

DER ZÜCHTER

23. BAND

1953

HEFT 1/2

(Deutsche Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin, Institut für Forstwissenschaften, Eberswalde, Zweigstelle für Forstpflanzenzüchtung in Waldsiedersdorf.)

Methodik der vergleichenden Beurteilung von nach der Langparzellenmethode angelegten Kieferneinzelstammsaaten.

Von K. STERN.

Mit 13 Textabbildungen.

Die folgende Arbeit ist unter Verwendung des bereits in einer vom gleichen Verfasser der Forstl. Fakultät Eberswalde eingereichten Dissertation (1951) dargestellten Materials geschrieben worden. Verfasser ist Herr Dr. O. SCHRÖCK, dem Leiter der Zweigstelle sowie Herrn Professor Dr. A. SCAMONI zu Dank verpflichtet für Überlassung des Materials und frdl. Ratschläge. Es sind lediglich Fragen der Beurteilung und Prognose der Wüchsigkeit untersucht worden, andere Eigenschaften wie Stammform, Beastung usw. blieben außer Betracht. Entsprechend den beiden Aufgaben der Feststellung der zum Zeitpunkt der Messung gültigen Ergebnisse und der Prognose des weiteren Verlaufes der Entwicklung, wird ausdrücklich die Beurteilung eines statistischen Querschnittes von der Beurteilung der Dynamik unterschieden.

A. Beurteilung eines Querschnittes.

Die Anlage der Versuche nach der Langparzellenmethode bestimmt hier die Art des Vorgehens. Man findet die statistische Sicherung (Überschreitungswahrscheinlichkeit) in der allgemein üblichen Weise. Die gefundenen Ergebnisse über die Art der Verteilung, wie Schiefe der Verteilung, Mehrgipfligkeit usw. stimmen mit den von MÜNCH (1948) an Fichten-nachkommenschaften gefundenen weitgehend überein. Es genügt deshalb, die Unterschiede des gewählten Verfahrens und der Ergebnisse zu den MÜNCHschen zu schildern, beide sind geringfügig. Der mittlere Fehler der Differenz ($= S_D$) zwischen Vergleichssorte (Standard) und Nachkommenschaft

vorgenommen werden. Weiter wurde als Sicherheit nicht der Wert

$$t = \frac{\text{Diff.}}{S_D}$$

gewählt, sondern die vom t -Wert und der Beobachtungszahl abhängige Überschreitungswahrscheinlichkeit $p\%$. Das Verfahren entspricht also dem in der landwirtschaftlichen Versuchstechnik bekannten t -Test. Die Schiefe der Verteilung war in Übereinstimmung mit den MÜNCHschen Ergebnissen stets negativ, sicher eine Folge des Dichtstandes. Umgekehrt war die Verteilung der Durchmesser von positiver Schiefe. Zeichnet man die Verteilung der Höhen über den Durchmesserklassen, so erhält man über den geringsten Durchmesserklassen Verteilungen von ebenfalls positiver Schiefe.

Untersucht man die Streuungen der Höhen über den DM-Klassen, so findet man, daß sie über den geringsten und stärksten Klassen kleiner wird. Ihr Maximum erreicht sie über den zentralen Klassen. Hier ist also die Korrelation Höhe-Durchmesser am wenigsten ausgeprägt. Eine genauere Untersuchung der Streuung erschien überhaupt angebracht. Es ergab sich, daß sie bei den Nachkommenschaften im Durchschnitt aller Versuchskulturen etwas geringer war als in der Standardsorte, einer Ramschpopulation aus Müncheberger Provenienz.

Die Minderung der Streuung durch einzelstammweise Beerntung innerhalb jeder Nachkommenschaft beträgt also im Durchschnitt etwa 3%. Im Jag. 84 konnten vier Kreuzungsnachkommenschaften gemessen werden, hier war die Streuung gegenüber dem

Kultur	Alter	Bon.	Walddtyp	Streuung	
				St.	Na.
Jg. 100	16 j.	I	Eichen-Hainb. Wald	1,00	0,98 m
Jg. 84	12	III(II)	Heide, Hypnumtyp des Kie-Mischwaldes	0,81	0,80
Brigittenh.	14	II	Ackeraufforstung	0,87	0,85
Jg. 104	12	III(IV)	Heide, Aira flexuosa Typ des Kie-Mischwaldes	1,02	0,95

wurde wegen bedeutender Unterschiede in den Individuenzahlen der zu vergleichenden Sorten nach der für diesen Fall gültigen Formel

$$S_D = \sqrt{\frac{s_1^2}{n_2} + \frac{s_2^2}{n_1}}$$

bestimmt. Hierin sind s und n die Streuung bzw. die Individuenzahl der beiden zu vergleichenden Sorten. Da je eine Reihe der Versuchssorte von zwei Reihen Standard eingeschlossen wurden, konnte die Verrechnung des rechten und linken Standards zusammen

Standard um 20% geringer. Diese Zahlen gewinnen an Bedeutung, wenn man die für eine bestimmte Versuchsdauer zur Erreichung einer unterstellten Genauigkeit des Mittelwertes notwendige Stamm- bzw. Pflanzenzahl im voraus errechnen will. Zu diesem Zweck verwendet man eine Umformung der Formel zur Errechnung des mittl. Fehlers des Mittelwertes:

$$S = \frac{s}{\sqrt{n}}; \quad n = \frac{s^2}{S^2}$$

Die Bedeutung der Symbole wurde oben erläutert.

Für den Fall einer Versuchsanlage auf I. Bonität und einer Stammzahlverminderung etwa wie in Jag. 100 um 60% bis zum Versuchsende, sowie einer Streuung von 0,90 m ergeben sich dann folgende Werte:

Gef. Genauigkeit cm	n aus der Formel	Stammzahlverm.	Notw. Pflanzenz.
20	81	65	146
30	36	29	65
40	21	17	38
50	13	14	27

Die Anzahl der Ausfälle ist um einen Sicherheitsfaktor erhöht worden, um den innerhalb der Nachkommenschaften unterschiedlichen Verhältnissen Rechnung zu tragen. Aus der unterschiedlichen Zahl der Freiheitsgrade in den vier gezeigten Fällen ergeben sich noch geringfügige Unterschiede, die jedoch im Rahmen der vier Genauigkeiten so unerheblich sind, daß man auf eine Korrektur verzichten kann. Praktisch dürfte die Genauigkeit von 65 Pflanzen = 30 cm ausreichend sein. Man ersieht aus den Zahlen, welche geringe Verbesserung der Genauigkeit des Mittels mit einer weiteren Erhöhung der Pflanzenzahl verbunden ist. Weiter ist aber auch klar, welchen großen Vorteil die Verwendung von Kreuzungsnachkommenschaften zur Sortenprüfung mit sich bringt, denn die Verminderung der Streuung um 20% wirkt sich auf die Genauigkeit weit mehr aus als eine Erhöhung der Pflanzenzahl um 20%, wie die verwandte Formel ergibt. Man würde in den vier Fällen nur 94, 41, 23 bzw. 14 Pflanzen benötigen. Ebenso zeigt sich der Wert jeder Art von Bodenvorbereitung, die eine geringere Streuung zur Folge hat, wie z. B. der Vollumbruch. Das beste Beispiel hierfür ist die Ackeraufforstung, Jag. Brigittenhof, die mit 14 Jahren auf II. Bonität noch relativ geringere Streuung aufweist als Jag. 84 und 104 mit 12 Jahren auf schlechterer Bonität.

Nach dem geschilderten Verfahren wurden die bereits angegebenen Versuchskulturen verrechnet. Sie wurden vor und während des letzten Krieges von W. WETTSTEIN, dem damaligen Leiter der Abt. Forstpflanzenzüchtung des Müncheberger Institutes, angelegt. Die Ergebnisse werden weiter unten mitgeteilt. (Tab. 5a—d).

Von Interesse ist nun noch die Feststellung der Sicherungsgrenze, die man wählen sollte, um nur wirklich sichere Differenzen zu erfassen:

Verteilung der t -Werte bei Vergleich der Standards untereinander und der Versuchsnummern mit zugehörigen Standards:

Nachk/St	5	4	5	3	4	4	2	2	1	1	4	2	1	1	$n=39$
St/St	1	8	8	6	6	3	1	2	1	2	1	1	1	1	$n=40$
											2s			2,5s	

Hieraus bietet sich eine Sicherungsgrenze von 2,5 t an. Da jedoch die miteinander verrechneten Standards doppelten Abstand haben wie St. zu Nachkommenschaft und weiter die Ausreißer meist schon bei Aufnahme der Kultur festzustellen sind (Schältschaden, Kriegseinwirkung), glauben wir mir einer Grenze von 2 t , entsprechend einer Überschreitungswahrscheinlichkeit von 5% auskommen zu können. Die Verrechnung der Standardreihen gegeneinander war nur wegen der WETTSTEINschen Versuchsanordnung möglich, man wird sie bei anderer Anlage kaum durchführen können.

B. Versuch einer dynamischen Beurteilung.

Die Beobachtungen über den Wachstumsablauf einzelner Holzarten, aber auch verschiedener Klimarassen derselben Holzart, führen zu dem Schluß, daß der Wachstumsrhythmus unter bestimmten standörtlichen Gegebenheiten genau definierten Gesetzmäßigkeiten folgt. Seit Bestehen der Forstwissenschaft ist man bestrebt gewesen, diesen Gesetzmäßigkeiten nachzugehen. Es hat nicht an Vorschlägen und Methoden gefehlt, den Verlauf des Wachstums durch mathematische Formulierungen darzustellen. Allen diesen „Wachstumsgesetzen“ liegt zugrunde die schon frühzeitig beobachtete Tatsache, daß die graphische Darstellung der Zuwachs-(Geschwindigkeits-)Kurve eine asymmetrische Glockenform aufweist, daß weiter ihr rechter Ast einem asymptotischen Endwert zustrebt. Ihr Integral, die Wachstumskurve, ergibt dementsprechend das Bild einer schiefen S-Kurve, deren rechter Ast ebenfalls einer Asymptoten zustrebt. Es ist denn auch der Versuch gemacht worden, alle bekannten Funktionen, die diesen Bedingungen genügen, zur Darstellung des Wachstumsverlaufs zu verwenden. Auch die Darstellung einzelner Abschnitte der Kurve durch verschiedene Funktionen wurde versucht. Eine, soweit es sich um rein forstliche Versuche handelt, vollständige Zusammenfassung all dieser Methoden findet sich bei PESCHEL (1938). Leider stellte es sich bei PESCHELS kritischen Untersuchungen heraus, daß sie alle nicht den praktischen Verhältnissen Rechnung tragen konnten.

Welche Forderungen muß nun der Forstpflanzenzüchter an eine Funktion stellen, die seinen speziellen Belangen genügt? Zunächst ist die Art ihrer Ableitung völlig gleichgültig, PESCHEL unterscheidet noch die rein mathematischen Konstruktionen von energetisch begründeten Funktionen. Die Physiologie des Wachstums ist so wenig erforscht, daß wir bei ihrer komplexen Natur kaum erwarten können, daß irgendwelche in anderen Versuchen beispielweise der exakten Naturwissenschaften gefundenen Ergebnisse auf sie ohne weiteres anzuwenden wären. Der umgekehrte Weg, aus der experimentell gefundenen Funktion auf die physiologischen Verhältnisse zu schließen, erscheint weit mehr angebracht. In der Tat sind auch alle Versuche, aus energetischen Erwägungen heraus den Wachstumsverlauf zu konstruieren, gescheitert. Ebenso könnte es zunächst genügen, eine einigermaßen genaue Darstellung in korrelativer Form zu geben, denn es ist die Erkenntnis derartiger Zusammenhänge in fertiger funktionaler Form sehr viel schwieriger. Man wird sich von vornherein damit abfinden müssen, daß besonders bei Untersuchung von Individualserien Abweichungen gefunden werden, die in keinerlei Zusammenhang mit faßbaren Einwirkungen stehen, sondern das Ergebnis zufälliger Schwankungen sind. Das Wachstumsgesetz soll also lediglich Tendenzen im Ablauf erkennen lassen und Differenzen unterschiedlicher Serien darstellen. Es kommt also nicht darauf an, Aussagen in absoluten Ziffern über zu erwartende Erträge zu machen, das ist eine Forderung beispielsweise der Forsteinrichtung, es genügt vielmehr, wenn Relationen herausgearbeitet werden, deren Grundlage zwar absolute Werte sind, die jedoch nur in ihrem Verhältnis zueinander interessieren. Es ist also die gleiche Fragestellung, von der

auch das moderne landwirtschaftliche Versuchswesen ausgeht, denn auch dort interessieren nur die Differenzen vergleichbarer Parallelversuche. Man sieht also, daß in dieser Beziehung die Ansprüche des Forstpflanzenzüchters nicht so hoch sind, wie die des Einrichters, wobei dahingestellt bleiben mag, ob das Ziel einer genauen Zuwachsvoraussage, absolute Werte betreffend, überhaupt erreichbar ist.

In anderer Beziehung sind aber die Ansprüche des Forstpflanzenzüchters an die Funktion bedeutend höher: Sie muß es ermöglichen, aus einem kurzen Kurvenstück, das noch dazu am Anfang der Entwicklung steht, mit großer Genauigkeit die Tendenz des zukünftigen Wachstums zu extrapolieren.

Seit etwa 20 Jahren sind von Forstpflanzenzüchtern Versuche angelegt worden, die ihrer geringen Ausdehnung wegen als Vorversuche angesehen werden können, ohne daß man den Versuch einer exakten Zuwachsprognose gemacht hätte, obwohl man wußte, daß der Verlauf des Jugendwachstums, oder besser gesagt die zu einem bestimmten Zeitpunkt erreichte Leistung, keinesfalls die noch zu erwartenden Leistungen zu charakterisieren braucht. Wenn man also nicht in der Lage ist, aus dem Verlauf des Jugendwachstums auf das spätere Verhalten zu schließen, so sind alle diese Versuche zwar theoretisch sehr interessant, praktisch aber wertlos. Das gilt natürlich nur für die Wuchsleistung, qualitative Merkmale können schon im Jugendalter oft erkannt werden.

Die von PESCHEL untersuchten Funktionen genügen nun den gestellten Bedingungen nicht, sie eignen sich größtenteils nur zum graphischen Ausgleich empirisch gefundener Kurven. Aus diesem Grunde ist im folgenden nur mit der BACKMANNschen Funktion gearbeitet worden, die vermöge ihrer Eindeutigkeit und ihrer einfachen praktischen Anwendung (auch das ist eine in ihrer Bedeutung nicht zu unterschätzende Forderung der züchterischen Praxis) am ehesten unseren Ansprüchen genügt. Sie ist weiter grundlegender Bestandteil einer experimentell außerordentlich gut fundierten Theorie über das Wachstum und die Entwicklung der Metazoen und erlaubt auf diese Weise bedeutende Analogieschlüsse. Daß sie forstliche Wachstumsreihen mit großer Genauigkeit darstellen kann, haben BACKMANN (1942) und WECK (1950) nachgewiesen. Nach mdl. Mitteilung von Herrn Dr. BLANCKMEISTER hat auch PESCHEL kurz vor seinem Tode noch mit dieser Funktion gearbeitet.

Die BACKMANNsche Wachstumstheorie.

Das Wuchsgesetz ist also der zahlenmäßige Ausdruck der den Organismus beherrschenden Eigengesetzlichkeit bezüglich des Wachstums, oder, um es anders zu sagen, die Reaktionsnorm des Organismus hinsichtlich seines Wachstums unter bestimmten Milieubedingungen, bei BACKMANN darüber hinaus auch hinsichtlich seiner Entwicklung. Diese Reaktionsnorm stellt sich nun hier als ein dynamischer Prozeß dar und weicht damit entscheidend ab von den bisher in der Genetik untersuchten, die eine Endgröße endgültig meßbarer Dimension oder eine mit den Mitteln der Ereignisstatistik faßbare qualitative Eigenschaft betrafen. Auch für sie müssen jedoch die Grundregeln der Statistik Gültigkeit haben, die Aussagen über den Zufallscharakter der Differenzen gestatten. Die kür-

zeste Formulierung des Gesetzes lautet (BACKMANN 1943b):

$$\log H = \log^2 T \cdot k_2.$$

Hierin ist H der Zuwachs, gemessen in Einheiten des maximal erreichbaren Zuwachses und T die Zeit, gemessen in Einheiten des Zeitintervalles vom Beginn des Wachstums bis zur Zuwachskulmination. k_2 ist eine stets negative Konstante. H und T werden auch Normalgeschwindigkeit und Normalzeit genannt. Da k_2 stets negativ ist, wird zwischen $T = 0$ und $T = 1$ die Geschwindigkeit zunehmen, später abnehmen. Über die Ableitung schreibt BACKMANN (1943 b): „Die Annahme, worauf meine Funktion beruht, ähnelt sehr gewissen gutbekannten physikalischen Gesetzen, wo ein Phänomen mit dem Quadrat des Abstandes oder dem Quadrat der Zeit abnimmt, nur bewegt sich das Leben in einer logarithmischen Welt, die tote Natur dagegen in einer physikalisch-kinematischen. In der log. Welt muß das Gesetz „sich umgekehrt verhaltend, wie das Quadrat eines Parameters“ die Form „sich negativ proportional zum Quadrat des Parameters verhaltend“ annehmen, weil bekanntlich der log. eines umgekehrten Wertes gleich ist.

Man kann nun die in der obigen Formel enthaltenen Normalwerte in die üblichen physikalischen umformen. Hierzu setzt man $H = h/h_m$ und $T = t/t_m$, h ist der Zuwachswert, der der Zeit t zuzuordnen ist, dementsprechend h_m und t_m Zuwachs bzw. Zeit der Kulmination des Zuwachses. Es ist dann:

$$\log h = \log h_m + k_2 \log^2 t_m - 2 k_2 \log t_m \log t + k_2 \log^2 t.$$

Da nun für eine bestimmte Form der Funktion sowohl h_m wie auch t_m gleich sind, kann man schreiben:

$$k_0 = \log h_m + k_2 \log^2 t_m \quad \text{und} \quad k_1 = -2 k_2 \log t_m.$$

Diese Ausdrücke geben der Ausgangsformel die Form:

$$\log h = k_0 + k_1 \log t + k_2 \log^2 t.$$

Mit dieser Formulierung wird die theoretische Form der Zuwachskurve aus den Beobachtungen bestimmt.

Es ist notwendig, hier die Beweise zu wiederholen, mit denen BACKMANN (1943 b) zeigt, daß seine Funktion den Anforderungen gewachsen ist, die man an eine mathematische Formulierung des Wachstums stellen muß.

1. Wenn $t = 0$, so ist $\log t = -\infty$

$$k_1 \log t = \pm \infty \text{ je nach Vorzeichen von } k_1$$

$$k_2 \log^2 t = -\infty \text{ da } k_2 \text{ stets negativ.}$$

Die Geschwindigkeit bei $t = 0$ ist also ebenfalls Null.

2. In der gleichen Formel gilt für $t = +\infty$

$$k_1 \log t = \pm \infty$$

$$k_2 \log^2 t = -\infty$$

so daß also auch hier $h = 0$.

3. Das Maximum der Funktion liegt bei

$$dy/dt = e^{s_0 + s_1 \ln t - s_2 \ln^2 t} = 0.$$

Hierin sind $s_0 = k_0 \log e$

$$s_1 = k_1$$

$$s_2 = k_2 \log e$$

Die zweite Differentiation wird negativ.

4. Aus der zweiten Differentiation ergeben sich zwei Wendepunkte:

$$\log t_I = \frac{1 - 2k_1 + \sqrt{1 - 8k_2 \log e}}{4k_2},$$

$$\log t_{II} = \frac{1 - 2k_1 - \sqrt{1 - 8k_2 \log e}}{4k_2}.$$

Die Funktion ist sehr anpassungsfähig, man kann sehr schiefe aber auch fast symmetrische Formen darstellen. Ihre Integration führt zum Ausdruck:

$$y = c_0 \int_{-\infty}^x e^{-x^2} dx.$$

x ist hierin die organische Zeit (BACKMANN 1939 a) und ist bestimmt durch:

$$x = c_1 \log t + c_2.$$

Diese organische Zeit ist wesentlicher Bestandteil der BACKMANN'SCHEN Theorie (1939 a). Er unterstellt, daß der Ausdruck der Zeit im Leben eines Organismus oder die Auswirkung der physikalischen Zeiteinheit auf dessen Lebenslauf abhängig ist von seinem Reaktionsvermögen auf den Ablauf einer bestimmten physikalischen Zeiteinheit. In der Sprache der Genetik würde dies bedeuten: Die Reaktionsnorm auf den Faktor Zeit ist bei unterschiedlichen Organismen verschieden (*ceteris paribus*). Jedem Organismus wohnt seine Eigenzeit inne, bestimmt durch c_1 u. c_2 . Bestimmten organischen Zeiten entsprechen einschneidende Ereignisse im Leben des Organismus. Die organische Zeit ist als Reaktionsnorm von der Umwelt zu beeinflussen. Organismen sind dann gleichaltrig, wenn ihre organischen Zeiten gleich sind.

Die Konstanten c des Wachstums stehen mit den Konstanten k der Geschwindigkeitsfunktion im folgenden Verhältnis:

$$k_0 = \log(c_0 c_1 \log e) - c_2^2 \log e,$$

$$k_1 = -2c_1 c_2 \log e - 1,$$

$$k_2 = -c_1^2 \log e,$$

$$c_0 = \frac{e^{\frac{4k_0 k_2 - (1+k_1)^2}{4k_2 \log e}}}{\sqrt{-k_2 \log e}},$$

$$c_1 = -\frac{2k_2}{2\sqrt{-k_2 \log e}},$$

$$c_2 = -\frac{1+k_1}{2\sqrt{-k_2 \log e}}.$$

Somit sind die Zusammenhänge zwischen Wachstums- und zugehöriger Zuwachskurve leicht zu übersehen.

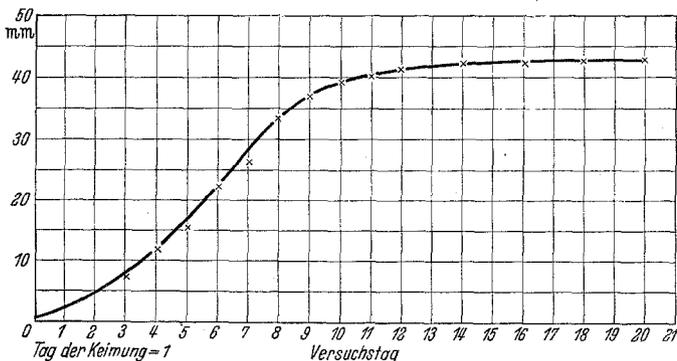


Abb. 1. Das Wachstum des Kiefern sämlings, Mittelwerte von 60 Sämlingen, ohne Ausgleich der unterschiedlichen organischen Zeiten. Der Beginn des II. Zyklus liegt außerhalb des gezeigten Bereiches, nicht meßbare Werte treten schon vorher auf.

Die Ableitungen finden sich mehrfach bei BACKMANN (1939 a, 1939 b, 1943 b).

Auffallend ist die Ähnlichkeit der Wachstumsfunktion mit dem GAUSS'SCHEN Wahrscheinlichkeitsintegral.

$$y = \frac{1}{\sqrt{\pi}} \int_{-\infty}^t e^{-t^2/2} dt.$$

Der Versuch, mit dieser Funktion den Verlauf des Wachstums darzustellen, ist denn auch nicht neu. PETERSON (nach PESCHEL 1938), der sich einer ähnlichen Formulierung bediente, vollzog auch den Übergang in die log. Welt. Woran dieser und ähnliche Versuche scheiterten, werden wir weiter unten sehen.

Hat man also die organische Zeit ermittelt, so muß in der graphischen Darstellung eine Kurve entstehen, die mit der des GAUSS'SCHEN Integrals fast identisch ist. Der einzige Unterschied ist begründet durch die Relation:

$$-x^2 = -t^2/2 \quad \text{oder} \quad t = \sqrt{2} \cdot x.$$

Unter Berücksichtigung dieses Verhältnisses kann man die für das Wahrscheinlichkeitsintegral aufgestellten Tabellen (PEARSON 1914) ohne weiteres verwenden (BACKMANN 1939 b).

Interessant ist die Umformung derjenigen Größen der organischen Zeit, denen nach BACKMANN (1939 a) besondere Bedeutung zukommt, und die er „Lebensquanten“ nennt:

$$x = \sqrt{2/2}, \quad t = \sqrt{2},$$

$$x = \sqrt{1/2}, \quad t = \sqrt{1},$$

$$x = \sqrt{0/2}, \quad t = \sqrt{0}.$$

So bezeichnet $x = +\sqrt{3/2}$ den Eintritt des natürlichen Todes usw. Das Fortfallen der Division durch 2 unter der Wurzel verleiht den Ausdrücken noch höhere Anschaulichkeit und läßt interessante Parallelen zum log. Geschehen in der organischen Welt zu.

Die praktische Anwendung der Funktion.

Zunächst muß man sich klar werden, ob man die Zuwachs- oder die Wachstumsfunktion anwenden will. Erstere zeigt bedeutend bessere Differenzierung der Werte, letztere hingegen ist einfacher zu handhaben und liefert wohl auch die besseren Resultate (BACKMANN 1939 b). Weiter kann man zeichnerische oder rechnerische Lösungen herbeiführen, jedoch ist auch bei der rechnerischen Lösung ein graphischer Ausgleich Voraussetzung. Die rein rechnerische Lösung aus der Wachstumskurve allein ist sehr kompliziert und praktisch kaum durchführbar. Aus der Zuwachskurve dagegen kann man nach graphischem Ausgleich alle drei Konstanten errechnen. Die angewandten Verfahren beruhen also alle noch auf der Voraussetzung graphischen Ausgleichs und verlieren dadurch leider häufig an Objektivität. Man wird diesem Mangel auf andere Weise abhelfen müssen.

1. Die rechnerische Lösung aus der Zuwachskurve.

Man geht wieder von der Formel aus:

$$\log h = k_0 + k_1 \log t + k_2 \log^2 t.$$

Die einfachste Lösung ist möglich, wenn drei Punkte bekannt sind. Zweckmäßigerweise wählt man diese

Punkte an gut differenzierten Stellen der vorher graphisch ausgeglichenen Kurve. Will man mehrere Punkte verwenden, so wendet man die Methode der kleinsten Quadrate an und erhält die folgenden Formeln:

$$k_2 = \frac{[cl \cdot 2]}{[cc \cdot 2]},$$

$$k_1 = \frac{[bl \cdot 1] - k_2 [bc \cdot 1]}{[bb \cdot 1]} = \frac{[cl \cdot 1] - k_2 [cc \cdot 1]}{[bc \cdot 1]},$$

$$k_0 = \frac{[\log h] - k_2 \frac{[\log^2 t]}{n} - k_1 [\log t]}{n},$$

$$k_0 = \frac{[\log t \cdot \log h] - k_2 \frac{[\log t \cdot \log^2 t]}{n} - k_1 [\log^2 t]}{[\log t]}.$$

Hierin ist

$$[bb \cdot 1] = [\log^2 t] - \frac{[\log t]}{n} [\log t],$$

$$[bc \cdot 1] = [\log t \cdot \log^2 t] - \frac{[\log t]}{n} [\log^2 t],$$

$$[bl \cdot 1] = [\log t \cdot \log h] - \frac{[\log t]}{n} [\log h],$$

$$[cc \cdot 1] = [(\log^2 t)^2] - \frac{[\log^2 t]}{n} [\log^2 t],$$

$$[cl \cdot 1] = [\log^2 t \cdot \log h] - \frac{[\log^2 t]}{n} [\log h],$$

$$[cc \cdot 2] = [cc \cdot 1] - \frac{[bc \cdot 1]}{[bb \cdot 1]} [bc \cdot 1],$$

$$[cl \cdot 1] = [cl \cdot 1] - \frac{[bc \cdot 1]}{[bb \cdot 1]} [bl \cdot 1].$$

n ist die Anzahl der Beobachtungen, die anderen Summen ergeben sich aus der Formel. BACKMANN (1943 b) gibt im Anhalt an EDLEN die obigen Formeln ohne die Entwicklung nach der Methode der kleinsten Quadrate an. Da aber viele Ausdrücke wiederkehren, ist es einfacher, nach der angegebenen Entwicklung zu rechnen. Der Vorteil bezüglich der Genauigkeit gegenüber der Drei-Punkte-Rechnung liegt auf der Hand, jedoch zeigt es sich auch, welche große Rechenarbeit zu bewältigen ist. Die Anwendung in großem Stil ist deshalb ausgeschlossen. Zu beachten ist noch, daß die Zuwächse h nicht bei den zugehörigen Zeiten t eingesetzt werden sollten sondern bei $t - 0,5$. Der Grund hierfür ist, daß die Geschwindigkeit nicht während der Zeiteinheit gleich bleibt. Bei $t - 0,5$ setzt man dann etwa das Mittel an.

Für beide Verfahren war, wie wir gesehen haben, Voraussetzung der graphische Ausgleich. Seine Methodik ist deshalb für das Ergebnis von entscheidender Bedeutung. Neuerdings hat GEBELEIN (1951) mit seiner Methode der gleitenden Durchschnitte ein Verfahren in die Statistik eingeführt, daß sich für diesen Zweck gut eignet. Man faßt hierbei die Zuwächse mehrerer Jahre zusammen und bildet aus ihnen den Mittelwert. Dieser Mittelwert wird über seiner zugehörigen Zeit aufgetragen. Bildet man fortschreitend über immer gleich großen Klassen die Mittelwerte, so erhält man eine Punktfolge, die dem tatsächlichen Kurvenverlauf schon sehr angenähert ist. Das Verfahren ist auch dann anwendbar, wenn einige Beobachtungen ausfallen, man hat dann auch den Schwerpunkt der Abszisse zu ermitteln und über ihm den Ordinaten Schwerpunkt aufzutragen. Die Breite der Klassen soll immer gleich groß sein, damit man die durch das Verfahren begründete Verzerrung ausschalten kann. Dies hat zur Voraussetzung, daß man

eine Abszisse mit log.-Teilung benutzt, um eine symmetrische Form zu erhalten, auf die allein die Formel zur Ausschaltung der Verzerrung anwendbar ist. Auch die Wachstumskurve läßt sich wie jeder andere Linienzug auf diese Art ausgleichen, doch ist dann die

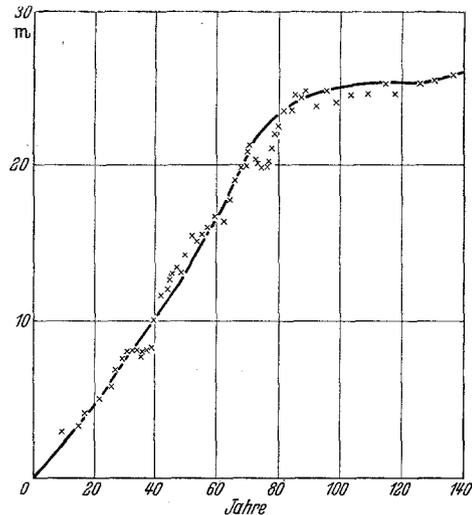


Abb. 2. Gang der mittl. Höhe in Kieferneinbeständen Südfinnlands auf Myrtillus-Typ (MT) nach ILVESSALO (1920) ausgeglichen nach der Methode der gleitenden Durchschnitte. Typisch ist der Knick der Kurve etwa bei 120 Jahren.

Verzerrung nicht auszuschalten, sie ist wohl auch nicht so wesentlich. Näheres über dieses Verfahren findet sich bei GEBELEIN und HEITE (1951). Ein Beispiel gibt Abb. 2.

2. Zeichnerische Lösung aus der Wachstumskurve.

Trägt man die in % der Endgröße umgerechneten Wachstumswerte über der org. Zeit als Abszisse auf, so erhält man eine Kurve von stets der gleichen Form, die Standardwachstumskurve (BACKMANN 1939 b). Man verwendet jedoch nach einem Vorschlag von DAEVES und BECKEL (1948) hierzu vorteilhaft das Wahrscheinlichkeitsnetz mit log.-Abszisse (siehe auch WECK 1950). Voraussetzung für die Anwendung des Verfahrens ist also die Bestimmung der Endgröße. Exakt ist dies nur möglich aus der Zuwachskurve, alle anderen Verfahren sind auf Schätzung angewiesen. Wie wir aber gesehen haben, erfordert auch dies graphischen Ausgleich. Man bestimmt deshalb die Endgröße im Wahrscheinlichkeitsnetz (= WN) direkt. Hierfür gilt folgendes: Ist die Endgröße zu groß gewählt, so wird man eine Kurve erhalten, die zur Abszisse konkav ist, hat man sie zu klein gewählt, so ist sie zur Abszisse konvex. Im günstigsten Falle liegen alle Punkte auf einer Geraden. Der Grund hierfür ist die Art der Konstruktion der Ordinate des WN. Sie ist nämlich eine Projektion des GAUSS'schen Integrals und bringt so alle Punkte dieser Kurve auf eine Gerade. Diese Art der Ermittlung der Endgröße dürfte die genaueste graphische Lösung sein. Man kann aus der so erhaltenen Geraden die Konstanten c_1 und c_2 auf verschiedene Art erhalten. Die Konstante c_0 ergibt sich aus $c_0 = I/\sqrt{\pi}$, entsprechend dem Verhältnis der Endgröße I zur Konstante c_0 .

Die Formeln zur Errechnung von c_1 und c_2 aus der Geraden sind identisch mit denen, die BACKMANN

(1939 b) für deren Errechnung aus seiner Standardwachstumskurve angibt.

$$c_2 = \frac{[x] [z^2] - [z] [xz]}{n [z^2] - [z] [z]},$$

$$c_1 = \frac{[xz] - c_2 [z]}{[z^2]},$$

$$c_1 = \frac{[x] - n c_2}{[z]}.$$

Hierin ist x die organische Zeit, $z = \log t$, $z^2 = \log^2 t$ und n die Anzahl der verwandten Punkte. Die Werte für x entnimmt man der Tabelle des WI, wobei wieder zu berücksichtigen ist, daß der t -Wert dieser Funktion sich aus $x \cdot \sqrt{2}$ ergibt. Jedoch braucht man diese Rechnung erst zum Schluß vorzunehmen, da wir gesehen haben, daß die analogen Konstanten beider Funktionen sich durch einfache Umrechnung ergeben. Einfacher und bei Verwendung des WN ebenfalls sehr genau ist das folgende Verfahren: Man sucht auf der Geraden zwei Punkte aus, deren x -Werte eine Differenz ergeben und setzt x -Werte mit zugehörigen Zeiten in die Formel ein:

$$x_m - x_n = c_1 \log t_m - c_1 \log t_n = c_1 \log \left(1 + \frac{t_m - t_n}{t_n} \right)$$

$$c_1 = \frac{x_m - x_n}{\log \left(1 + \frac{t_m - t_n}{t_n} \right)}.$$

Die Ermittlung der Konstanten c_2 geschieht aus der Gleichung für $t_{0,5}$, der Zeit des Erreichens der halben Endgröße.

$$\log t_{0,5} = -c_2/c_1.$$

Noch einfacher gestaltet sich die Bestimmung der Konstanten, wenn man von folgender Voraussetzung ausgeht: Die Ordinate des WN formt die S-Kurve des Integrals zur Geraden um. Das bedeutet, daß man die Lage der Geraden durch ein gedachtes, über das WN gelegtes Cartesisches Koordinatensystem charakterisieren könnte. Ihre Gleichung wäre dann:

$$x = c_1 z + c_2,$$

woraus erhellt, daß c_1 den Tangens des Neigungswinkels der Geraden, c_2 ihren Schnittpunkt mit der Ordinate darstellen. Letzteren kann man selbstverständlich nicht so ohne weiteres bestimmen, doch genügt, wie eben gezeigt, die Bestimmung von c_1 . Der Tangens des Neigungswinkels ist selbstverständlich nicht die Konstante c_1 selbst; um sie zu erhalten, muß man den aus dem handelsüblichen WN der Fa. Schleicher & Schüll nach BECKEL ermittelten Neigungswinkel mit 1,74 multiplizieren. Die letztere Zahl ist selbstverständlich nur ein Näherungswert.

Die beiden letztgenannten Methoden gestatten auch die schnelle Untersuchung größeren Materials. Weitere Methoden anzugeben erübrigt sich.

3. Die Trennung der Wachstumszyklen.

Alle bisher geschilderten Verfahren erschöpfen sich in der Möglichkeit, das sog. einzyklische Wachstum darzustellen. D. h. das Wachstum muß so verlaufen, daß es durch eine einzige Formulierung der Funktion darzustellen ist. Das ist nun leider nicht der Fall. Bei unseren Bäumen haben wir es mit einem dreizyklischen Wachstum zu tun. Dreimal müssen Zyklen bestimmt und aneinandergereiht werden. Weiter wird die Berechnung dadurch erschwert, daß die Zyklen

nicht nacheinander ablaufen, sondern sich z. T. überlagern. Man ersieht das am besten an Abb. 1. Während der dort gezeichnete I. Zyklus läuft, erscheinen schon aus der Plumula die Elemente des II. Die Plumula war sogar schon im Embryo mit angelegt. Nur liefert der II. Zyklus zu dieser Zeit noch keine meßbaren Werte im Längenwachstum. Der Sämlingszyklus ist also der I., er liefert bei der Kiefer nur selten mehr als 5 cm. Ihm folgen der II. und III., die derart ineinander geschoben sind, daß man sie nicht mehr ohne weiteres auseinander halten kann. Der II. liefert ebenfalls nur einen geringen Anteil an der Endgröße des Gesamtwachstums, in Tab. 2 ist der wahrscheinliche Wert für die I. Bon. der Kiefer angegeben. Der III. endlich liefert bei den Waldbäumen wohl stets mehr als 90% des Gesamtwachstums. Auf ihn allein beziehen sich die Angaben über die „Lebensquanten“, wenn auch die $\sqrt{n/2}$ Werte für x der beiden anderen Zyklen eine gewisse biologische Bedeutung haben sollen (EDLEN 1943).

Wie ist nun die Trennung der Zyklen praktisch durchzuführen? Man benutzt wieder das WN und erinnert sich, daß die Statistik zwei Arten von Normalverteilungen unterscheidet (GEBELEIN und HEITE 1951):

1. Die Normalverteilung I. Ordnung im arithm. System,
2. Die Normalverteilung II. Ordnung im log. System.

Über die Trennung von Mischverteilung auch II. Ordnung, denn solche haben wir hier vor uns, haben DAEVES und BECKEL bereits eine für uns brauchbare Methode ausgearbeitet. Man verwendet wiederum das WN. Die Endgröße wird geschätzt, die Beobachtungen in % umgerechnet. Im oberen Abschnitt, bei der Kiefer etwa vom 40. Jahre an, erhält man eine Gerade. Durch Verlängerung derselben nach unten kann man aus den sich ergebenden Differenzen der Kurve mit der Geraden dann den II. Zyklus größenmäßig festlegen. Seine Endgröße wird von allen Werten des III. subtrahiert und wiederum die gleiche Rechnung vorgenommen. Man erhält so durch fortgesetzte Annäherung gute Werte. Der erste Zyklus ist leicht experimentell zu bestimmen.

4. Die Errechnung von Durchschnittswerten des Wachstums in gleichaltrigen Populationen.

EDLEN (1943) weist darauf hin, daß man den Wachstumsdurchschnitt einer Population nicht durch einfaches Mitteln der Werte zu bestimmten Zeiten errechnen kann. Man würde dann nämlich nicht vergleichbare Zahlen zusammenfassen, denn Organismen sind dann gleich alt, wenn sie gleiche organische Zeiten erreicht haben. Ein typisches Bild für eine aus Durchschnittswerten gleicher physikalischer Zeit errechnete Kurve ist Abb. 2. Nach scheinbarem Abklingen des Wachstums etwa im Alter von 100 Jahren, beginnt es später wieder anzusteigen. Dieses Bild kann nur entstehen, wenn man das Wachstum von Populationen darstellt, deren gesamte Individuenzahl man von Anfang des Wachstums bis zu ihrem natürlichen Tode bzw. bis zum Ende der Beurteilung mitführt. Es wird bei durchforsteten Beständen, in denen die nicht mehr zuwachsenden Glieder laufend entfernt werden, nicht auftreten. Bei unseren Ertragstafeln darf also

ein derartiges Verhalten nicht zu beobachten sein. Sie nähern sich mehr der tatsächlichen Kurve. Will man also den Wachstumsdurchschnitt einer Population ermitteln, so muß man sie zunächst in ihre Individualserien zerlegen. Die Praxis selbstverständlich ist an diesen Zahlen weniger interessiert als an den im Bestand selbst zu beobachtenden.

5. Affiner Wachstumsverlauf. (BACKMANN 1943 a).

Mit dem der Mathematik entlehnten Ausdruck affin bezeichnet BACKMANN (1943a) solche Wachstums- serien, die in irgendeiner Weise miteinander verwandt sind. Entweder stehen ihre Ordinaten stets in bestimmten Verhältnissen zueinander (Ordinatenaffinität), oder die Abszissen stehen in bestimmten Beziehungen (Abszissenaffinität). Beim Vorliegen von Ordinatenaffinität werden die Wachstumskurven sich stetig voneinander entfernen, die Zuwachskurven dagegen werden sich nach der Kulmination wieder nähern. Die Umrechnungsgröße wird bestimmt nach der Methode d. kl. Quadrate:

$$b = [xy] : [x^2]$$

oder als Quotient der Endgrößen.

Die praktische Möglichkeit des Rechnens mit Affinitäten ist von mehreren Forschern an verschiedenen Objekten gezeigt worden. Der Forstpflanzenzüchter ist an diesen Dingen besonders interessiert, denn hier legt die Funktion ihre Bewährungsprobe ab: Trägt sie nur den Charakter einer beschreibenden Funktion, so werden sich keine Beziehungen zwischen biologisch verwandten Serien ergeben, läßt sie aber eindeutige Beziehungen erkennen, so ist ihre Anwendbarkeit über das bloße Beschreiben hinaus bewiesen.

Die oben angegebene Ordinatenaffinität wurde für das Wachstum verschiedener Populationen und Rassen derselben Art gefunden. Entweder zeigten alle Zyklen identische Affinität, oder sie war zwischen den Zyklen verschieden.

Wichtiger jedoch, weil verbreiteter, ist die Abszissenaffinität, die Affinität der organischen Zeiten. Auch doppelte Affinität ist möglich. Wegen der praktischen Wichtigkeit für die Beurteilung von Populationen soll hier die von BACKMANN gegebene Ableitung dieser Zusammenhänge angeschlossen werden.

Verglichen werden zwei Zyklen:

$$y_1 = c_{01} \int_{-\infty}^x e^{-x^2} dx, \quad y_2 = c_{02} \int_{-\infty}^x e^{-x^2} dx,$$

$$x_1 = c_{11} \log t_1 + c_{21}, \quad x_2 = c_{12} \log t_2 + c_{22}.$$

Die ersten Formeln geben das Wachstum der beiden Serien, die zweiten ihre organische Zeiten. Bekanntlich sind sie dann gleich alt, wenn ihre x -Werte gleich sind:

$$c_{11} \log t_1 + c_{21} = c_{12} \log t_2 + c_{22}.$$

Ist nun

$$b_1 = \frac{c_{12}}{c_{11}} \quad \text{und} \quad \log b_0 = \frac{c_{22} - c_{21}}{c_{11}},$$

dann ist $t_1 = b_0 t_2^{b_1}$.

Dies sind die allgemeinsten Vergleiche physikalischer Zeiten. Als erste Ableitung der Wachstumsfunktion ergibt sich:

$$\frac{dy}{dt} = h = \frac{c_0 c_1 \log e}{t} \cdot e^{-x^2}.$$

Wird h ausgedrückt durch die Endgröße $c_0 \sqrt{\pi}$, so wird für korrespondierende Altersstufen ($x_1 = x_2$):

$$\frac{h_1}{h_2} = \frac{c_{11}}{c_{12}} \cdot \frac{t_2}{t_1} \quad \text{und} \quad h_1 = \frac{c_{11}}{c_{12}} \cdot \frac{t_2}{t_1} \cdot h_2.$$

Nun kommen die verschiedensten Möglichkeiten in Betracht, die von der Größenordnung der c_1 und c_2 beider Serien abhängig sind. Sie sollen hier nicht untersucht werden, sondern die geometrische Deutung aus dem Wahrscheinlichkeitsnetz wird der größeren Anschaulichkeit wegen herangezogen.

Bleibt c_1 in beiden Serien konstant, so sind ihre Neigungswinkel identisch, die Geraden werden parallelen Verlauf zeigen, der Abstand wird durch c_2 geregelt, ist dies groß, so wird sie nach links verschoben und umgekehrt. Es ist dabei jedoch das Vorzeichen zu beachten. Dieser Fall: Gleiches c_1 bei unterschiedlichem c_2 ist der einfachste. Über das Verhältnis der Endgrößen und der tatsächlich auftretenden Werte ist damit natürlich noch nichts ausgesagt. Wichtig sind hier zunächst noch die angegebenen Beziehungen der physikalischen Zeiten untereinander, die es gestatten, zwei Serien ineinander umzurechnen, wenn die Größen b_1 und b_0 bekannt sind.

Ergebnisse.

Die Gültigkeit der Funktion ist bereits mehrfach auch für unsere Waldbäume nachgewiesen. Wir beschränken uns deshalb auf den Nachweis Milieu- und genetisch bedingter Unterschiede zwischen Serien der gleichen Art. Es soll versucht werden, sie unter den Gesichtspunkt der Affinität zu bringen und Erklärungen für die gefundenen Ergebnisse aus der Theorie zu suchen.

1. Der Umwelteinfluß.

Die Umwelt des Einzelstammes kann zusammengefaßt werden unter den großen Begriffen Standort, Klimaschwankungen, pathologische Schäden, Nachbarschaftswirkungen.

Zunächst die Klimaschwankungen: Sie werden im Wachstum am wenigsten in Erscheinung treten, wenn der Standort wegen besonderer Güte die Extreme abmildert, bei der Kiefer vor allem Trockenperioden. Als Folge von Trockenperioden tritt bei ihr die von MEYER (1939) untersuchte Kronenabwölbung auf. Sie kann aber ebenso Folge natürlichen Alterns sein. Bei Untersuchung des Höhenzuwachses kann sie sehr störend wirken. Man sollte sich deshalb bei derartigen Untersuchungen an Bestände besserer Bonitäten halten.

In gleicher Weise wirken sich auch pathologische Schäden anderer Art aus, es ist jedoch nicht so,

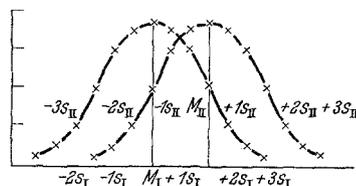


Abb. 3. Schema zur Tab. 1, Überlagerung der Baumklassen.

daß man jeder Zuwachsschwankung den Charakter pathologischer Schäden geben könnte.

Die Nachbarschaftsverhältnisse bedingen unterschiedlichen Kronen- und Wurzelraum. Auch hier ist auf geringeren Bonitäten eine größere Differenzierung

gegeben. Bezüglich der Möglichkeiten, die einem Stamm zu seiner soziologischen Stellung im Bestand verhelfen, wurde die in Abb. 3 erläuterte und in Tab. 1 durchgeführte Rechnung angestellt. Die Rechnung betrifft nur das Höhenwachstum. Die Baumklassen wurden nach OLBERG (1950) ausgeschieden. Man kann annehmen, daß OLBERGS Annahme zu Recht besteht, in allen Baumklassen seien Träger gleichen Erbgutes zu finden. Maßgebend für das Schicksal des Stammes sind also Genotyp, standörtliche Besonderheiten, Krankheiten und Nachbarschaft. Im großen

Durchschnitt müßte dann aber doch ein Unterschied in den prozentualen Anteilen von Trägern gleichen Erbgutes zwischen den Baumklassen bestehen, wenn dieser auch sicherlich nicht sehr groß ist.

Großer Standraum ist bei der Kiefer nicht immer auch mit besserem Höhenzuwachs korreliert. Ein von uns untersuchter Randstamm auf I. Bon. zeigte gegenüber seinen Nachbarn deutlich geringeren Höhenzuwachs etwa vom 15. bis zum 30. Jahre. Erst dann, nachdem er mit dem auf der anderen Seite des Waldweges stockenden gleichaltrigen Bestand in Schluß

Tabelle 1.

6	1	2	3	4	5						
$\frac{-3S}{I+II}$ zu IV+V %	M I+II cm	S I+II cm	$\frac{-3S}{III}$ zu I+II %	$\frac{+3S}{III}$ zu I+II %	M III cm	S III cm	$\frac{-3S}{III}$ zu IV+V %	$\frac{+3S}{IV+V}$ zu III %	M IV+V cm	S IV+V cm	$\frac{+3S}{IV+V}$ zu I %
100	20	7	96	96	10	7	93,3	100	19	8	99,9
94,2	56	12	99,6	99,6	52	12	98,4	99,6	42	14	99,9
96,3	101	17	99,8	89,1	92	14	96,3	99,9	84	19	99,0
99,8	151	21	98,5	95,3	135	17	58,8	100,0	134	22	99,1
87,5	201	21	97,7	99,3	184	23	98,3	99,7	170	26	98,9
74,9	265	27	97,6	98,8	239	29	96,8	93,6	202	27	77,0
98,3	326	30	97,3	97,3	294	30	99,0	93,6	272	29	86,4
49,9	396	34	98,7	96,4	358	33	88,3	85,5	297	32	46,5
67,3	452	35	96,6	98,7	416	38	95,9	91,4	363	35	65,5
57,5	529	36	93,3	93,3	475	36	100,0	96,2	428	37	60,1
61,8	598	38	94,4	95,6	546	39	91,8	91,5	496	41	70,9
61,4	672	42	93,5	97,5	610	42	95,3	69,9	559	45	69,8
32,7	746	43	93,9	92,5	682	42	96,5	92,4	583	53	46,2
19,8	809	47	95,4	88,3	739	42	53,2	90,8	618	59	38,3

Die Spalten 1-6 bedeuten:

1. Der niedrigste Stamm der Stammklasse I und II schneidet aus der Verteilung der Stammklasse III 96% heraus.
2. der höchste Stamm der Stammklasse III schneidet aus der Verteilung der Stammklassen I und II 96% heraus.

Tabelle 2.

a) Die Konstanten aus den Zuwachskurven der Tafel Kie.-Schw. 08 Bon. I-IV. (Meth. der kl. Quadrate).

	K_0	K_1	K_2	c_0	c_1	c_2	I
I	-0,79498	+3,59386	-1,33384	+1901,2	+1,75275	-3,01173	33,75
II	-0,84286	+3,45282	-1,25573	+1723,9	+1,70513	-3,01682	30,59
III	-1,22574	+3,86098	-1,38075	+1405,3	+1,78391	-2,72490	24,95
IV	-1,09893	+3,00273	-0,67211	+1359,2	+1,59035	-2,89633	24,12

b) Die Konstanten wie in Tabelle 2a, jedoch nach der Integralmethode (Gerade im WN, Meth. d. kl. Qu.).

	K_0	K_1	K_2	c_0	c_1	c_2	I
I	-1,77894	+2,44732	-1,01343	+21,43925	+1,52759	-2,59815	38,00
II	-1,93094	+2,50296	-1,01273	+18,90039	+1,52706	-2,64096	33,50
III	-2,10263	+2,56480	-1,01229	+16,36155	+1,52673	-2,68821	29,00
IV	-2,31576	+2,64216	-1,01176	+13,82267	+1,52633	-2,74727	24,50

c) Die Konstanten c und K der Tafeln Nordostpreußen I und Lausitz III berechnet wie in 2b.

	c_0	c_1	c_2	K_2	K_1	K_2
Nordostpr. I	+22,70863	+1,52673	-2,68821	-1,96072	+2,56488	-1,01231
Lausitz III	+14,80998	+1,51921	-2,46010	-1,63953	+2,24631	-1,00236

d) Endgr. der II. Zyklen von 5 Stammanalysen auf I. Bon.

Stamm Nr.	Baumklasse nach OLBERG	III	Endgr.
14	III	III	2,66 m
9	III	III	3,42
2	III	III	2,28
12	II	II	3,55
11	II	II	2,28

im Mittel 2,88 m

Die Endr. der I. Bon. beträgt also $33,75 + 2,88 \approx 37$ m (zuzügl. Aufschlag zur Erreichung der Geraden = 38 m)

e) Konstanten der Fichtentafel Schw. 02, Bon. I-IV.

	K_0	K_1	K_2	c_0	c_1	c_2
I	-3,49238	+4,79499	-1,65234	+23,69596	+1,95054	-3,32276
II	-3,99094	+5,27237	-1,69449	+22,28549	+1,97526	-3,48424
III	-4,44045	+5,69156	-1,68052	+20,87501	+1,96710	-3,62013
IV	-4,84685	+6,06705	-1,67548	+19,46454	+1,96415	-3,73761

gekommen war, wurde er gezwungen, seinen Höhenzuwachs zu steigern.

All diese Faktoren modifizieren den Wachstumsgang in unkontrollierbarer Weise. Sie haben zur Folge, daß die Ergebnisse von Stammanalysen nur in seltenen Fällen genaue Konstantenbestimmung zulassen. Ganz ähnlich ist es auch mit Werten, die man für Bestände findet. Die Erscheinung der Bonitätsänderung innerhalb kurzer Fristen ist allgemein bekannt. Hiermit fällt aber auch die Möglichkeit der Extrapolation, graphisch oder rechnerisch, der Alterswerte aus dem Jugendwachstum, selbst dann, wenn man von der Zyklenüberlagerung absehen wollte. Es war dies anders bei der Untersuchung der schnellwüchsigen Pappel, bei der nur kurze Umtriebe interessieren (SCHRÖCK und STERN, 1952), auch die bessere Differenzierung der Serien bei der Pappel spielt hier herein. Später werden wir sehen, wie man unter bestimmten Voraussetzungen doch durch Analogieschlüsse diese Schwierigkeiten überwinden kann.

Es bleibt noch die Beeinflussung des Wachstumsganges durch gleichmäßig anhaltende und wirkende Standortunterschiede zwischen zwei Serien derselben Art. Hier kann man die Ertragstafeln heranziehen, die genügend fundiert sind, um genaue Werte zu liefern. Auf den Abb. 4 und 5 sowie den Tab. 2 ist für die Kieferntafel alles Notwendige zusammengestellt. Zum Vergleich wurde auch die Fichtentafel herangezogen. Die Endgröße für den III. Zyklus wurde aus der Zuwachskurve gewonnen. Am besten folgten die I. und III. Bonität der Funktion, deshalb wurde der zwischen den Endgrößen dieser Bonitäten vorliegende Unterschied Grundlage der weiteren Berechnung. Die II. Zyklen für die I. Bon. wurden aus 5 Stammanalysen bestimmt. Zusammen ist dann die Summe beider anzusetzen, die jedoch noch etwas zu erhöhen ist, um den Besonderheiten der so erhaltenen Verteilung Rechnung zu tragen. Die Darstellung Abb. 4 und 5 zeigt, daß man diese Art der Rechnung wohl vertreten kann.

Das Verhalten der beiden Holzarten Kiefer und Fichte ist also grundsätzlich gleich, jedoch sind graduelle Unterschiede vorhanden: Einer bei der Fichte geringeren Herabsetzung der Endgröße entspricht eine ausgeprägtere Verschiebung der org. Zeit. Damit ist ihre Reaktion auf den Standort stärker als bei der Kiefer, was aus den praktischen Untersuchungen auch hervorgeht (HENNECKE 1952).

Die Affinität der Bonitäten untereinander ergibt sich von selbst aus den Darstellungen. Der parallele Verlauf der Geraden zeigt eine nur ganz unwesentliche Änderung, praktisch ein Gleichbleiben der Konstanten c_1 , während c_2 mit sinkender Bonität kleiner wird. Die Fichte weist gegenüber der Kiefer gleichbleibend höheres c_1 auf. Damit können für unsere Waldbäume dieselben Verhältnisse angenommen werden, die BACKMANN (1943a) für andere Organismen nachgewiesen hat: Die doppelte Affinität zwischen erblich gleichwertigen, unter verschiedenem Milieu erwachsenen Serien. Ein Fall von doppelter Affinität bei Fichte, den er im Material v. GUTTENBERGS fand, kann so auch auf die gleiche Ursache zurückgeführt werden.

Man kann also festhalten: Geringerer Standort hat niedrigere Endgröße zur Folge, längeres Leben, bedingt durch Absinken von c_2 , die Kulmination des Zuwachses tritt später ein, wie ja bekannt. Daß u. U. durch Standortfaktoren auch eine andere Wirkung erzielt werden kann, wird noch gezeigt werden.

In Tab. 3 wird durch eine Rechnung gezeigt, daß es tatsächlich mit großer Genauigkeit möglich ist, die

Tabelle 3a.

1. Ordinatenaffine Transformation, ausgehend von den Endgrößen.

$$\begin{aligned} b_{IV/I} &= 1,55102 \\ b_{IV/II} &= 1,36734 \\ b_{IV/III} &= 1,18367 \end{aligned}$$

2. Affine Proportionen der Zeit.

$$\begin{aligned} b_1 &= \frac{c_{12}}{c_{11}} & b_0 &= \frac{c_{22} - c_{21}}{c_{11}} \\ b_1 IV/III &= \frac{1,52673}{1,52633} & \log b_0 IV/III &= -\frac{2,6821 + 2,74727}{1,526633} \\ & & b_0 IV/III &= 1,0932 \\ b_1 IV/II &= \frac{1,52706}{1,52633} & \log b_0 IV/II &= -\frac{2,64096 + 2,74727}{1,52633} \\ & & b_0 IV/II &= 1,174 \\ b_1 IV/I &= \frac{1,52759}{1,52633} & \log b_0 IV/I &= -\frac{2,59815 + 2,74427}{1,52633} \\ & & b_0 IV/I &= 1,2521 \end{aligned}$$

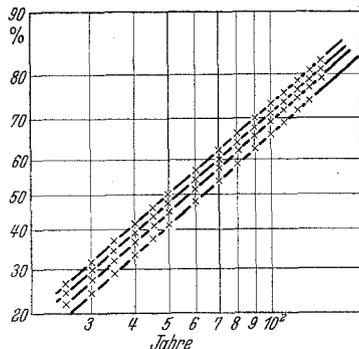


Abb. 4. Mittl. Höhe der Tafel Kiefer Schwappach 08, Bon. I-IV im log. Wahrscheinlichkeitsnetz.

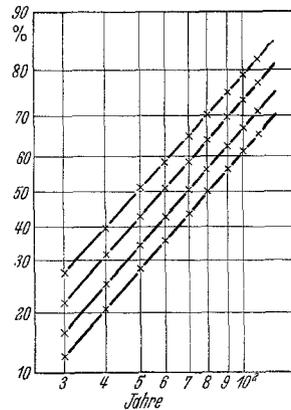


Abb. 5. Tafel Fichte 02, mittl. Höhe im log. Wahrscheinlichkeitsnetz.

Tabelle 3b. Konstruktion der I. Bonität aus der IV. aufgrund der errechneten Affinitätsverhältnisse.

Sp. 1 t (IV. Bon.)	Sp. 2 t (I. Bon.)	Sp. 3 Wachstum IV. Bon. bei t_1 (theor.)	Sp. 4 Wachstum affin zu Sp. 3 bei t_2	Sp. 5 I. Bon. beob. bei t_2
40	31,95	8,21		
50	39,93	10,14	15,73	15,7
60	47,92	11,76	18,24	18,6
70	55,91	13,13	20,36	20,56
80	63,89	14,38	22,30	22,48
90	71,88	15,43	23,93	24,00
100	79,87	16,34	25,34	25,4
110	87,85	17,13	26,57	26,64
120	95,84	17,76	27,55	27,52
130	103,83	18,38	28,50	28,48

eine Bonität aus der anderen zu errechnen. Die V. Bonität fällt hier jedesmal aus dem Rahmen, man könnte ihren theoretischen Verlauf natürlich jetzt aus den Konstanten errechnen, doch scheint dies wenig sinnvoll zu sein, da sie meist das Ergebnis schon pathologischer Standortminderungen sein dürfte. Die empirisch gewonnenen Zahlen haben immer die größere Wahrscheinlichkeit.

Untersuchungen an Stämmen verschiedener Baumklasse in einem aus einem einzigen Klon gebildeten Pappelbestand haben wahrscheinlich gemacht, daß in diesem Falle auch die Änderung von c_2 maßgebend war (SCHRÖCK und STERN 1952).

2. Der Einfluß des Erbgutes.

Unterschiedliche Provenienz. Für die Kiefer hat MITSCHERLICH (1949) eine Anzahl von Lokaltafeln verglichen. Danach kann das relative Verhalten sehr unterschiedlich sein. Leider war uns dies Material nicht zugänglich, doch gibt WIEDEMANN (1951) zwei Tafeln an, die I. Bon. Nordostpreußen und die III. Lausitz. In Abb. 6 ist der Vergleich dieser Tafeln mit der Einheitstafel gezeigt. Lausitz III. zeigt bei höherem c_2 eine geringere Endgröße, Nordostpreußen bei geringerem c_2 eine größere Endgröße. Es kann dies nun das Ergebnis sowohl erblicher als auch standörtlicher Unterschiede sein. Vielleicht hat die letztere Auslegung die größere Wahrscheinlichkeit, wenn man folgendes bedenkt: Man hat nach den

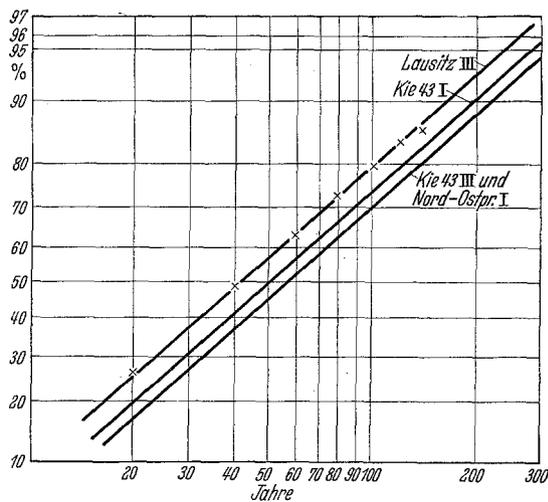


Abb. 6a. Lokaltafel Lausitz III, Schwappach o8 I., Nordostpreußen I. mittl. Höhe im log. Wahrscheinlichkeitsnetz.

Ergebnissen der Provinzversuche einige Sicherheit dafür, daß die Provenienzen am neuen Anbauort ihren Wachstumsrhythmus beibehalten, wenn nicht pathologische Momente hereinspielen (WIEDEMANN 1951). Ostpreußische Kiefern zeigen in den Provenienzversuchen nur geringfügige Unterschiede im Wachstum gegenüber den Brandenburgischen. Auch MITSCHERLICH (1949) glaubt, die Besonderheiten der Ostpreußen aus dem Klima Ostpreußens erklären zu können.

Nun hat BACKMANN nachgewiesen, daß gerade die Temperatur einen anderen Einfluß hat wie diejenigen Standortsfaktoren, deren Wirksamkeit im Komplex die Ertragstafelbonitäten bestimmten: Steigende Temperatur setzt die Endgröße herab und erhöht den relativen Wert von c_2 (BACKMANN 1943a). Interessant ist weiter, daß auch die beiden Lokaltafeln kaum Unterschiede in c_1 ergeben. Die Tafel Nordostpreußen zeigt überdies mit der III. Bonität der Schwappachschen Tafel gleiches c_2 , so daß hier der Sonderfall einfacher Ordinatenaffinität gegeben ist. Die Umrechnung der einen Tafel in die andere erfordert also keinen gesonderten Vergleich der physikalischen Zeiten, sondern kann durch direkte Umformung mit einer Konstanten vorgenommen werden, wie dies in Tab. 4 durchgeführt ist.

Tabelle 4. Lokalertragstafeln Nordostpreußen I. Bon. Lausitz III. Bon. im Vergleich zu Tafel Wied. 43.

Alter	Wied. 43 I. m	NO Preußen I. m	Wied. 43 III. m	Lausitz III. m	Wied. 43 III. %	NO Preußen I. %	NO Preußen affin aus Wied. III. m
20	8,4	7,5	5,0	6,8	17,3	18,6	—
40	15,7	15,0	10,7	12,5	36,8	37,3	14,9
60	21,6	20,9	15,0	16,2	51,8	51,9	20,8
180	25,4	25,0	18,1	18,8	62,4	62,1	25,1
100	28,0	28,0	20,3	20,3	70,1	69,5	28,2
120	30,0	30,5	22,0	21,6	76,0	75,8	30,5
140	31,5	32,3	23,1	22,2	79,5	80,2	32,1

Ordinatenaffine Transformation

Endgrößen Wied. 43 I. 38 m
Wied. 43 III. 29 m
NO Preuß. I. 40,25
Lausitz III. 25,75

Nord-Ostpreußen I.: Kie. 43 III

$$\frac{40,25}{29} = 1,388$$

Die Kieferntragstafel ILVSSALOS (1920) für die Waldtypen Finnlands ist für unsere Zwecke von besonderem Interesse, denn sie ist auf anderer Grundlage zusammengestellt wie unsere Tafeln. In Finnland teilt man die Wälder in Waldtypen ein, deren Grundlage die Bodenflora ist. So sind in fallender Bonität nach den Charakterarten die Kiefernwälder eingeteilt in:

OMT = Oxalis-Myrtillus-Typ
MT = Myrtillus-Typ
VT = Vaccirium-Typ
CT = Calluna-Typ
CCT = Cladonia-Typ.

Diese Art der Klassifizierung ist in Mitteleuropa aus mehreren Gründen nicht mit gleicher Brauchbarkeit durchzuführen. Es ist für unseren Zweck aber wesentlich, hier eine Tafel untersuchen zu können, deren Bonitäten auf derartiger, natürlicher Grundlage aufgebaut sind. Subjektive Momente sind hier ausgeschlossen. Die Nachteile des Aufbaus auf nicht durchforsteten Flächen wurden bereits hervorgehoben. Trotzdem lassen sich die Höhenreihen der besseren Typen noch gut der Funktion anpassen. Eine Ausnahme macht der OMT, der nur durch eine geringe Zahl von Flächen vertreten ist. Auch die angegebenen Oberhöhen fügen sich der Funktion. Die organische Zeit weist zu unserer Kiefer so grundlegende Unterschiede auf, daß man annehmen könnte, es handelt sich um einen anderen Formenkreis der Kiefer. Die Lebensdauer ist kürzer, die Endgröße geringer. Wie aus Abb. 6b hervorgeht, ändern sich in den geringeren Bonitäten auch die Konstanten c_1 stärker. Damit erhalten wir eine Bestätigung für das geringe Absinken von c_1 in Tab. 2b mit fallender Bonität. Jedenfalls lassen sich die hier gefundenen Unterschiede nicht mehr durch Besonderheiten des Standortes erklären. Hierzu einige Zahlen:

c_1 beträgt etwa 2,26 gegenüber 1,52 der Schwappachschen. Es wird mit geringerer Bonität laufend etwas kleiner, wie auch andeutungsweise bei der Schwappachschen Tafel.

c_2 schwankt zwischen —3,66 und —4,45, die Gesetzmäßigkeit seiner Bewegung ist die gleiche wie bei der Schwappachschen Tafel.

Unterschiedliches Wachstum bei Selektion innerhalb der Provenienz. Damit ist wieder der Ausgangspunkt der Arbeit erreicht. Tab. 5 gibt das Ergebnis der Aufnahme der W. WETTSTEIN-Kulturen, errechnet nach der im ersten Teil geschilderten Methode. Auch die Angaben über Alter usw. der Kulturen sind im ersten Teil festgelegt.

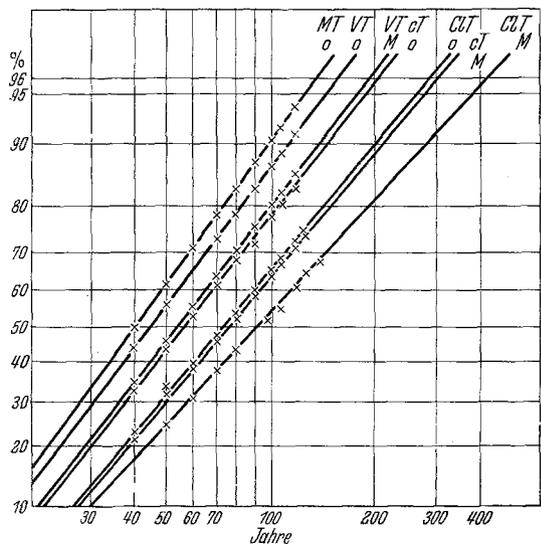


Abb. 6b. Mittl. und Oberhöhe der Kieferntafel LIVESALOS im log. Wahrscheinlichkeitsnetz.

Es fällt auf, daß die Ergebnisse verhältnismäßig einheitlich sind. Daß also diejenigen Nachkommenschaften, die in einer der Kulturen überlegen sind, auch in den anderen sich ähnlich verhalten und zwar auf ganz unterschiedlichen Bonitäten. Kommt bei den ungesicherten Nachkommenschaften einmal ein derartiger Ausreißer vor, so kann er meist an Ort und Stelle durch Schädigungen entweder der Standardreihe oder der Nachkommenschaft selbst ausgeschaltet werden. Man kommt auf diese Art bei der Kiefer zur

Tabelle 5a. Zusammenstellung der gesichert überlegenen Nachkommenschaften.

Nr.	Jg. 84	Jg. 100	Jg. 104	Brigittenhof
M 23	+	++		
M 46	++	+	+	
M 48	++	+	+	
M 66		+	++	+
M 67		++	+	+
M 69		+	++	++
M 72	—	+	++	++
M 73			++	++
M 80			++	+
M 33	+	++		
M 37	+	+	++	

Es bedeuten:

- negativ gesicherte Differenz
- negativ ungesicherte Differenz
- ++ positiv gesicherte Differenz
- + positiv ungesicherte Differenz

gleichen Anschauung wie MÜNCH (1948) bei seinen Fichtennachkommenschaften: Bodenrassen sind am untersuchten Material mit Sicherheit nicht nachzuweisen.

Besonders interessant ist in diesem Zusammenhang die Tab. 6, die Nachkommenschaften und zugehörige Mutterbäume in Beziehung setzt. Die Leistung des

Tabelle 5b. Zusammenstellung der negativ gesicherten Nachkommenschaften.

Nr.	Jg. 84	Jg. 100 Höhe	Jg. 104	Brigittenhof
M 15		—		—
M 31		—		—
M 74	—	—		—
M 76	—	—		—
M 82		—		—
M 83	—	—		—
M 87	—	—		—
M 90	—	—		—
M 91	—	—		—
M 94		—		—

Tabelle 5c. Zusammenstellung der Nachkommenschaften, die keine gesicherte Differenz aufweisen.

Nr.	Jg. 84	Jg. 100	Jg. 104	Brigittenhof
M 4		+		—
M 11		—		—
M 27	+	+		
M 29	+	+		
M 30	+		—	
M 34		+	+	
M 35	+	—	—	
M 38	—	+	+	
M 40	+	—	+	
M 42	+	+	+	
M 44	—	+	+	
M 47		+	+	
M 49	+		—	
M 51	—	+	—	—
M 52			+	+
M 57	—		+	+
M 58			—	+
M 59			+	—
M 65			+	+
M 70		+	—	+
M 71	—		—	—
M 77	—		—	—
M 84	+	—	+	—
M 92	+	+	+	
M 95	—		—	
M 99	+	+	+	
M 101		—	+	
M 102	—	+	—	
M 105	—	—	—	
M 39		—	—	
M 32	—	—	—	
M 75	—		+	+
M 89	—	+	—	

Tabelle 5d. Zusammenstellung der zweifelhaften Nachkommenschaften.

Nr.	Jg. 84	Jg. 100	Jg. 104	Brigittenhof
M 12		(++)		—
M 26	(-)	(++)		
M 39	(+)	—	—	
M 43	(-)	++	+	
M 45	++	+	—	
M 50	—	+	—	
M 53	—	+	+	—
M 55	—	+	—	—
M 56	—		++	+
M 62		—	+	
M 68		—	++	+
M 78	—	++	+	
M 79	+		—	
M 85	+		—	—
M 86		++	—	
M 88	—	—	++	
M 93	+	—	—	
M 98	(-)	+	++	
M 100	—	++	+	

Mutterbaumes ist zum umgebenden Bestand errechnet. Leider konnten nur die Müncheberger Mutterbäume herangezogen werden, da für die anderen das Unterlagenmaterial verloren ging, oder die Altbäume jenseits der Oder stehen. Aber auch hier ist die Korrelation schnellen Jugendwachstums mit nachlassender Leistung im Alter unverkennbar. Die Altbäume stammen aus zwei Beständen der Stadtforst Müncheberg, von denen der eine 85 etwa, der andere über 120 Jahre alt war. Bezeichnenderweise ist der Anteil an jugendwüchsigen Nachkommenschaften im älteren Bestände geringer, dafür überwiegen hier die in der Jugend langsamwüchsigen.

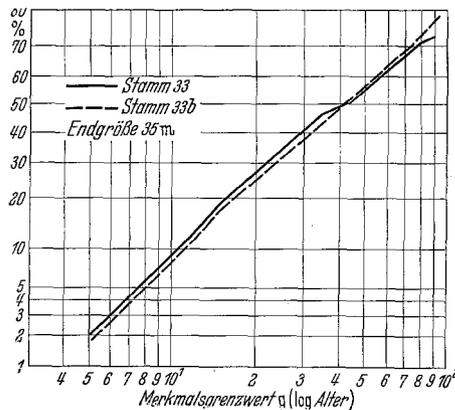


Abb. 7. Mutterbaum M33 WETTSTEINS mit zwei Nachbarn im log. Wahrscheinlichkeitsnetz.

Es war noch die Frage zu klären, ob auch die Mutterstämme in der Jugend gleiches Verhalten gezeigt hatten wie ihre Nachkommenschaften. Abb. 7 zeigt das Wachstum des Mutterbaumes M33 im Vergleich zu zwei Nachbarn. Es sind die drei Stämme der Abb. 8. M33 hatte eine überlegene Nachkommenschaft. Es ist noch zu bemerken, daß keinerlei Beinträchtigung des Kronenraumes eingetreten war, wie auch aus Abb. 8 ersichtlich. Das Beispiel zeigt,

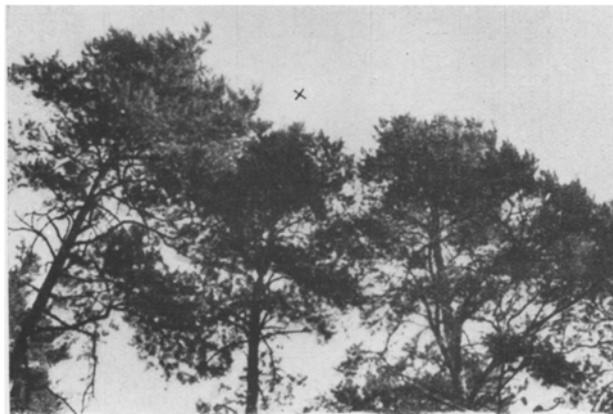


Abb. 8. Baum M33 mit den beiden Nachbarn, Aufnahme des Kronenraumes. (x M33) Phot. STERN.

daß unsere Erwartung berechtigt war, auch der Mutterstamm war in der Jugend überlegen. Erst später wurde er eingeholt und überholt.

An dieser Stelle muß noch eine theoretische Betrachtung über das Wachstum angeschlossen werden: Im Anschluß an BERTALANFFY gibt BACKMANN (1943c) drei unterschiedliche Typen an:

1. Ein Typ, der zunächst schnell wächst und dessen Wachstum dann langsam abklingt = zunächst Raum gewinnend, dann sich Zeit lassend.

2. Ein Typ, dessen Wachstum sich mehr gleichmäßig über das gesamte Leben verteilt.

3. Der dem ersten entgegengesetzte Typ mit zunächst langsamem, dann aber nachhaltigem Wachstum = zunächst sich Zeit lassend, dann Raum gewinnend.

Diese drei Typen sind natürlich relativ zu Lebensdauer und Endgröße auszuscheiden. Trotzdem ist die Bezeichnung Raum-Zeittyp für den ersten und Zeit-Raumtyp für den letzten sehr treffend auch für die von uns gefundenen Verhältnisse. Man könnte also diese Typenbezeichnung auch bei der Kennzeichnung der bei der Selektion auftretenden Typen verwenden, zwischen den Holzarten sind sie uns seit langem bekannt.

Wie kommen nun derartige Unterschiede vom Standpunkt unserer Theorie aus zustande? Die organische Zeit wird durch c_1 und c_2 reguliert, hier müssen also auch die Unterschiede liegen. Wenn wir annehmen könnten, daß die Konstante c_2 allein veränderlich sei, so könnten wir uns die Verhältnisse leicht erklären und aus dem Jugendwachstum sehr weitgehende Schlüsse ziehen. Daß c_1 weitgehend innerhalb der Art konstant bleibt, hat BACKMANN gezeigt, doch zeigen seine Untersuchungen über das Wachstum der Frau (BACKMANN 1940) den bedeutendsten Einfluß auch der Konstanten c_1 . Abb. 12 macht wahrscheinlich, daß innerhalb der Kiefernprovenienz die von BACKMANN für diesen Fall vorausgesagten Verhältnisse der Konstanten auch vorliegen: Größeres c_1 ist mit absolut größerem c_2 gekoppelt. Weiter ist nicht eindeutig klar, daß mit geringeren Werten von c_2 unbedingt eine größere Endgröße verbunden sein muß. Nach der für die Konstante k_0 gültigen Gleichung (s. o.) muß mit einer Änderung von k_0 eine Änderung von c_2 verbunden sein, da sonst die Endgröße sich ungeheuer ändern würde. Blicke k_0 annähernd konstant, so hätte tatsächlich jede Änderung von c_2 eine Änderung der Endgröße zur Folge. Abb. 9 zeigt schematisch die vorhandenen Möglichkeiten bei Änderung von c_2 . Bei den Einzelstammnackommenschaften scheint der Fall steigendes c_2 , sinkende Endgröße realisiert zu sein. Diese Art der Betrachtung hat trotz der Änderung auch von c_1 einige Wahrscheinlichkeit für sich.

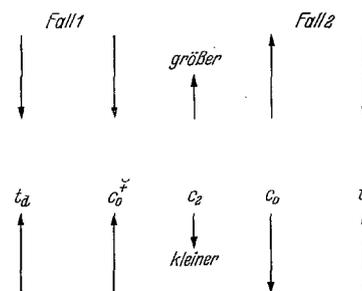


Abb. 9. Schematische Darstellung der Möglichkeiten der Veränderung von c_0 und Lebensdauer bei Änderung von c_2 .

Muß es nun wirklich immer so sein, daß mit schnellerem Jugendwachstum langsames im Alter gekoppelt ist? Bei der Kiefer scheint es tatsächlich der Regelfall zu sein, es fand sich keine Ausnahme im untersuchten Material. Damit ist aber nicht gesagt, daß es tat-

sächlich nur derartige Typen gibt. Wahrscheinlich ist, nachdem die hier gefundenen Verhältnisse etwa der Wirkung des Temperaturfaktors entsprechen, daß auch der umgekehrte Fall genetisch zu realisieren ist. Nur scheint dieser Fall der seltenere zu sein.

Tabelle 6a.

Mutterbaum Nachkommenschaft	+	etwa durchschnittlich	-
++	—	—	6
+	4	4	5
+(?)	1	—	4
---	4	2	2
-	4	1	2
-(?)	4	2	—

Tabelle 6b.

Mutterbaum Nachkommenschaft	+	etwa durchschnittlich	-
+	5	4	15
-	12	5	4

Es bedeuten:

- ++ gesichert überlegen
- + überlegen
- +(?) wahrscheinlich überlegen
- gesichert unterlegen
- unterlegen
- (?) wahrscheinlich unterlegen

Dies Ergebnis war zunächst überraschend, sollten doch nach der Auffassung WETTSTEINS (1949) die Jugendunterschiede die Grundlage einer Selektion bilden. Wir haben aber an anderen Objekten Fälle,

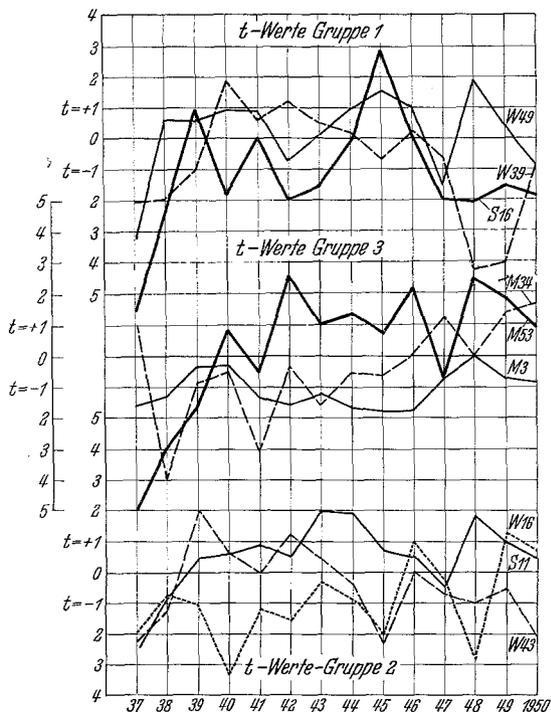


Abb. 10. Relative Zuwächse von 9 Nachkommenschaften in Jg. 1900.

die auf die gleichen Verhältnisse schließen lassen: Einmal die sog. luxurierenden Pappelbastarde STOUT und SCHREINERS, dann die Kiefernprovenienzkreuzungen DENGELERS (SCAMONI 1950), bei denen man ebenfalls Heterosis annahm. Man sollte sich also vor derartigen frühen Folgerungen hüten. Ein verdäch-

tiges Merkmal ist auf alle Fälle frühzeitiges Blühen und Früchten, denn es ist der Ausdruck des Erreichens eines gegenüber noch nicht fruchtenden gleichaltrigen Individuen fortgeschrittenen Entwicklungsabschnittes.

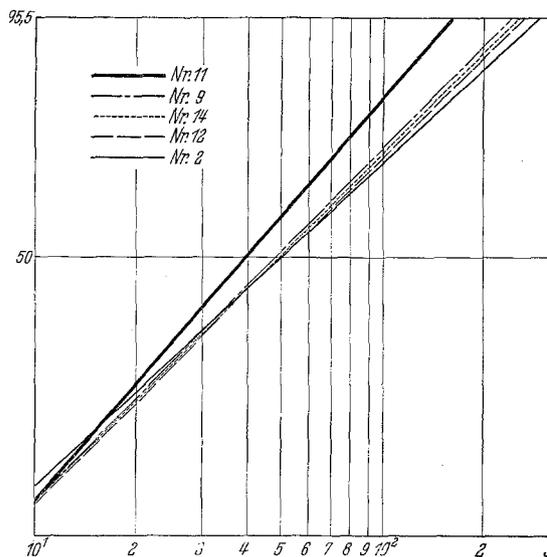


Abb. 12. Stammanalysen von I. Bon. im log. Wahrscheinlichkeitsnetz.

Es fällt mit diesen Beobachtungen aber auch die sehr vereinfachende Vorstellung von Wuchsgenen, wie sie noch LANGNER (1951) akzeptiert. Die das Wachstum bedingenden Gene brauchen durchaus nicht während des ganzen Lebens die Verhältnisse zu vergleichender



Abb. 13. *Antirrhinum majus*, blühend Standardsippe, nicht blühend „heroina“, beide gleich alt. Phot. KUCHELENZ.

Serien gleichmäßig zu gestalten. Wir zeigen das noch einmal ausdrücklich an Abb. 13. Das Wachstumsgen „hero“ bei *Antirrhinum majus* erzeugt nicht nur eine höhere Endgröße, es ist gleichzeitig Ursache eines bis zu mehreren Wochen verspäteten (gegenüber der Standardsippe) Blühens. Leider konnten in diesem Jahre exakte Wachstumsvergleiche am Löwenmaul noch nicht durchgeführt werden, von ihnen erwarten wir entscheidende Einblicke in das Wesen der Wuchsgene.

Als weiteres Beispiel bringen wir eine Stammanalyse v. GUTTENBERGS (nach BACKMANN 1943b) an Fichte im Vergleich zur zugehörigen Ertragstafel:

Alter	Bon. II, 5	Differenz
30	6,8	-0,5
40	11,0	-1,0
50	15,0	-1,4
60	18,3	-1,4
70	21,1	-1,4
80	23,4	-1,1
90	25,4	-0,7
100	27,1	-0,3
110	28,7	-0,1
120	30,1	+0,2

Praktische Anwendung der Ergebnisse auf die Selektionszüchtung mit dem Ziel der Steigerung der Wüchsigkeit.

Ausdrücklich beschränken wir uns hier auf die Selektionszüchtung, denn bei Artkreuzungen und Herkunftskreuzungen können auf dem Umweg über den Mutterbaum keine Schlüsse gezogen werden. Das Verfahren ist klar: Kombinierte Beurteilung von Eltern und Nachkommenschaft. Es ist hierzu nicht notwendig, daß mit einer Standardsorte gearbeitet wird, wohl aber ist es notwendig, daß der zu untersuchende Elter im gleichaltrigen Reinbestand steht, denn nur so kann man seine relative Leistung beurteilen. Bäume in Misch- oder ungleichaltrigen Beständen sind nicht zu verwenden. Auch bodenkundliche wie klimatische Untersuchungen, sie können noch so genau sein, vermögen nicht die Grundlage für einen exakten Vergleich zu liefern. Es werden zur weiteren Züchtung dann nur solche Stämme ausgelesen, bei denen die Wachstumsanalyse ein gleiches Bild ergibt wie die Nachkommenschaft. Zu empfehlen wäre eine varianzanalytische Verrechnung des umgebenden Bestandes. Abb. 10 zeigt das relative Verhalten einiger Nachkommenschaften (im Vergleich zum Standard) in Jag. 100. In einigen Fällen ist deutlich die Tendenz nachzulassen oder aufzuholen erkennbar.

Die unter verschiedenen Standortsverhältnissen fast gleich bleibende Konstante c_1 sichert bei etwa gleicher Änderung der Konstanten c_0 in den zu vergleichenden Wachstumsserien der gleichen Art und Provenienz Gleichbleiben der relativen Wachstumswerte der Serien auch auf unterschiedlichen Standorten. Hierdurch gewinnt die eingangs erwähnte Tatsache des Fehlens von Bodenrassen ein ganz anderes Gesicht. Wenn man nun noch annimmt, daß Witterungsschwankungen sich auf alle im Herrschenden stehenden Bäume etwa gleich stark auswirken, so ergibt sich die Möglichkeit, den Einzelstamm direkt mit dem Bestandesdurchschnitt in Vergleich zu setzen. Wenn (auf besseren Bonitäten) die Abweichung vom Normaltyp der Tafel nicht allzu groß ist, so kann man den Bestandesdurchschnitt auf diese korrigieren und erhält so die Möglichkeit, auch über die Art der Änderung im Konstantenverhältnis Rückschlüsse zu ziehen.

Kann man aber annehmen, daß Witterungsschwankungen sich etwa gleich stark auf die Bestandesglieder auswirken? Nach WECK (1948) leisten Bäume mit größerer Krone nach feuchten Jahren mehr als solche mit kleineren Kronen, d. h. gemessen an der vorherigen Zuwachsleistung. Man kann also nur Stämme

etwa gleichen Kronenvolumens vergleichen. Nach WIEDEMANN (1951) zeigten alle Provenienzen der Choriner Fläche etwa gleichen Zuwachsrückgang nach Trockenjahren, wieder gemessen an der Leistung vor der Trockenperiode. Weiter glaubt er, daß alle Provenienzen am neuen Anbauort den gleichen Wachstumsrhythmus beibehalten, der nur durch pathologische Einflüsse zu verändern sei. Schließt man sich der Meinung dieser Autoren an, so muß man das am WETTSTEINschen Material gefundene Ergebnis als Regelfall ansehen. Prof. Dr. MITSCHERLICH, Paulinenaue, teilte Vf. mündlich mit, daß Sortenunterschiede im Hinblick auf die Konstantenbildung in seinem Ertragsgesetz noch nicht untersucht seien. Für uns liegt hier ein dringendes Problem, das zu klären wahrscheinlich dem Forstpflanzenzüchter vorbehalten ist, denn er kann es sich nicht leisten, induktiv für jeden Boden jede Sorte zu versuchen, was für die landwirtschaftliche Züchtung höchst einfach ist. Infolgedessen ist sie auch weniger daran interessiert, woraus es sich auch erklärt, daß diese doch recht einfache und naheliegende Fragestellung noch nicht bearbeitet ist.

Über den Einfluß vorübergehender Hemmung oder Förderung des Wachstums auf dessen weiteren Verlauf.

WECK (1950) stellt in seiner Arbeit, die ebenfalls Wachstumsgesetze zum Gegenstand hat, eine Ertragstafel für in der Jugend unter Druck erwachsene Kiefern auf. Diese Tafel scheint auf den an anderen Objekten gewonnenen Ergebnissen der BACKMANNschen Schule zu basieren. Er kommt zu dem Schluß, daß Bestände unter Schirm erzogener Kiefern etwa vom 100. Jahr ab mehr leisten, als auf vergleichbarem Standort stockende, aber aus Freikultur hervorgegangene. Es ist natürlich sehr schwer, hierüber an Waldbäumen exakte Versuche anzustellen. In den meisten Fällen wird eine Vergleichsmöglichkeit nicht vorhanden sein. Man muß also, um hier zu wahrscheinlichen Daten zu gelangen, sehr großes Material untersuchen. Aus der Arbeit WECKs (1950) ist nicht zu ersehen, ob sie auf am Objekt selbst gewonnenen Erkenntnissen oder auf Analogieschlüssen beruht. Wenn man eine solche Tafel auf Analogieschlüssen aufbaut, so muß man sich zunächst über die Art der Änderung der Wachsfaktoren unter Schirm gegenüber der Freifläche klar sein. Offenbar ist hier ein ganzer Faktorenkomplex geändert, dessen Glieder z. T. gegeneinander wirken. Die Temperaturextreme sind gemildert, der Wasserhaushalt ist, zumindest auf geringeren Standorten, vielfach ungünstiger, der Lichteinbruch ist geringer. Hinzu kommt eine große Anzahl anderer Faktoren, fördernd oder hemmend, die in ihrer Wirkung nicht zu übersehen sind, wohl auch vom Standort zu Standort, ja von Jahr zu Jahr sich ändern können. Ganz allgemein wird man aber das Zusammenwirken dieser Faktoren als gegenüber denen der Freifläche hemmend ansehen können.

Wie ist nun die Auswirkung derartiger Jugendbedingungen auf das Wachstum nach Abräumen des Oberstandes? Allgemeine Untersuchungen hierüber sind spärlich, doch kann EDLEN (1943) an Hand von eigenen Arbeiten und von vielen Literaturangaben für das Tierreich eine umfassende Übersicht geben. Hiernach wirken alle hemmenden Faktoren in gleicher Richtung, alle fördernden ebenfalls. Eine Ausnahme macht vielleicht auch hier der Temperaturfaktor, der

im Schema der Wirkung der Konstanten c_2 den Fall sinkender Endgröße bei steigendem c_2 (mit zunehmender Temp.) realisiert (EDLEN 1943). Über die Wirkung der Temperatur kommt übrigens EDLEN zu einer Wirkung auch dieses Faktors, wie ihn MITSCHERLICH (1947) nach seinem Ertragsgesetz für das Pflanzenwachstum bei unterschiedlicher Ernährung berechnet hätte. Es ist also wahrscheinlich, daß auch für das Pflanzenreich die gleichen Gesetzmäßigkeiten Gültigkeit haben. Einen Überblick über die Wirkung von Jugendhemmung oder Jugendförderung gibt Tab. 7. Die Ergebnisse der Tabelle wurden an *Daphnia magna* gewonnen. Für *Daphnia* ist Licht ein hemmender, Dunkelheit ein fördernder Faktor. Den schwedischen Bezeichnungen folgend, wurde die Bezeichnung L = Licht, M = Dunkelheit beibehalten (EDLEN 1943). ML bedeutet also, daß nach anfänglicher Dunkelheit die Tiere im Licht gehalten wurden. Die Dauer der jeweiligen Vorbehandlung war wechselnd, in der Tab. 7 sind jedoch die Ergebnisse für jede Gruppe zusammengefaßt. Am besten hinsichtlich der Endgröße schneiden die MLM-Tiere ab, also die intermittend gehemmten, jedoch ist ihre Lebensdauer in so bemerkenswerter Weise erhöht, daß man sich entscheiden müßte, ob hier noch ein wirtschaftlicher Nutzeffekt vorliegt, vorausgesetzt natürlich, daß es sich um ein anderes Objekt als den Wasserfloh gehandelt hätte.

Tabelle 7. Wachstum von *Daphnia magna* unter verschiedenen Lichtverhältnissen und sonst konstanten Bedingungen.

Gruppe	Alter	Endgrößen
L	73,8 ± 1,5	4,59 ± 0,03
M	62,0 ± 2,9	5,35 ± 0,06
LM	79,4 ± 2,3	5,22 ± 0,03
ML	64,7 ± 1,4	4,75 ± 0,03
LML	89,7 ± 3,1	4,97 ± 0,05
MLM	80,7 ± 2,4	5,44 ± 0,04

L = Licht-Gruppe

M = Dunkel-Gruppe

ML = Dunkel-Licht usw.

Alter und Endgrößen beziehen sich auf alle 3 Zyklen. (Tab. aus EDLEN 1943 gekürzt).

Nach Schw. 08 erreicht die Kiefer auf I. Bon. mit 120 Jahren 80% ihrer Endgröße. Es wurde absichtlich die I. Bon. gewählt, da man annehmen kann, daß im Laborversuch EDLENS die Verhältnisse optimal waren. Beim Vergleich der Gruppen tritt nun folgendes ein:

Gruppe	Alter b. 80%	Größe err. nur III. Zykl.
M	27 Tage	3,28 mm
LM	34 Tage	3,43 mm
MLM	34 Tage	3,66 mm

Vergleicht man aber nun die bei 27 Tagen gültigen Werte:

M	27 Tage	3,28 mm
LM	27 Tage	3,27 mm
MLM	27 Tage	3,29 mm

Woraus ersichtlich ist, daß bei identischem Verhalten der Kiefer auf I. Bon. absolut kein Erfolg beobachtet worden wäre. Da nun aber die Umtriebe auf I. Bon. nur in den seltensten Fällen bei 120 Jahren liegen werden, gestalten sich in Wirklichkeit die Verhältnisse noch ungünstiger. Es mag allerdings dahingestellt bleiben, ob die obige Rechnung überhaupt

sinnvoll ist. Wir haben bereits am Beispiel der Fi- und Kie-Ertragstafeln gesehen, daß sich bei grundsätzlich gleichem Verhalten doch so entscheidende Unterschiede im Reaktionsvermögen der Arten bemerkbar machen, daß ein derartiger Vergleich in keinem Falle ein Resultat liefern wird, das auf Wahrscheinlichkeit Anspruch zu erheben vermag.

Die hier von EDLEN nachgewiesene, für den vorliegenden Fall der Erziehung unter Schirm so unangenehme Verlängerung der Lebensdauer ist uns seit langem bekannt. Als Beispiel führen wir eine kleine Zeichnung an (STECH 1931), die für die Tanne die gleichen Möglichkeiten eröffnet. Auch hier streben zwar die Durchmesser der unter Schirm erzeugten Tannen größeren Dimensionen zu, doch erreichen sie in wirtschaftlichen Zeiträumen nicht die Ausmaße der auf der Freifläche erzeugten. Trotzdem mag für die Tanne hier ein positives Moment zu suchen sein, da in Plenterwäldungen allgemein mit anderem Maß gemessen wird.

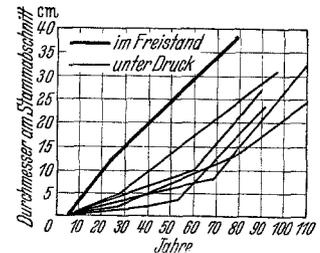


Abb. 11. Wachstum des Durchmessers von verschiedenen erzeugten Tannen nach STECH (1931).

Andere, dieses Problem wirklich exakt behandelnde Arbeiten sind uns nicht bekannt, es können deshalb keine weiteren Rechnungen angestellt werden. Es sei aber darauf hingewiesen, daß u. U. das selektive Unterdrücken der oben als Raum-Zeittypen gekennzeichneten Wuchsformen durchaus in der Lage wäre, eine Überlegenheit der unter Schirm erzeugten Bestände zu bewirken. Doch wäre es nicht angebracht, sich noch weiter auf das Gebiet der Spekulation zu begeben, denn exakte Versuche hierüber stehen noch aus. Wir glauben also nicht, daß es sinnvoll ist, eine Ertragstafel in dieser Art abzuleiten.

Geplante Versuche an 1-jährigen Pflanzen konnten leider in diesem Jahre noch nicht durchgeführt werden.

WIEDEMANN weist darauf hin, daß die jährlichen oder kurzperiodischen Klimaschwankungen größeren Einfluß auf viele biologische Prozesse im Walde haben als beispielsweise die Art der Durchforstung. Deshalb wird man es in Wirklichkeit wohl nie mit fortlaufend ungestörten, unter gleichen Bedingungen ablaufenden Wachstumsserien zu tun haben. Vielmehr wird der vom praktischen Waldbau nur schwer zu realisierende Fall der intermittierenden Behandlung mit irgendeinem hemmenden Faktor praktisch der Regelfall sein. Der Waldbau selbst kann zunächst aus den Erkenntnissen der BACKMANNschen Schule nur wenig verwenden. Lediglich die Art der Auswahl der überzuhaltenden Stämme im Kiefernüberhaltbetrieb findet hier nachträglich seine induktiv bereits geführte Beweisführung: Es werden diejenigen Stämme ausgewählt, die ihrer Krone nach noch zuwachskräftig sind und deshalb von uns unter die Zeit-Raumtypen gestellt würden. Die gefundenen Raum-Zeittypen hatten allgemein früh sich abwölbende Kronen.

Ob man durch die Art der Durchforstung die Leistung reiner Kiefernbestände, etwa durch Entnahme der vorwüchsigen in früher Jugend, merklich verbessern kann, wird nur experimentell zu entscheiden

sein. Herr Forstm. BIER in Sauen hat sich in dankenswerter Weise dieser Frage angenommen. Schon das Ausbleiben von Zuwachsverlusten wäre hier als Erfolg zu werten, wenn man auf diese Art den Wertholzanteil der Bestände erhöhen könnte.

Eine Möglichkeit der experimentellen Bestimmung des II. Zyklus. Aus der Dendrologie ist bekannt, daß man die Jugendform der Cupressineen in manchen Fällen fixieren kann, indem man im Jugendstadium Stecklinge entnimmt und häufig dann beobachtet, daß diese ihren Jugendhabitus beibehalten, weder blühen noch fruchten und nur geringere Dimensionen erreichen als normale Sämlinge oder Stecklinge der Altersform. Zu diesem Zwecke wurde hier eine Anzahl derartiger „Retinisporen“ von *Thuja gigantea* erzeugt. Eine Stammanalyse an einem Altbaum im Forstamt Bad Freienwalde von bester Bonität ergab die voraussichtliche Endgröße der Retinisporen mit etwa 2—3 m. Es bleibt abzuwarten, ob sich unsere Erwartungen bestätigen.

Eine andere Parallele hierzu ist der sog. Jarowisationseffekt an gewissen Wintergetreidesorten, die nur unter bestimmten Bedingungen zum Fruchten gebracht werden können. Auch bei diesen ist vielleicht das auslösende Moment für den III. Zyklus nicht gegeben. Die nicht der winterlichen Kälte oder künstlicher Jarowisation ausgesetzten Pflanzen erreichen ebenfalls nur geringe Größen. Auch hierüber stehen Versuche noch aus.

Zusammenfassung.

1. Die Wachstumsfunktion von BACKMANN wird bezüglich ihrer Brauchbarkeit für die Praxis der Forstpflanzenzüchtung diskutiert. Einfache Verfahren der Konstantenbestimmung aus dem Wahrscheinlichkeitsnetz werden gezeigt. Die zunächst versuchte Extrapolation des Wachstums aus den Jugendwerten wird für die Kiefer als langlebige Holzart aufgegeben. Das Schwergewicht der Untersuchungen hat auf der Erforschung der artgegebenen Zusammenhänge der Konstanten untereinander zu liegen.

2. Ein Verfahren der Sortenbeurteilung auf Wüchsigkeit wird hieraus abgeleitet. Es stellt relatives Wachstum von Nachkommenschaft und Elter in Beziehung und ist nur unter bestimmten Voraussetzungen anwendbar. Seine Anwendungsmöglichkeit wird ausdrücklich auf die Selektionszüchtung beschränkt.

3. Möglichkeiten einer direkten Beeinflussung des Wachstumsganges in praktisch brauchbarer Weise können aus den bisherigen Erkenntnissen der Theorie BACKMANNs noch nicht abgeleitet werden.

Literatur.

1. BACKMANN, G.: Das Wachstum der Bäume. Roux' Archiv 141, (1942).
2. BACKMANN, G.: Die organische Zeit. Kgl. Fysiogr. Sällsk. ts i Lund (1939a).
3. BACKMANN, G.: Methodik der theor. Wiedergabe beobachteter Wachstumsserien. Lunds Universitets Arsskrift 35, Nr. 8 (1939b).
4. BACKMANN, G.: Affiner Wachstumsverlauf. Roux' Archiv 142, (1943a) S. 245—75.
5. BACKMANN, G.: Der Lebenslauf der Organismen nebst kritischen Betrachtungen zu meiner Wachstumstheorie. Ztschr. f. Altersforschung, IV, (1943c) S. 237 bis 290.
6. BACKMANN, G.: Das Wachstum der Frau. Roux' Archiv 140, (1940) S. 315—344.
7. BACKMANN, G.: Wachstum und organische Zeit. Bios Bd. 15, Leipzig (1943b).
8. DAEVES, K. und BECKEL, A.: Großzahlforschung und Häufigkeitsanalyse. Verlag Chemie GmbH, Weinheim und Berlin 1948.
9. EDLEN, A.: Wachstum und Milieu bei *Daphnia magna*. A.—B. Glycerupiska, Univ. Bokhdl., Lund (1943).
10. GEBELEIN, H. und HEITE, H. J.: Statistische Urteilsbildung. Springer Verlag, Berlin (1951).
11. HENNECKE, K.: Wuchsleistung und Anbauwürdigkeit von Fichte und Kiefer auf Sandböden in Schleswig-Holstein. Forstarchiv 23, (1952) S. 25.
12. ILVESSALO, Y.: Ertragstafeln für die Kiefern, Fichten und Birkenbestände in der Südhälfte von Finnland. Acta for. fennica 15, (1920).
13. LANGNER, W.: Kreuzungsversuche mit *Larix europea* D. C. und *Larix leptolepis* GORD. Zeitschrift für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung 1. S. 2 (1951).
14. MEYER, J.: Über die Kronenwölbung und Zuwachsschwankungen der Kiefer in Nordostdeutschland. Zeitschrift F. u. J. H. 8 (1939).
15. MITSCHERLICH, E.: Die Bedeutung der Wuchsgebiete für das Bestandeswachstum der Kiefer. Forstw. Centralblatt 68, (1949).
16. MITSCHERLICH, E.: Die Ertragsgesetze. Akademie-Verlag Berlin (1948).
17. MUDRA, A.: Anleitung zur Durchführung und Auswertung von Feldversuchen nach neueren Methoden. S. Hirzel, Leipzig (1949).
18. MÜNCH, E.: Beiträge zur Forstpflanzenzüchtung. Bayr. Landwirtschaftsverlag, München (1948).
19. OLBERG: Die Durchforstung der Kiefer. M. Schaper, Hannover (1950).
20. PEARSON, K.: Tables for statisticians and biometricians. Cambridge Univ. Press. (1914).
21. PESCHEL: Die mathematischen Methoden der Herleitung der Wachstumsgesetze von Baum und Bestand und die Ergebnisse ihrer Anwendung. Thar. Forstl. Jahrbuch (1938).
22. SCAMONI, A.: Über die weitere Entwicklung künstl. Kiefernkreuzungen in Eberswalde. Der Züchter 20, S. 39 (1950).
23. SCHRÖCK, O. u. STERN, K.: Untersuchungen zur Frühbeurteilung der Wuchsleistung unserer Waldbäume, zugleich ein Beitrag zur Pappelzüchtung. Der Züchter 22, S. 134—143 (1952).
24. STECH: Die natürliche Verjüngung von Tannen, Kiefern und Fichtenmischbeständen in Oberschlesien. Ztschr. F. u. Jw. S. 61, (1931).
25. WECK, J.: Über die Brauchbarkeit von Wachstumsgesetzen als diagnostisches Hilfsmittel der Waldwachstumskunde. Forstw. Centralblatt (1950).
26. WECK, J.: Zuwachs und Ertragslehre. Neumann, Radebeul.
27. v. WERTSTEIN, W.: Selektion von Kiefern nach vier Jahren. Der Züchter 19, S. 206 (1949).
28. WIEDEMANN, E.: Ertragskundliche und waldbauliche Grundlagen der Forstwirtschaft. Sauerländer Verlag, Frankfurt (1951).