahlen zeigen, wie erheblich gerade bei kleineren Parzellengrössen Feldversuche, die bis in höhere Altersstufen beobachtet werden sollen, durch Isolierstreifen verteuert werden. Das spricht sicherlich für die Wahl nicht zu kleiner Parzellen, selbst wenn sich dann die Bodenvariation stärker auf den Versuchsfehler auswirken sollte. Man sollte deshalb versuchen, über die Verkleinerung der Blockgrösse statt über die Wahl kleiner Parzellen zu tragbaren Versuchsfehlern zu gelangen.

Ehe wir uns ein klareres Bild über die wirklich optimale Parzellengrösse in solchen Fällen machen können, bedarf es jedoch weiterer Untersuchungen, in denen Boden-, Dichtstands- und Konkurrenzvariation zusammen untersucht werden. Hierfür werden in erster Linie neue Modelle benötigt, die es erlauben, alle Informationen getrennt zu erhalten und danach für Zwecke der Kostenrechnung zu kombinieren. Das von SAKAI und MUKAIDE (1967) angegebene Verfahren liefert sicherlich nur eine erste Näherung und ist noch mit einigen, vielleicht erheblichen Unsicherheiten belastet, aber es stellt zumindest einen Anfang dar, und es sollte möglich sein, ausser Boden- und Konkurrenzvariation auch noch die Dichtstandvariation darin zu berücksichtigen, vielleicht in der von BROWN (1965) und JACK (1967) angegebenen Weise.

Hingegen scheint es fraglich, ob Versuche, wie die von KENNEL (1966), BROWN and GODDARD (1961), viel zur Lösung unserer Frage beitragen werden. Diese Feststellung soll natürlich den auf anderem Gebiet zu suchenden Verdienst dieser Arbeiten nicht infrage stellen. Sie stellen Versuche dar, aus bestimmten Merkmalen einer Pflanze und ihrer Konkurrenten, wie Kronenvolumen u.dgl. auch Korrelationen zwischen Nachbarn bzw. die Wachstumsleistungen einzelner Pflanzen besser zu erklären. Es ist jedoch in keinem Fall festzustellen, ob etwa das grössere Kronenvolumen eines Baumes auf mangelnde Konkurrenzwirkungen der Nachbarn oder auf überlegene Konkurrenzeignung des Baumes zurückführen ist. Werden diese Methoden bei der Auswahl von Plusbäumen eingesetzt, so gilt das gleiche Argument, und es kann weiter eingewendet werden, dass eine solche Schätzung der Konkurrenzeignung (hier identisch mit dem genotypischen Wert) immer nur für bestimmte, populationstypische Konkurrenzsituationen gelten kann. Nach Auslese aber sind selbstverständlich auch die Häufigkeiten der Konkurrenzsituationen innerhalb der Population verändert.

LITERATURVERZEICHNIS

BROWN, C.C. L. and GODDARD, R. E.: Silvical 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.

CONCLE, M. T.: The determination of experimental plot size and shape in Loblolly and Slash pine. North Car. St. Coll., School of For. Tech. Rep., 1963

JACK, W. H.: Single tree sampling in even-aged plantations for survey an experimentation. Papers 14 IUFRO Congr., Munich, 4, 379—403, 1967

KENNEL, R.: Soziale Stellung, Nachbarschaft und Zuwachs. Forstw. Centralbl., 85, 241—250, 1966

MATÉRN, B.: Spatial variation. Medd. Stat. Skogsf. Inst. 4, H. 5, 1960

MEAD, R.: A mathematical model for estimation of interplantcompetition. Biometrics 23, 189—206, 1967

MUHS, H. J.: Die Intraklasskorrelation in gleichaltrigen Kiefern- und Fichtenbeständen unter Berücksichtigung der Altersentwicklung. Dipl.-Arb. Lehrstuhl für Weltforstwirtschaft, Univ. Hamburg, 1968

NEWNHAM, R. M.: Stand structure and tree growth in a Red Pine stand. Bi Monthly Res. Notes, Dep. of For. Canada, 1966

SAKAI, K. I.: Competition in plants and its relation to selection. Cold Spring Harb. Symp. 20, 137—157, 1955

SAKAI, K. I.: Competitive ability in plants: its inheritance and related problems. Mech. in Biol. Comp., Symp. Soc. Exp. Biol. Cambr. 15, 245—263, 1961

SAKAI, K. I. and MUKAIDE, H.: Estimation of genetic, environmental and competitional variances in standing forests. Silvae Genetica 16, 149—152, 1967

SHRIKANDE, V. J.: Some considerations in designing experiments on coconut trees. J. Ind. Soc. Agr. Stat. 9, 82—99, 1957

SINGH, K. D.: Vollständige Varianzen und Kovarianzen in Pflanzenbeständen III. Ztschr. Pflanzenz. 57, 189—253, 1967

STERN, K.: Vollständige Varianzen und Kovarianzen in Pflanzenbeständen I. Silvae Genetica 14, 87—91, 1965

STERN, K.: Vollständige Varianzen und Kovarianzen in Pflanzenbeständen II. Silvae Genetica 15, 6—11, 1966

STERN, K.: Vollständige Varianzen und Kovarianzen in Pflanzenbeständen IV. Der Züchter (im Druck), 1968

STRAND, L.: Plot sizes in field trials. Ztschr. Forstgen. 4, 156—162, 1956

WRIGHT, J. W. and FREELAND, F. D.: Plot size in Forest genetic research. Pap. Mich. Ac. Sci. Arts and Letters, 1958

SUMMARY: SOME CONSIDERATIONS ON OPTIMAL PLOT SIZE IN FIELD EXPERIMENTS WITH FOREST TREES

18 permanent sample subplots of the Swedish and the Hassian Forestry Institute, each measured in equal intervals for several decades, were divided into subplots of different size. An analysis of variance was calculated for every set of subplot sizes. The development of intraclass-correlations over years and over different sizes of subplots could be explained if three different correlations were assumed: soil-correlation, correlation from irregular distribution of the trees, and correlation resulting from competition. Intraclass-correlations were positive or negative depending on dominance of one or two of these correlations.

An explanatory simultation study of competitional variance showed the effect of the degree of competitional correlation on the variance of means of subplots of different sizes. If this coefficient was small, all variances of subplots means within the range investigated became larger than expected in experiments without competition, with larger coefficients the variances of means of the smaller subplots became smaller, those of larger subplots larger than expected.

Plots of medium or larger size are probably optimal for longterm experiments with forest trees, if all sources of costs in such experiments are taken into account.

LYHENNELMÄ: OPTIMAALISESTA KOEALANKOOSTA METSÄPUITA KOSKEVISSA KENTTÄKOKEISSA

Tutkimuksen aineisto kerättiin 18:lta noin 0.25 ha:n kokoiselta, Ruotsin sekä Hessenin metsäntutkimuslaitoksen hallinnassa olevalta kestokoealalta, joilla puustonmittauksia on suoritettu jo usean vuosikymmenen ajan. Koealat

jaettiin tutkimusta varten erikokoisiin ruutuihin. Eri ruutukokoa edustavista koealasarjoista saatu aineisto käsiteltiin varianssianalyysillä. Lisääntyvän iän ja kasvavan koealankoon luokkien sisäisen korrelaation kehitys voitiin selittää seuraavan kolmen, oletetun korrelaatiotekijän avulla: maapohja, tiheys ja kilpailu. Riippuen siitä, mikä tai mitkä näistä korrelaatiotekijöistä olivat vallitsevia, saatiin joko positiivinen tai negatiivinen luokkien sisäinen korrelaatio. Kun kaikki kolme korrelaatiota saattavat muuttua metsikön iän kasvaessa, ei luokkien sisäisen korrelaationkaan kehitys iän mukana ole aina yksiselitteinen.

Suuressa määrässä yksinkertaistettuun malliin perustuva simultaatiotutkimus erikokoisten ruutujen keskiarvojen varianssin vaikutuksesta osoitti kilpailutekijän vaikutuksesta syntyvän korrelaation kertoimen suuruudella olevan vaikutusta. Pienillä arvoilla oli keskiarvojen varianssi suurempi, vähän suuremmilla arvoilla pienempi ja vielä suuremmilla koealankoon arvoilla jälleen suurempi kuin kilpailun puuttumisen johdosta odotettavissa olleet arvot.

Pitkäaikaisissa, metsäkasvillisuutta koskevissa kokeissa lienee kustannustekijät huomioonottaen edullisinta käyttää keskikokoa olevia tai suurehkoja koealoja.