

Zeitschrift: Berichte des Geobotanischen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel

Herausgeber: Geobotanisches Institut der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel

Band: 56 (1990)

Artikel: Zur Ökogenetik des Langspornigen Veilchens, *Viola calcarata* L. : Auswertung von Feldaufnahmen aus der Südschweiz mit Methoden der explorativen Statistik = On the genetical ecology of *Viola calcarata* L. : Exploratory data analysis of a field study in the...

Autor: Schwarzenbach, Fritz Hans / Urfer, Wolfgang

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-377759>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 06.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Ber.Geobot.Institut ETH, Stiftung Rübel, Zürich 56 (1990), 35-60

**Zur Ökogenetik des Langspornigen Veilchens,
Viola calcarata L.:
Auswertung von Feldaufnahmen aus der Südschweiz mit
Methoden der explorativen Statistik**

On the genetical ecology of *Viola calcarata* L.: Exploratory data
analysis of a field study in the southern part of the Swiss Alps

Fritz Hans SCHWARZENBACH und Wolfgang URFER

1. EINLEITUNG

Die Arbeit bildet Teil eines mittelfristigen Forschungsprogrammes über die Entwicklung und Anwendung biometrischer Verfahren in der Ökologie. Haben sich die Untersuchungen vorerst mit allgemeinen Fragen der kausalen Beweisführung in der Biologie (SCHWARZENBACH und URFER, in Vorb.) und mit der Entwicklung von Lösungsstrategien und Modellen befasst (SCHWARZENBACH 1987, URFER 1986, 1988, 1989, SCHWARZENBACH und URFER 1989), so konzentrieren sich in letzter Zeit die Arbeiten vor allem auf die Probleme der biometrischen Auswertung von Beobachtungs- und Messdaten immis-

sionsökologischer Untersuchungen (KNABE et al. 1989, 1990, SCHULTE 1987, URFER 1986, 1988, 1989, URFER et al. 1990).

Im Anschluss an zwei Untersuchungen über die genetisch bedingte Immisionsresistenz von Waldbaumarten (WOLTERING 1987, KNABE et al. 1990) lag der Gedanke nahe, Möglichkeiten und Grenzen explorativer biometrischer Methoden für die Analyse ökogenetischer Feldbeobachtungen auszuloten. Anlass für eine derartige Studie boten Zufallsbeobachtungen im Juni 1989 an zwei Populationen von *Viola calcarata* auf der Südseite der Schweizer Alpen. Am Beispiel der phänotypischen und ökologischen Variabilität von insgesamt 27 Blütentypen werden einige grundlegende Probleme der ökologischen Genetik abgehandelt. Im Vordergrund stehen dabei Fragen zur Modellbildung aus sachwissenschaftlicher Sicht, um damit die Voraussetzungen für die Entwicklung geeigneter biometrischer Modelle zu schaffen.

Verdankungen

Für die kritische Durchsicht des Manuskripts danken die Autoren Herrn F. Woltering, Diplomstatistiker, Fachbereich Statistik der Universität Dortmund. Frau M. Sieber sprechen wir unseren Dank für die Übersetzung der Legenden und der Zusammenfassung aus.

2. BESCHREIBUNG DER PFLANZENART UND DER FUNDSTELLEN

Viola calcarata kommt bald da, bald dort auf Rasen, auf Feinschutt und in Schneetälchen der Alpen vor. Während der Blütezeit zu Beginn des Bergsommers sind die grossen, meist violettblauen Blüten schon aus beträchtlicher Distanz zu erkennen. Aus einer kriechenden, in der Regel unterirdisch wachsenden Grundachse sprossen die einfachen, einblütigen Stengel.

Diese Wuchsform bietet für ökogenetische Untersuchungen am Langspornigen Veilchen günstige Voraussetzungen: Die Stengel und damit auch die Blüten der einzelnen Pflanzen stehen gruppenweise zusammen und lassen deshalb die Besonderheiten der Blütengrösse, der Blütenform und der Blütenfarbe in ihrer individuellen Ausprägung und in ihrer Variabilität sehr deutlich hervortreten.

Viola calcarata wird an sonnigen und warmen Tagen von verschiedenen Insektenarten bestäubt. Es wird jedoch vermutet, dass die Art auch selbstfertil ist.

Die beiden Fundstellen des Langspornigen Veilchens liegen auf der Alpe di Dötra im Valle Santa Maria auf der Südseite des Passo di Lucomagno, Kt. Tessin.

Gebiet 1: Landeskarte der Schweiz (LK) 1 : 25 000, Bl. 1253, Olivone. Koordinaten 708800/155200, Cassinal, 1955 m ü.M. Leicht nach SE abfallende Alpweide.

Viola calcarata bildet auf einer Fläche von etwa einer halben Hektare viele kleinere und grössere Gruppen, die sich phänotypisch deutlich unterscheiden. Besonders auffällig sind Formen mit reinweissen oder nur blass bläulich oder rötlich getönten Blüten.

Gebiet 2: LK 1 : 25 000, Bl. 1253, Olivone. Koordinaten 708700/154700, Pian Portera, 1191 m ü.M. Leicht nach Süden geneigte Alpweide.

An dieser Fundstelle fehlen weissblühende Phänotypen. Die untersuchten Gruppen sind längs des Weges auf eine Strecke von einigen hundert Metern verteilt.

3. ERHEBUNG. STICHPROBENPLAN UND DURCHFÜHRUNG

In die Erhebung wurden die beiden Fundstellen 1 und 2 einbezogen, die zwei in sich abgegrenzte Verbreitungsgebiete bilden und geographisch durch einen von SE nach NW ansteigenden Geländerücken getrennt sind.

Im Gebiet A wurden 33, im Gebiet 2 16 Probeflächen (Quadrate 1 x 1 m) untersucht. Die Probeflächen sind so ins Gelände gelegt, dass pro Quadratmeter mindestens 15 Blüten erfasst werden konnten.

Innerhalb des Stichprobenquadrates wurden vorerst anhand der Blütenmerkmale die vorkommenden Phänotypen bestimmt. Für die Zuordnung gelangte ein Ordnungssystem mit folgenden fünf Kriterien zur Anwendung (Tab. 1):

- Farbe der Blüte (6 Ausprägungen)
- Muster der Farbverteilung (2 Ausprägungen)
- Grösse der Blüte (2 Ausprägungen)
- Rand der Kronblätter (2 Ausprägungen)
- Zeichnung des Blütenzentrums (2 Ausprägungen)

Die verschiedenen Blütentypen liessen sich leicht erkennen, weil die einblütigen Stengel der spalierartig verzweigten Grundachsen der Einzelpflanzen gruppenweise zusammenstehen und dadurch die phänotypische Ausprägung der Blüten sehr auffällig in Erscheinung tritt.

Anschliessend wurden innerhalb der Probefläche ("Lokalität") die Einzelblüten nach Typen ausgezählt.

Tab. 1. Schema zur Klassierung der Blüten - *Classification of the flowers*

Die sog. "Nonen-Codierung" ist ein Verfahren zur zahlenmässigen Verschlüsselung gleichrangiger Ordnungskriterien mit zwei oder mehrfacher Ausprägung der Ordnungsmerkmale (SCHWARZENBACH 1977). Das Verfahren gleicht der sog. "Dezimalklassifikation", wobei aber die Ziffer "0" wegen der Verwechslungsmöglichkeit mit "blank" durchgehend weggelassen wird. Das vorangestellte Zeichen * markiert die Ziffernfolge als Codezahl.

Beispiel: Die fünfstellige Nonen-Codezahl *21122 steht für folgende Angaben über eine Blüte von *Viola calcarata*: hell blauviolette Blüte, gleichmässig gefärbt, grossblütig, konkav eingebuchtete Kronblätter, schwach gezeichneter Schlund.

Merkmal	Kategorien	Nonen-Codezahl
Blütenfarbe	dunkel blauviolett hell blauviolett hell rotviolett leicht blauviolett getönt leicht rotviolett getönt weiss	* 1 * 2 * 3 * 4 * 5 * 6
Farbverteilung	gleichmässig gefärbte Blüte weiss aufgehellter Schlund	* . 1 . . . * . 2 . . .
Blütengrösse	grossblütig kleinblütig	* . . 1 . . * . . 2 . .
Kronblattform	konvex ausgebuchtete Kronblätter konkav eingebuchtete Kronblätter	* . . . 1 . * . . . 2 .
Zeichnung	stark gezeichneter Schlund schwach gezeichneter Schlund	* 1 * 2

4. DATEN

Die Daten der Erhebung sind in vollem Umfang tabelliert (Tab. 3). Sie sind primär nach den beiden Gebieten "1" bzw. "2", sekundär nach den Ordnungsnummern der 49 Lokalitäten (= Probeflächen) und schliesslich nach den Ordnungszahlen der 27 Typen zusammengestellt. Die verwendeten Abkürzungen werden in Tab. 2 erklärt.

Tab. 3. Data. Abkürzungen siehe Tab. 2
Data. Abbreviations see table 2.

GEB	LOK	FDBV	FHBV	FHRV	FLBV	FLRV	FWEI	VGL	VSCH	GGR	GKL	BKX	BKV	ZSTA	ZSCH	CZ	TYP	ANZ
1	1	0	0	0	0	0	36	36	0	36	0	36	0	0	36	61112	25	36
1	2	0	26	0	0	0	0	26	0	26	0	26	0	26	0	21111	8	26
1	3	14	0	0	0	0	0	14	0	0	14	14	0	14	0	11211	3	14
1	3	0	7	0	0	0	0	7	0	7	0	7	0	7	0	21111	8	7
1	4	0	30	0	0	0	0	30	0	30	0	30	0	30	0	21111	8	30
1	4	11	0	0	0	0	0	11	0	11	0	11	0	0	11	11112	2	11
1	5	0	64	0	0	0	0	64	0	64	0	64	0	64	0	21111	8	64
1	5	43	0	0	0	0	0	43	0	43	0	43	0	43	0	11111	1	43
1	6	0	61	0	0	0	0	0	61	0	61	61	0	61	0	22211	15	61
1	6	64	0	0	0	0	0	64	0	0	64	64	0	64	0	11211	3	64
1	7	0	91	0	0	0	0	0	91	0	91	91	0	91	0	22211	15	91
1	7	17	0	0	0	0	0	17	0	17	0	17	0	0	17	11112	2	17
1	8	0	116	0	0	0	0	116	0	0	116	116	0	116	0	21211	10	116
1	8	0	11	0	0	0	0	11	0	11	0	11	0	11	0	21111	8	11
1	9	78	0	0	0	0	0	78	0	0	78	0	78	78	0	11221	5	78
1	9	0	0	9	0	0	0	9	0	0	9	0	9	9	0	31221	18	9
1	9	0	19	0	0	0	0	19	0	0	19	0	19	19	0	21221	12	19
1	9	7	0	0	0	0	0	7	0	7	0	7	0	7	0	11111	1	7
1	10	0	0	35	0	0	0	35	0	0	35	35	0	0	35	31212	17	35
1	10	57	0	0	0	0	0	57	0	0	57	57	0	57	0	11211	3	57
1	10	28	0	0	0	0	0	28	0	28	0	28	0	28	0	11111	1	28
1	11	0	0	0	93	0	0	0	93	0	93	0	93	93	0	32221	19	93
1	11	0	51	0	0	0	0	51	0	0	51	0	51	0	51	21222	13	51
1	12	45	0	0	0	0	0	45	0	45	0	45	0	45	0	11111	1	45
1	12	0	31	0	0	0	0	31	0	31	0	31	0	31	0	21111	8	31
1	12	26	0	0	0	0	0	26	0	0	26	26	0	26	0	11211	3	26
1	13	14	0	0	0	0	0	14	0	0	14	0	14	14	0	11221	5	14
1	13	36	0	0	0	0	0	36	0	36	0	36	0	36	0	11111	1	36
1	13	0	0	73	0	0	0	73	0	0	73	73	0	73	0	31211	16	73
1	1	105	0	0	0	0	0	105	0	0	105	105	0	0	105	11212	4	105
1	1	32	0	0	0	0	0	32	0	0	32	32	0	0	32	11212	4	32
1	14	0	51	0	0	0	0	51	0	0	51	51	0	51	0	21211	10	51
1	14	13	0	0	0	0	0	13	0	13	0	13	0	13	0	11111	1	13
1	15	12	0	0	0	0	0	12	0	12	0	12	0	12	0	11111	1	12
1	15	0	0	43	0	0	0	43	0	0	43	43	0	43	0	31211	16	43
1	16	0	47	0	0	0	0	47	0	0	47	47	0	47	0	21211	10	47
1	17	53	0	0	0	0	0	53	0	53	0	53	0	53	0	11111	1	53
1	18	0	55	0	0	0	0	55	0	0	55	55	0	55	0	21211	10	55
1	18	0	2	0	0	0	0	2	0	2	0	2	0	0	2	21112	9	2
1	18	4	0	0	0	0	0	4	0	0	4	0	4	0	4	11222	6	4
1	19	24	0	0	0	0	0	24	0	24	0	24	0	0	24	11112	2	24
1	19	0	15	0	0	0	0	15	0	0	15	15	0	0	15	21212	11	15
1	20	7	0	0	0	0	0	7	0	7	0	7	0	0	7	11112	2	7
1	20	0	0	0	5	0	0	5	0	0	5	5	0	5	0	41211	20	5
1	21	0	0	0	0	0	13	13	0	13	0	13	0	13	0	61111	24	13
1	21	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	11112	2	1
1	22	17	0	0	0	0	0	17	0	17	0	17	0	17	0	11111	1	17
1	22	0	36	0	0	0	0	36	0	36	0	36	0	36	0	21111	8	36
1	23	0	0	0	0	0	7	7	0	7	0	7	0	0	7	61112	25	7
1	23	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	51111	22	1
1	23	7	0	0	0	0	0	7	0	7	0	7	0	0	7	11112	2	7
1	24	39	0	0	0	0	0	39	0	39	0	39	0	39	0	11111	1	39
1	24	0	9	0	0	0	0	9	0	9	0	9	0	9	0	21111	8	9
1	25	38	0	0	0	0	0	38	0	38	0	38	0	38	0	11111	1	38
1	26	25	0	0	0	0	0	25	0	0	25	25	0	25	0	11211	3	25
1	25	0	46	0	0	0	0	46	0	0	46	46	0	46	0	21211	10	46
1	27	109	0	0	0	0	0	109	0	0	109	109	0	109	0	11211	3	109
1	28	0	0	0	0	0	13	13	0	0	13	13	0	13	0	61211	26	13
1	28	60	0	0	0	0	0	60	0	60	0	60	0	0	60	11112	2	60
1	29	60	0	0	0	0	0	60	0	60	0	60	0	0	60	11112	2	60
1	30	0	0	0	274	0	0	274	0	0	274	274	0	0	274	41212	21	274
1	30	0	0	0	0	0	14	14	0	0	14	14	0	0	14	61212	27	14
1	30	11	0	0	0	0	0	11	0	11	0	11	0	0	11	11112	2	11
1	31	0	0	0	0	0	16	16	0	16	0	16	0	16	0	61111	24	16
1	31	0	3	0	0	0	0	3	0	3	0	3	0	3	0	21111	8	3
1	31	25	0	0	0	0	0	25	0	25	0	25	0	25	0	11111	1	25

Tab. 3 (Forts. - continued)

GEB	LOK	FDBV	FHBV	FHRV	FLBV	FLRV	FWEI	VGL	VSCH	GGR	GKL	BKX	BKV	ZSTA	ZSCH	CZ	TYP	ANZ
1	32	0	0	0	0	7	0	7	0	0	7	7	0	0	7	51212	23	7
1	32	0	18	0	0	0	0	18	0	0	18	18	0	0	18	21212	11	18
1	32	57	0	0	0	0	0	57	0	0	57	57	0	0	57	11212	4	57
1	33	0	12	0	0	0	0	12	0	0	12	12	0	12	0	21211	10	12
1	33	15	0	0	0	0	0	15	0	15	0	15	0	15	0	11111	1	15
2	34	0	188	0	0	0	0	188	0	0	188	188	0	188	0	21211	10	188
2	34	0	0	27	0	0	0	27	0	0	27	27	0	0	27	31212	17	27
2	35	0	13	0	0	0	0	0	13	13	0	13	0	0	13	22112	14	13
2	35	11	0	0	0	0	0	11	0	11	0	11	0	0	11	11112	2	11
2	36	17	0	0	0	0	0	17	0	17	0	17	0	17	0	11111	1	17
2	37	0	0	29	0	0	0	29	0	0	29	29	0	0	29	31212	17	29
2	38	89	0	0	0	0	0	89	0	0	89	89	0	89	0	11211	3	89
2	39	0	0	47	0	0	0	47	0	0	47	0	47	47	0	31221	18	47
2	39	36	0	0	0	0	0	36	0	0	36	36	0	36	0	11211	3	36
2	40	0	89	0	0	0	0	89	0	89	0	89	0	89	0	21111	8	89
2	40	38	0	0	0	0	0	38	0	0	38	38	0	0	38	11212	4	38
2	41	0	52	0	0	0	0	52	0	0	52	52	0	52	0	21211	10	52
2	41	54	0	0	0	0	0	54	0	0	54	54	0	54	0	11211	3	54
2	42	41	0	0	0	0	0	41	0	41	0	41	0	41	0	11111	1	41
2	43	44	0	0	0	0	0	44	0	44	0	44	0	44	0	11111	1	44
2	44	0	86	0	0	0	0	86	0	86	0	86	0	86	0	21111	8	86
2	44	16	0	0	0	0	0	16	0	0	16	16	0	16	0	11211	3	16
2	45	139	0	0	0	0	0	0	139	139	0	139	0	139	0	12111	7	139
2	46	92	0	0	0	0	0	92	0	0	92	92	0	92	0	11211	3	92
2	47	47	0	0	0	0	0	47	0	0	47	47	0	47	0	11211	3	47
2	48	11	0	0	0	0	0	11	0	0	11	11	0	11	0	11211	3	11
2	48	0	0	0	0	13	0	13	0	0	13	13	0	13	0	51212	23	13
2	49	81	0	0	0	0	0	81	0	0	81	81	0	81	0	11211	3	81

5. ZUR AUSWERTUNG DER DATEN

5.1. Vorgehen

Um grosse und multivariat strukturierte Datensätze mit Verfahren der explorativen Statistik zielgerichtet und arbeitssparend analysieren zu können, wird mit Vorteil eine Auswertungsstrategie entwickelt, die den Ablauf der Datenanalyse nach logischen und arbeitsökonomischen Gesichtspunkten optimiert. Bei der Planung des Vorgehens müssen sowohl sachwissenschaftliche als auch biometrische Überlegungen berücksichtigt werden. (SCHWARZENBACH und URFER 1989). Bewährt hat sich ein Ansatz in zwei Schritten:

- Im ersten Schritt wird die Struktur des Datensatzes in der gewohnten Notation der Biometriker formalisiert, um damit Entscheidungsgrundlagen für den zweckmässigen Aufbau einer relationalen Datenbank und für die Auswahl geeigneter Verfahren der explorativen Statistik zu gewinnen.
- Im zweiten Schritt werden die Haupt- und Nebenfragen des Sachwissen-

schafters formuliert und nach einem ad hoc entwickelten System geordnet. Die Ordnungsstruktur der zu lösenden Fragen liefert die Basis, um einen Entscheid über ein deduktives oder induktives Vorgehen bei der Datenanalyse zu fällen.

Im allgemeinen bevorzugen Sachwissenschaftler den induktiven Ansatz, indem sie mit der Beantwortung von den Nebenfragen beginnen und dann Schritt um Schritt zur Beantwortung der Fragen von übergeordneter Bedeutung übergehen. Der Biometriker seinerseits neigt eher dazu, von allgemeinen Modellen auszugehen und nach dem Prinzip "from top to bottom" deduktiv zu arbeiten.

In der Praxis führen letztlich beide Wege zum Ziel. Wissenschaftler, die in der Lage sind, Probleme mit vernetzten Strukturen zu überblicken, setzen sehr oft die Hauptfragen an den Anfang ihrer Analyse und differenzieren anschließend ihre Aussagen mit ergänzenden Nebenfragen. Bei diesem Vorgehen beginnt man mit Modellen auf einer hohen Abstraktions- und Generalisierungsstufe, die im Verlaufe der weiteren Bearbeitung schrittweise reduziert und an die besonderen Voraussetzungen der speziellen Nebenfragen angepasst werden. Ein Vorteil dieser Arbeitsweise liegt darin, dass im Zuge der Analyse der Blick auf das Ganze erhalten bleibt und die Einordnung von Teilresultaten in das Gesamtmosaik erleichtert wird.

Der umgekehrte Ansatz "from bottom to top" stellt die Analyse von Nebenfragen an den Anfang, die sich in ihrer Struktur leicht überblicken lassen und zumeist unter Anwendung einfacher, monokausaler Modelle angegangen werden können. Schwierigkeiten kann dann aber die Aufgabe bereiten, diese Teilresultate später zu einem Gesamtbild zusammenzufügen. Im vorliegenden Beispiel wird für die Analyse der Daten ein deduktiver Ansatz gewählt.

5.2. Datenstruktur

Die Erhebung liefert als Ergebnis **Zählwerte**, die zwei hierarchisch getrennten Ebenen zugeordnet werden können. Auf der übergeordneten Ebene finden sich die Angaben über die **Anzahl Blüten/Probefläche**, wobei diese Zahl nach der Zugehörigkeit der Blüten zu bestimmten Blütentypen aufgeschlüsselt wird. Die Zählwerte "Blüten/Probefläche" können nach Gebieten ("1" und "2") zusammengefasst werden.

Da die einzelnen Blütentypen durch die Kombinationen zwischen den 6x2x2x2 Ausprägungen der fünf Merkmale (Tab. 1) charakterisiert sind, lassen sich aus den Angaben über die verschiedenen Typen für jedes Merk-

mal die Häufigkeiten der beobachteten Ausprägungen ermitteln. Diese Informationen über die Aufteilung der phänotypisch unterscheidbaren Blütenmerkmale bilden die zweite Ebene der erfassten Daten.

Die Zuordnung der Daten zu den beiden Ebenen zeichnet bereits den Weg für die Datenanalyse vor:

- Die Zuordnung der Zählwerte zu den Typen, Probeflächen und Gebieten schafft die Voraussetzungen für die Analyse der räumlichen Verteilung und der ökologischen Fitness der einzelnen Phänotypen.
- Die Statistik über die Häufigkeiten der phänotypisch unterscheidbaren Ausprägungen der fünf Blütenmerkmale bietet die Grundlage für erste Vermutungen zur Genetik der erfassten Phänotypen.

Die Datenstruktur kann wie folgt formalisiert werden:

- Die Anzahl der Blüten eines bestimmten Typs pro Probefläche (= Lokalität) wird mit x_i bezeichnet.
- Mit den Symbolen t_j beschreibt man die Zuordnung des Zählwertes x_i zu einem der 27 Phänotypen.
- Die Zugehörigkeit des Zählwertes x_i zu einer bestimmten Probefläche wird durch p_k symbolisiert.
- Aus den Bezeichnungen g_l ergibt sich die Zuordnung zu einem der beiden Gebiete.

Für die Strukturierung nach Merkmalen der Blüte wird folgende Schreibweise gewählt:

- Die Zuordnung nach Blütenfarbe wird durch a_r bezeichnet.
- Um das Farbmuster der Blüte zu charakterisieren, werden die Symbole b_s verwendet.
- Dem Merkmal "Blütengrösse" ordnet man die Bezeichnung c_t zu.
- Mit den Symbolen d_u werden die Ausprägungen des Merkmals "Form des Kronblattes" charakterisiert.
- Für die Zuordnung nach der Zeichnung des Zentrums der Blüte wird die Schreibweise e_v benützt.

5.3. Vorgehen nach sachwissenschaftlichen Überlegungen

Bei allen ökogenetischen Untersuchungen werden mit Vorteil drei Teilaufgaben getrennt in Angriff genommen:

- Entwicklung eines Konzepts, um die ökologische Anpassungsfähigkeit der einzelnen Phänotypen zu erfassen.
- Suche nach der genetischen Struktur der einzelnen Phänotypen.

- Verknüpfen der Feststellungen über die Anpassungsfähigkeit der untersuchten Phänotypen mit den Kenntnissen über deren genetische Struktur.

Um die erste Teilaufgabe zu lösen, wird man versuchen, die sog. "adaptiven Strategien" der einzelnen Phänotypen zu beschreiben und nach Möglichkeit auch zu quantifizieren.

Unter der Bezeichnung "r- und K-Strategie" haben MACARTHUR und WILSON (1967) zwei extreme ökologische Strategien beschrieben, die in der belebten Natur die Erhaltung von Tier oder Pflanzenarten sichern. Die beiden Buchstaben "r" und "K" beziehen sich dabei auf die Gleichung der sog. "logistischen Funktion", die das Wachstum von Populationen bei begrenzter Umweltkapazität beschreibt:

$$\text{Formel F(1): } dN/dt = rN (K-N)/K$$

In F(1) bezeichnet N die Anzahl der Individuen einer definierten Population. Der Parameter r misst die spezifische Zuwachsrates der Population unter den gegebenen Lebensbedingungen. Der Parameter K ist ein Mass für die Kapazität der betreffenden Umwelt.

Arten mit hoher spezifischer Zuwachsrates r sichern ihren Weiterbestand durch ihre hohe Produktionsrate, die sie befähigt, auch unter schnell und extrem wechselnden Umweltbedingungen zu existieren, indem eintretende Verluste rasch wieder kompensiert werden können (Anfangssiedler, Pionierarten, Opportunisten).

Die K-Strategen setzen andererseits auf die langfristige Behauptung der einmal besetzten Lebensräume aufgrund ihrer Konkurrenzfähigkeit in Lebensräumen, deren Kapazität weitgehend abgesättigt ist (Dauerbewohner, Klimaxarten, Persistente Arten). Für Einzelheiten sei auf PIANKA (1970, 1972), PUTMAN und WRATTEN (1984), NIEVERGELT (1990) verwiesen.

Von GRIME (1979) stammt der Vorschlag, für Arten aus Gebieten mit extremen Lebensbedingungen (z.B. Pflanzen der Arktis oder aus Hochgebirgen) einen dritten Selektionstyp einzuführen, den er als "stresstoleranten Typ" (= S-Typ) bezeichnet.

Die grosse Mehrzahl der Arten steht zwischen den Extremen, wie sie durch die Umschreibungen des K- und r-Typs definiert sind. Auch der S-Typ wird kaum je in reiner Form auftreten, da auf den meisten Standorten sowohl Stressfaktoren als auch mehr oder weniger optimale Faktoren vorkommen.

Die zweite Teilaufgabe "Analyse der genetischen Struktur" lässt sich in beweiskräftiger Form nur anhand der Aufspaltungsverhältnisse der Nachkommenschaften bei Kreuzungsversuchen oder durch zytogenetische und molekulargenetische Untersuchungen lösen.

Die dritte Teilaufgabe hat zum Ziel, die wechselseitigen Beziehungen zwischen der genetischen Struktur und der Anpassung eines Phänotyps an bestimmte Lebensbedingungen zu klären. Dabei stehen verschiedene Möglichkeiten offen, wie zum Beispiel:

- Experimentelle Ermittlung der ökologischen Ansprüche eines Typs mit bekannter genetischer Struktur.
- Konkurrenzversuch über mehrere Generationen mit verschiedenen Genotypen unter gleichen Umweltbedingungen.
- Genetische Untersuchung von Phänotypen mit unterschiedlichen ökologischen Ansprüchen.

5.4. Konzept für die Datenanalyse

Für die Analyse der Daten aus den Feldbeobachtungen an Populationen von *Viola calcarata* wird nachstehender Arbeitsgang gewählt:

- Analyse des Verteilungsmusters in den beiden Vergleichsgebieten 1 und 2 nach Anzahl der Blüten pro Probefläche wie auch nach Art und Anzahl der vorkommenden Phänotypen.
- Charakterisierung der 27 Phänotypen nach der Art der adaptiven Anpassungsstrategie und nach ihrer ökologischen Fitness.
- Untersuchung der Blütenmerkmale auf gegenseitige assoziative Verknüpfungen.
- Beziehungen zwischen der Ausprägung phänotypisch unterscheidbarer Blütenmerkmale und ihrer Anpassungsfähigkeit an die Bedingungen ihres Lebensraumes.

6. ERGEBNISSE

6.1. Analyse des Verteilungsmusters in den beiden Vergleichsgebieten

Grundlage für die Analyse des Verteilungsmusters in den beiden Vergleichsgebieten 1 und 2 nach der Anzahl Blüten/Probefläche wie auch nach Art und Anzahl der Typen/Probefläche bildet Tab. 4.

Aus den Daten dieser Tabelle sind für die beiden Gebiete 1 und 2 die wichtigsten statistischen Kennzahlen für die Dichte (= Anzahl Blüten/Probefläche) errechnet worden. Ein Vergleich der Kennzahlen ergibt als erstes, dass die durchschnittliche Dichte in den beiden Gebieten übereinstimmt ($D_1 = 78,61$;

Tab. 4. Gruppierung der Daten nach Gebieten und Probeflächen.
Arrangement of data: Plots and samples.

Durchschnitte Typen/Probefläche - *Average types/sample*

Gebiet 1: $71/33 = 2,15$

Gebiet 2: $23/16 = 1,44$

Durchschnitte Blüten/Probefläche - *Average flowers/sample*

Gebiet 1: $2594/33 = 78,61$

Gebiet 2: $1260/16 = 78,75$

Gebiet 1			Gebiet 2		
PFL	Anzahl Typen	Anzahl Blüten	PFL	Anzahl Typen	Anzahl Blüten
1	1	36	34	2	215
2	1	26	35	2	24
3	2	21	36	1	17
4	2	41	37	1	29
5	2	107	38	1	89
6	2	125	39	2	83
7	2	108	40	2	127
8	2	127	41	2	106
9	4	113	42	1	41
10	3	120	43	1	44
11	2	144	44	2	102
12	3	102	45	1	139
13	3	123	46	1	92
14	2	64	47	1	47
15	3	160	48	2	24
16	2	79	49	1	81
17	1	53			
18	3	61	Summe	23	1260
19	2	39			
20	2	12			
21	2	14			
22	2	53			
23	3	15			
24	2	48			
25	1	38			
26	2	71			
27	1	109			
28	2	73			
29	1	60			
30	3	299			
31	3	44			
32	3	82			
33	2	27			
Summe	71	2594			

$D_2 = 78,75$). Im weiteren weisen auch das erste Quartil mit den Zahlen 39 für das erste und 35 für das zweite Gebiet und die entsprechenden Werte für das dritte Quartil (109 bzw. 104) sehr ähnliche Werte auf.

Ein ganz anderes Bild ergibt die Verteilung der verschiedenen Phänotypen auf die Probeflächen der beiden Gebiete 1 und 2: Im Gebiet 1 sind auf den 33 Probeflächen 25 Typen, im Gebiet 2 dagegen nur 11 Typen festgestellt worden.

Auf beiden Probeflächen sind die neun Typen 1-4, 8, 10, 17-18 und 23 vertreten. Ausschliesslich im Gebiet 1 finden sich die Typen 5-6, 9, 11-13, 15-16, 19-22 und 24-27, während im Gebiet 2 die beiden Typen 7 und 14 allein vorkommen. Offensichtlich differiert die Zusammensetzung der Populationen in den beiden benachbarten Gebieten ganz erheblich.

6.2. Charakterisierung der 27 Phänotypen

Die Unterscheidung der Phänotypen anhand der Ausprägungen der sechs ausgewählten Merkmale der Blüte (Tab. 1) bereitet wenig Schwierigkeiten, indem die Gruppenbildung phänotypisch einheitlicher Blüten die Zuordnung wesentlich erleichtert. Eine Vorstellung über die Differenzierung der verschiedenen Phänotypen vermitteln die Fig. 1 und 2.

Theoretisch sind insgesamt $6 \times 2 \times 2 \times 2 \times 2 = 96$ Kombinationen zwischen den Ausprägungen der fünf Merkmale zu erwarten, von denen durch die Erhebung 27 (26,3%) erfasst werden konnten. Dieses Resultat lässt vermuten, dass nicht für alle Kombinationen die gleichen Chancen einer Realisierung bestehen.

Diese Annahme wird durch die Verteilung der Blütenzahlen für die verschiedenen Phänotypen gestützt (Tab. 5). Die Werte liegen zwischen den Grenzen $x_{22} = 1$ und $x_3 = 721$.

Aus den Lage-Kenngrössen: Arithmetisches Mittel = 142,7, Median = 56, Modus = 13 lässt sich auf eine stark links-steile Verteilung der x_i -Werte schliessen (vgl. LORENZ 1988). Für die Form-Kenngrösse "Schiefe" wird ein Wert von 1,808 errechnet.

Besonders deutlich treten die Unterschiede zwischen den Blütenzahlen der verschiedenen Typen in Erscheinung, wenn man die Quartile der Häufigkeitsverteilung bestimmt: 1. Quartil = 14; 2. Quartil (Median) = 56; 3. Quartil = 209.

Die auffällig grosse Variabilität der Blütenzahlen/Typ (Standardabweichung $\pm 189,8!$) lässt vermuten, dass sich die einzelnen Phänotypen in ihrer phäno-

typischen Plastizität ungewöhnlich stark unterscheiden.

Damit stellt sich die Frage, ob und mit welchen Masszahlen die "ökologische Fitness" der einzelnen Phänotypen quantifiziert und ihre Strategie zur Anpassung und Erhaltung unter den gegebenen Bedingungen des Lebensraumes erkannt werden kann.

Tab. 5. Beschreibung der 27 Phänotypen.
Description of the 27 phenotypes.

Typ Nr.	Typ Codezahl	Besiedelte Probeflächen	Blüten pro Typ	Durchschnitt pro Probefläche
1	*11111	16	473	29,6
2	*11112	10	209	20,9
3	*11211	14	721	51,5
4	*11212	4	232	58,0
5	*11221	2	92	46,0
6	*11222	1	4	4,0
7	*12111	1	139	139,0
8	*21111	1	2	2,0
10	*21211	8	567	70,9
11	*21212	2	33	16,5
12	*21221	1	19	19,0
13	*21222	1	51	51,0
14	*22112	1	13	13,0
15	*22211	2	152	76,0
16	*31211	2	116	58,0
17	*31212	3	91	30,3
18	*31221	2	56	28,0
19	*32221	1	93	93,0
20	*41211	1	5	5,0
21	*41212	1	274	274,0
22	*51111	1	1	1,0
23	*51212	2	20	10,0
24	*61111	2	29	14,5
25	*61112	2	43	21,5
26	*61211	1	13	13,0
27	*61212	1	14	14,0
Summe		94	3854	41,0

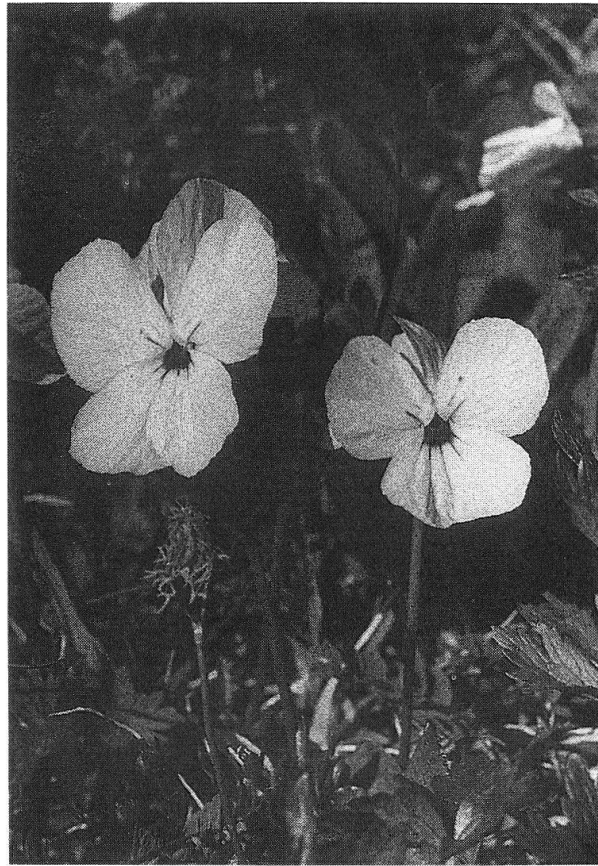


Fig. 1. *Viola calcarata*. Links: Blüte Typ 8, hellviolett, gleichmässig gefärbt, grossblütig, Kronblätter konvex, stark gezeichneter Schlund. Rechts: Blüte Typ 10, hellviolett, gleichmässig gefärbt, kleinblütig, Kronblätter konvex, stark gezeichneter Schlund.

Viola calcarata. Left: Flower type 8, light violet, evenly coloured, large flower, petals convex, with distinct markings in the centre. Right: Flower type 10, light violet, evenly coloured, small flower, petals convex, with distinct markings in the centre.

6.3. Genetische Variabilität

Allein schon die Tatsache, dass auf zwei flächenmässig sehr begrenzten Standorten nicht weniger als 27 Blütentypen vertreten sind, spricht für eine hohe genetische Variabilität der Blütenmerkmale. Auffällig ist vor allem die unterschiedliche Ausprägung der Blütenfarbe mit sechs Farbtönen zwischen "dunkel blauviolett" und "weiss".

Die Vermutung liegt nahe, dass mehrere Gene die Ausprägung der Blütenfarbe bestimmen, wobei "dunkel blauviolett" die Stammfarbe von *Viola calcarata* darstellen könnte, während "weiss" einer Mutation "alba" zuzuordnen wäre.



Fig. 2. *Viola calcarata*. Blüte Typ 19, leicht blauviolett getönt, gleichmässig gefärbt, kleinblütig, Kronblätter konvex, stark gezeichneter Schlund.
Viola calcarata. Flower type 19, slightly blue-violet tinged, evenly coloured, small flower, petals convex, with distinct markings in the centre.

Möglicherweise liegt eine Parallele zur nahe verwandten Art *Viola tricolor* vor. GRANT 1975 schreibt im Kap. "Epistasis" (S. 161-162) unter Berufung auf CLAUSEN 1926, CLAUSEN und HIESEY 1958 wie folgt: "The flowers of normal wild plants of *Viola tricolor* are violet. A garden form of the pansy has jet black flowers. Several intermediate shades (referred to as velvet) connect these two extremes. The series of shades is determined by an epistatic series of five genes which predominate over one another with the following order: $M_1 > M_2 > M_3 > M_4 > M_5$ (CLAUSEN 1926, CLAUSEN und HIESEY 1958). Genotypes containing the top epistatic allele M_1 ($M_1 \dots$) have the normal violet color. Successively darker shades of velvet are produced by the alleles M_2 , M_3 and M_4 . Thus genotypes $m_1 m_1 M_2 \dots$ give light velvet flowers, and genotypes $m_1 m_1 m_2 m_2 m_3 m_3 M_4 \dots$ have deep velvet flowers. Plants that are homozygous recessive for the top four genes (M_1 to M_4) but carry a dominant allele of the hypostatic member M_5 ($m_1 m_1 m_2 m_2 \dots M_5$) have velvety black flowers. Finally, plants that are homozygous recessive for all five M genes ($m_1 m_1 m_2 m_2 \dots m_5 m_5$) have jet black flowers (CLAUSEN 1926, CLAUSEN und HIESEY 1958)."

Weitere Hinweise auf eine allgemein hohe genetische Variabilität von *Viola calcarata* liefert die Beobachtung, dass sich die 27 Blütentypen in ihren öko-

logischen Strategien und in ihrer ökologischen Fitness erheblich unterscheiden.

6.4. Analyse der ökologischen Strategien

Nach Prüfung verschiedener Varianten erwies sich eine Kombination von drei Masszahlen als zweckmässig, um **Fitness** und **adaptive Strategien** der verschiedenen Phänotypen zu charakterisieren:

- Anzahl der vom Typ besiedelten Stichprobenflächen (PFL).
- Gesamtzahl der erfassten Blüten pro Typ (ANZ).
- Durchschnittliche Zahl der Blüten des betreffenden Typs pro Probefläche (sog. "spezifische Dichte D").

Die erhaltenen Zahlen sind nach Typen geordnet in Tab. 5 zusammengestellt. Jede der drei Masszahlen trägt in einer bestimmten Weise dazu bei, die ökologische Strategie des einzelnen Typs zu beschreiben und seine Fitness einzuschätzen. Um die 27 Typen unter sich vergleichen zu können, eignet sich ein einfaches **Boniturverfahren**:

- Die 27 Einzelwerte werden für jede der drei Masszahlen aufsteigend geordnet.
- Die Rangfolgen werden in drei etwa gleich starke Gruppen unterteilt.
- Der Gruppe mit den niedrigsten Werten wird der Boniturwert "1", der mittleren Gruppe die Note "2" und der Gruppe mit dem obersten Drittel der Einzelwerte die Bewertungsziffer "3" zugeordnet.
- In einem letzten Schritt wird für jeden Typ die Summe der drei Boniturnote gebildet.

Die Ergebnisse dieses Bewertungsverfahrens sind in Tab. 6 aufgelistet. Aus der Kolonne "Kriterium Summe" werden wiederum drei Gruppen gebildet:

- Die acht Typen mit den Summen "9" oder "8" bilden die Gruppe "Phänotypen mit hoher ökologischer Fitness".
- Die zehn Typen mit den Werten "7", "6" oder "5" werden als "Phänotypen mit mittlerer ökologischer Fitness" bezeichnet.
- Der Gruppe "Phänotypen mit niedriger ökologischer Fitness" werden die neun Typen mit Summen von "4" oder "3" zugeordnet.

Die Brauchbarkeit dieses Bewertungsverfahrens kann anhand der Tab. 7 illustriert werden. Die Unterschiede in der ökologischen Fitness spiegeln sich einerseits in der Zahl der besiedelten Probeflächen, andererseits in der Gesamtzahl der erfassten Blüten und in den Durchschnittszahlen "Blüten/Probefläche". Besonders auffällig ist die Gruppe der neun Typen mit niedriger Fitness,

die zusammen nur 10 Probeflächen besiedeln und 91 Blüten entwickelt haben.

Überraschend ist die Feststellung, dass die 10 Typen der Gruppe mit mittlerer Fitness die höchsten Durchschnitte "Blüten/Probefläche" aufweisen. Dieser Befund deutet eine Differenzierung der Typen nach zwei verschiedenen ökologischen Strategien an: Bestimmte Typen haben eine starke **Ausbreitungstendenz**, die sich in einem hohen Anteil besiedelter Probeflächen äussert. Andere Typen besetzen weniger Stichprobenflächen, weisen aber eine hohe Dichte (= Durchschnitt/Probefläche) auf.

Tab. 6. Ökologische Strategien der 27 Phänotypen. Analyse nach vier Kriterien.
Ecological strategies of the 27 phenotypes. Analysis on the basis of four criteria.

Typ Nr.	Probefläche Klasse	Blütenzahl Klasse	Durchschnitt Klasse	Summe
3	3	3	3	9
10	3	3	3	9
4	3	3	3	9
1	3	3	3	8
8	3	3	2	8
2	3	3	2	8
16	2	3	3	8
15	2	3	3	8
17	3	2	2	7
7	1	3	3	7
21	1	3	3	7
5	2	2	2	6
18	2	2	2	6
25	2	2	2	6
19	1	2	3	6
13	1	2	3	6
11	2	2	1	5
24	2	2	1	5
26	2	1	1	4
23	1	1	2	4
12	1	1	2	4
27	1	1	1	3
14	1	1	1	3
20	1	1	1	3
6	1	1	1	3
9	1	1	1	3
22	1	1	1	3
Summe	49	55	54	158

Tab. 7. Vergleich der drei Fitness-Gruppen - *Comparison of the three groups of fitness.*

	Besiedelte Probeflächen		Blütenzahl		Durchschnitt
Fitness hoch	67	71,3%	2862	74,3%	42,7
Fitness mittel	17	18,1%	901	23,4%	53,0
Fitness niedrig	10	10,6%	91	2,3%	9,1
Summe	94	100,0%	3854	100,0%	41,0

Diese Vermutung lässt sich augenfällig bestätigen, wenn die Daten aus Tab. 4 in anderer Weise zusammengezogen werden (Tab. 8). In dieser Tabelle sind die Bewertungsziffern für die beiden Variablen "Zahl der besiedelten Probeflächen (PFLKL)" und "Durchschnitt Blütenzahl/Probefläche (DKL)" zusammengestellt. Die Tabelle ist wie folgt zu lesen:

- Im Feld "PFLKL = 1 und DKL = 1" finden sich die sechs Typen mit minimaler Ausbreitungs- und minimaler Beharrungstendenz.
- Das Feld "PFLKL = 3 und DKL = 3" umfasst die drei Typen mit maximaler Ausbreitungstendenz und gleichzeitig mit maximaler Dichte.
- Dem Feld "PFLKL = 1 und DKL = 3 sind die vier Typen zugeordnet, die

Tab. 8. Ausbreitungs- und Beharrungstendenz der 27 Typen.

Properties of propagating and persisting of the 27 phenotypes.

PFLKL Häufigkeitsklassen der Variablen "Zahl der besiedelten Probeflächen"
Classes of frequencies of the variable "Number of occupied samples"

DKL Klassen der Variablen "Durchschnitt Blütenzahl/Probefläche"
Classes of the variable "Average: Flowers/sample"

PFLKL DKL	1	2	3	Summe
1	6 9 14 20 22 27	11 24 26		9
2	23 12	5 18 25	1 2 8 17	9
3	7 13 19 21	15 16	3 4 10	9
Summe	12	8	7	27

eine geringe Ausbreitungstendenz aufweisen, aber in den besiedelten Probeflächen eine maximale Dichte aufweisen.

6.5. Verknüpfungen zwischen Blütenmerkmalen

Bei Untersuchungen der Erbstruktur spielt die Frage nach Koppelungen zwischen verschiedenen Genen eine gewisse Rolle. Auch wenn dieser Punkt nur über Kreuzungsversuche schlüssig geklärt werden kann, so bieten doch die Ergebnisse der explorativen Analyse erste Hinweise.

Grundlage dieses Ansatzes bilden Schätzungen für die zu erwartenden Häufigkeiten der möglichen Kombinationen zwischen den insgesamt $6 \times 2 \times 2 \times 2 \times 2 = 96$ Ausprägungen der fünf untersuchten Blütenmerkmale.

Dabei stellt sich zuerst die Frage, ob bei diesen Schätzungen auf die **Gesamtzahl der Blüten** oder auf die Zahl der von den verschiedenen Blütentypen besiedelten Probeflächen abgestellt werden soll. Im ersten Augenblick könnte man geneigt sein, die Blütenzahlen zu wählen. Gegen diese Möglichkeit spricht aber die Feststellung, dass sich *Viola calcarata* mit ihren unterirdisch kriechenden Stämmchen vegetativ vermehrt, so dass für die Beurteilung der Verknüpfung zwischen den Blütenmerkmalen die **Präsenz der Blütentypen in den Probeflächen** herangezogen werden muss. Mit diesem Entscheid wird ein Bias durch das stark variierende Potential der einzelnen Typen zur vegetativen Vermehrung vermieden. Die Aufteilung aller Ausprägungen der fünf Merkmale auf den 94 Probeflächen kann aus Tab. 5 herausgelesen werden, indem man die einzelnen Ziffern der fünfstelligen Nonen-Codezahl eines Blütentyps jeweils mit der zugehörigen Zahl der besiedelten Probeflächen multipliziert und über alle Zeilen summiert, in denen die betreffende Ziffer vorkommt.

Das Vorgehen wird an einem Beispiel illustriert. Die Codeziffer *1.... steht für die Information "Blütenfarbe dunkelviolett". Diese Codeziffer bildet nach Tab. 5 ein Element der fünfstelligen Nonencodezahlen der Typen Nr. 1-7. Pflanzen des Typs 1 besiedeln insgesamt 16 Probeflächen. Aus den nachfolgenden Zeilen (Typen 2-7) lässt sich die Zahlenfolge 10, 14, 4, 2, 1 und 1 herauslesen, was für alle Typen mit der Codeziffer *1... eine Summe von 48 besiedelten Probeflächen ergibt. Die Division $48/94$ führt auf einen Prozentwert von 51.1%. In analoger Weise berechnet man die absoluten und prozentualen Häufigkeiten für alle 14 Codeziffern, die nach Tab. 1 den beobachteten Ausprägungen ($6+2+2+2+2=14$) der sechs Blütenmerkmale zugeordnet worden sind.

Der Erwartungswert für das Auftreten einer bestimmten Kombination von Ausprägungen, die einen bestimmten Blütentyp charakterisiert, wird nach der **Produkterregel der Wahrscheinlichkeitsrechnung** ermittelt.

Als Schätzwert für die relative Häufigkeit einer bestimmten Ausprägung gilt der prozentuale Anteil der von den Typen der entsprechenden Codeziffer besiedelt wird. Anhand der fünfstelligen Codezahl kann der Erwartungswert (bezogen auf die Stichprobe von 94 Probeflächen) wie folgt berechnet werden:

Codezahl für Typ 3 = *11211

Prozentuale Anteile der repräsentierten Ausprägungen der fünf Merkmale:

Blütenfarbe *1.... $Q = 48/94 = 0,5106$

Blütenform *.1... $Q = 89/94 = 0,9468$

Tab. 9. Vergleich der beobachteten mit den erwarteten Häufigkeiten der 27 Blütentypen.
Comparison between expected and observed frequencies of the 27 phenotypes.

Typ Nr.	beobachtet	erwartet	positive Differenz	negative Differenz
1	16	13,76	2,24	
2	10	6,14	3,86	
3	14	14,99		0,99
4	4	6,69		2,69
5	2	1,39	0,61	
6	1	0,62	0,38	
7	1	0,77	0,23	
8	11	7,74	3,26	
9	1	3,45		2,45
10	8	8,43		0,43
11	2	3,76		1,76
12	1	0,78	0,22	
13	1	0,35	0,65	
14	1	0,19	0,81	
15	2	0,47	1,53	
16	2	2,50		0,50
17	3	1,11	1,89	
18	2	0,23	1,77	
19	1	0,06	0,94	
20	1	0,62	0,38	
21	1	0,28	0,72	
22	1	0,86	0,24	
23	2	0,42	1,58	
24	2	1,72	0,28	
25	2	0,77	1,23	
26	1	1,87		0,87
27	1	0,84	0,16	

Blütengrösse *.2.. $Q = 49/94 = 0.5213$

Kronblattrand *...1. $Q = 86/94 = 0.9149$

Zeichnung *....1 $Q = 65/94 = 0.6915$

Der Erwartungswert (EW_3) für das Auftreten des Typs 3 mit der Codezahl *11211 wird unter der Bedingung der Unabhängigkeit mit Hilfe der Produktregel der Wahrscheinlichkeitslehre wie folgt geschätzt:

$$\widehat{EW}_3 = 94 \times 0,5106 \times 0,9468 \times 0,5213 \times 0,9149 \times 0,6915 = 14,9871$$

Die Ergebnisse der Berechnungen finden sich in der Tab. 9. Ein Vergleich der beobachteten und der theoretisch zu erwartenden Häufigkeiten zeigt nur kleine Differenzen. Man darf dieses Ergebnis als Hinweis deuten, dass die Ausprägungen der fünf Blütenmerkmale unter sich zufällig kombiniert sind. Die Vermutung müsste allerdings durch ein geplantes Experiment geprüft werden.

6.6. Verknüpfung zwischen Fitness und Blütenmerkmalen

Aus Tab. 6 lassen sich anhand der Summen der drei Boniturwerte die Typen mit der höchsten Fitness (Summe = 9) herauslesen: Typ 3: Codezahl *11211, Typ 10: Codezahl *21211, Typ 4: Codezahl *11212. Es fällt auf, dass sich unter den drei Typen nur kleinblütige, gleichmässig gefärbte Pflanzen mit dunkel oder hellblauvioletten Blüten befinden.

Fasst man umgekehrt alle Typen mit nur leicht getönten (bläulich bzw. rötlich) oder weissen Blüten zusammen (Typen 20-27), so haben mit Ausnahme des Typs 21 (1 Probefläche mit 274 Blüten!) alle Typen eine geringe Ausbreitungstendenz und eine niedrige Blütenzahl. Lässt man den Typ 21 weg, so besetzen die verbleibenden sieben Typen dieser Gruppe nur 10 Probeflächen mit insgesamt 125 Blüten, was einem Durchschnitt von $125:10=12,5$ entspricht. Es scheint daher, dass gewisse Verknüpfungen zwischen der Fitness und bestimmten Blütenmerkmalen der untersuchten Typen bestehen. Diese Vermutung kann durch weitere Analysen erhärtet werden, indem man nach WILCOXON (DIEM und LENTNER 1968) aus den absteigend geordneten Werten für die Anzahl der Blüten eines Typs (ANZ), bzw. die Dichte pro Probefläche (D) für die beiden Stichproben der Farbgruppe "dunkel" (Codeziffern *1.... bis *3....) und "leicht getönt/weiss" (Codeziffern *4.... bis *6....) die **Rangsummen** berechnet.

Bei beiden Kennziffern der ökologischen Fitness ergeben sich für die Gruppe "Typen mit leicht getönten oder weissen Blüten" Rangsummen ($R = 150,5$ bzw. $152,5$), die mit $N_1 = 8$ und N_{19} ausserhalb des Bereiches zufälliger Abweichung zum Niveau $P = 0,05$ liegen.

Dieses Resultat wird als Indiz gewertet, dass die ökologische Fitness mit dem Merkmal "Blütenfarbe" verknüpft sein könnte. Diese Vermutung sollte jedoch durch Anbauversuche mit Pflanzen verschiedener Blütentypen unter kontrollierten Bedingungen überprüft werden.

7. DISKUSSION

7.1. Ökogenetische Charakteristik von *Viola calcarata*

Nach den Ergebnissen der ökogenetischen Datenanalyse scheint sich die Art *Viola calcarata* in bezug auf die adaptive Strategie recht gut in die Gruppe arktisch/alpiner Arten einzuordnen, die nach GRIME (1979) dem sog. "S-Typ" zuzurechnen wären.

Eine ganze Reihe arktisch/alpiner Arten zeichnet sich durch folgende ökologische Strategie aus:

- Hohe genetische Variabilität in Verbindung mit vegetativer Vermehrung.
- Perennierend.
- Früh einsetzende und rasche Entwicklung während der kurzen Vegetationszeit.
- Bildung von "Kolonien" in unmittelbarer Nähe der Mutterpflanze.
- Sicherung der Samenproduktion durch Fremd- und evtl. Selbstbestäubung.
- Samenverbreitung auf grosse Distanzen durch Vögel (allenfalls auch Wind), auf Kurzdistanz durch Tiere, Wasser, Kriechschnee.
- Ökologisch wenig anspruchsvoll.
- Begrenzte Konkurrenzfähigkeit.

Besonders auffällig an *Viola calcarata* sind die grossen, meist intensiv gefärbten und oft stark gezeichneten Blüten, die an schönen Tagen von verschiedenen Insekten aufgesucht werden. Ungünstig wirkt sich für eine Bergspflanze die kurze, zeitlich kaum gestaffelte Blütezeit aus, da zu Beginn des Bergsommers nicht selten Schlechtwettereinbrüche zu verzeichnen sind. Unter dieser Voraussetzung erweist sich die vegetative Vermehrung durch Triebe, die dem unterirdisch kriechenden Stämmchen entspringen, als vorteilhaft.

In bezug auf die genetische Variabilität der untersuchten Blütenmerkmale siehe auf das Kap. 6.3 verwiesen.

7.2. Methodische Erfahrungen

Die Auswertung der Daten aus einer einmaligen Erhebung im Gelände hat gezeigt, dass die Untersuchung eines umfangreichen Datensatzes mit Verfahren der explorativen Datenanalyse bemerkenswerte Hinweise zur Ökogenetik einer Pflanzenart zu liefern vermag. Die Erfahrungen lassen sich wie folgt zusammenfassen:

- Als günstig hat sich die Durchführung einer geplanten Erhebung nach einem Stichprobenplan erwiesen.
- Für die Datenanalyse braucht es Stichproben eines angemessenen Umfanges. In unserem Falle sind insgesamt 3854 Blüten ausgezählt worden, die sich auf zwei Gebiete mit 33 bzw. 16 Probeflächen von je einem Quadratmeter verteilen.
- Vor Beginn der Erhebung im Gelände sind durch eine Voruntersuchung die Voraussetzungen für eine eindeutige Klassierung der vorkommenden Phänotypen zu schaffen. Zu diesem Zweck wird mit Vorteil ein Ordnungssystem ad hoc unter Einbezug mehrerer Merkmale mit verschiedenen Ausprägungen aufgestellt. Für die nachfolgende Analyse hat sich die numerische Codierung der einzelnen Klassen nach dem Verfahren der sog. "Nomen-Codierung" (SCHWARZENBACH 1977) bewährt.
- Mit Vorteil werden die Daten in einer relationalen Datenbank gespeichert.
- Als zweckmässig hat sich die Entwicklung einer besonderen Strategie zur Auswertung des umfangreichen Datensatzes herausgestellt.
- Erste wichtige Hinweise zur Ökogenetik der untersuchten Art bringt eine Analyse der Häufigkeitsverteilungen der Blüten nach Gebieten, nach Probeflächen und nach Blütentypen.
- Für eine Beschreibung adaptiver Strategien sind geeignete Kennzahlen zu finden. Im Falle von *Viola calcarata* haben sich drei Grössen bewährt: Die Gesamtzahl der ausgezählten Blüten pro Typ liefert ein erstes grobes Mass für die Repräsentanz eines Blütentyps im Untersuchungsgebiet. Die Anzahl der Probeflächen, die von den einzelnen Typen innerhalb des Untersuchungsgebietes besiedelt worden sind, gibt ein Mass für die **Ausbreitungstendenz** der Individuen eines bestimmten Blütentyps. Die Dichte, als durchschnittliche Zahl der Blüten eines bestimmten Typs pro Probefläche, charakterisiert das **Beharrungsvermögen** des einzelnen Typs an einem einmal besiedelten Standort.
- Einmalige Erhebungen können nur sehr beschränkt Aufschluss über die genetische Struktur der Population liefern. Immerhin ergibt die Datenanalyse

einige Hinweise auf die genetische Variabilität und auf die Frage nach all-fälligen Assoziationen zwischen einzelnen Merkmalen der Blüte.

- Zu einigen überraschenden Resultaten hat der Versuch geführt, die ökologische Fitness mit bestimmten Merkmalen der Blüte zu verknüpfen. Die Ergebnisse lassen vermuten, dass Typen mit blass getönten oder weissen Blüten ökologisch unterlegen sind. Denkbar wäre die Erklärung, dass bei der bekannten Farbtreue der Insekten Blüten mit bestimmten Farben seltener bestäubt werden und deshalb weniger Samen ausbilden.
- Die Auswertung der Daten hat zum Schluss geführt, dass *Viola calcarata* ein interessantes Studienobjekt für ökogenetische Untersuchungen unter kontrollierten Anbaubedingungen sein könnte.

ZUSAMMENFASSUNG

Im Juni 1989 wurde auf Alpe di Döttra (Kt. Tessin) eine ökogenetisch ausgerichtete Feldstudie an *Viola calcarata* L. durchgeführt. Dabei wurden mit einer einmaligen Stichprobenerhebung in zwei Gebieten insgesamt 3 854 Blüten erfasst und phänotypisch nach der Ausprägung von fünf Blütenmerkmalen gruppiert.

Die biometrische Auswertung der Daten erfolgte mit Verfahren der explorativen Datenanalyse. Dabei stand das Ziel im Vordergrund, die Möglichkeiten und Grenzen dieses methodischen Ansatzes für ökogenetische Felduntersuchungen an alpinen Pflanzenarten auszuloten.

In ihrem Ansatz folgt die Untersuchung einer allgemein anwendbaren Strategie zur Lösung komplexer ökologischer Probleme (SCHWARZENBACH 1987, SCHWARZENBACH und URFER 1989). Der Arbeitsgang umfasst vier Stufen:

- Analyse des Verteilungsmusters in den beiden Vergleichsgebieten 1 und 2 nach Anzahl der Blüten pro Probestfläche wie auch nach Art und Anzahl der vorkommenden Phänotypen.
- Charakterisierung der 27 Phänotypen nach der Art der adaptiven Anpassungsstrategie und nach ihrer ökologischen Fitness.
- Untersuchung der Blütenmerkmale auf gegenseitige assoziative Verknüpfungen.
- Beziehungen zwischen der Ausprägung phänotypisch unterscheidbarer Blütenmerkmale und ihrer Anpassungsfähigkeit an die Bedingungen ihres Lebensraumes.

Im Untersuchungsgebiet lassen sich anhand von fünf Blütenmerkmalen 27 Phänotypen von *Viola calcarata* unterscheiden:

- Blütenfarbe (6 Ausprägungen)
- Farbmuster (2 Ausprägungen)
- Blütengrösse (2 Ausprägungen)
- Form des Kronblattes (2 Ausprägungen)
- Zeichnung des Blütenschlundes (2 Ausprägungen)

Es bestehen keine Anhaltspunkte für eine nichtzufällige, assoziative Verknüpfung der fünf untersuchten Blütenmerkmale.

Die 27 Phänotypen lassen sich mit Hilfe abgeleiteter Kennzahlen nach ihrer ökologischen Fitness und nach ihrer ökologischen Anpassungsstrategie differenzieren.

Die Ergebnisse der Datenanalyse mit explorativen Verfahren ermuntern zu einer Folgeuntersuchung mit Kreuzungs- und Anbauversuchen, um die ökogenetischen Besonderheiten der Art *Viola calcarata* zu erfassen.

SUMMARY

In June 1989 an ecologically oriented field study on *Viola calcarata* L. was conducted on the Alpe di Döttra (Canton of Ticino). It was based on single surveys of two areas, in which 3'854 flowers were inspected and grouped phenotypically according to five flower characteristics.

The biometric interpretation of the data was carried out through processes of exploratory data analysis. The main aim was to determine the potentials and limitations of this methodological approach for field studies on the genetical ecology of alpine plant species.

The approach to this study implements a generally applicable strategy for the resolution of complex ecological problems (SCHWARZENBACH 1987, SCHWARZENBACH und URFER 1989).

The procedure comprised four steps:

- analysis of the patterns of distribution in the two plots (1 and 2) to be compared according to the number of flowers per area and type and number of phenotypes occurring;
- characterisation of 27 phenotypes according to their strategy for adaptation and their ecological fitness;
- examination of flower characteristics for mutual, associative relationships;
- determination of relationships between the manifestations of phenotypically distinguishable flower characteristics and their ability to adapt to the conditions pertaining in their habitat.

Within the study area, 27 phenotypes of *Viola calcarata* may be distinguished on the basis of the following five flower characteristics:

- colour (6 variations)
- colour pattern (2 variations)
- flower size (2 variations)
- petal shape (2 variations)
- markings in flower centre (2 variations).

There is no evidence of non-random, associative interrelationships between the five flower characteristics.

On the basis of deduced code numbers, the 27 phenotypes can be differentiated in terms of their ecological fitness and their strategy for ecological adaptation.

The results from analysis with exploratory procedures are encouraging for a subsequent study including cultivation and hybridization trials to determine the particular characteristics of the genetical ecology of *Viola calcarata*.

REFERENCES

- CLAUSEN J., 1926: Genetical and cytological investigations on *Viola tricolor* L. and *V. arvensis* Murr. Hereditas 8, 1-156.
- CLAUSEN J. und HIESEY W.M., 1958: Experimental studies on the nature of species. IV. Genetic structure of ecological races. Carn.Inst.Wash.Publ. 615.
- DIEM K. und LENTNER C., 1968: Documenta Geigy. Wissenschaftliche Tabellen. (7. Aufl.) Geigy, Basel. 798 S.
- GRANT V., 1975: Genetics of flowering plants.
- GRIME J.P., 1979: Plant Strategies and Vegetation Processes. Wiley, Chichester/New York, Brisbane/Toronto.
- KNABE W., POHLMANN H. und URFER W., 1989: Statistische Überprüfung der Silicium-Hypothese in der Waldschadensforschung. Forstarchiv 6, 223-227.
- KNABE W., URFER W. und VENNE H., 1990: Die Variabilität der Immissionsresistenz von Fichtenherkünften ein Beitrag zum IUFRO-Fichtenprovenienzversuch 1964/68. Silvae Genetica (im Druck)

- LORENZ R.J. 1988: Grundbegriffe der Biometrie. (2. Aufl.). Fischer, Stuttgart. 241 S.
- MACARTHUR R.H. und WILSON E.O., 1967: The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton.
- NIEVERGELT B., 1990: Ökologische Strategien als Hilfe für das Verständnis von Umweltproblemen bei Tier und Mensch. Viertelj.schr.Naturf.Ges.Zürich 135(1) (im Druck)
- PIANKA E.R., 1970: On r and K-Selection. American Naturalist, 104, 592-597.
- PIANKA E.R., 1972: r and K selection or b and c selection. Amer.Naturalist 106, 581-588.
- PUTMAN R.J. und WRATTEN S.D., 1984: Principles of ecology. Croom Helm, London/ Canberra. ??
- SCHULTE M., 1987: Auswertung von Erhebungen auf immissionsökologischen Dauerbeobachtungsflächen. Diplomarbeit.Fachbereich Statistik der Univ. Dortmund. (Polykopie).
- SCHWARZENBACH F.H. 1977: Numerische Codierung. Haupt, Bern/Stuttgart. 225 S.
- SCHWARZENBACH F.H.1987: Grundlagen für die Entwicklung einer allgemein anwendbaren Strategie zur Lösung ökologischer Probleme. Ber.Eidg.Anstalt forstl.Versuchswesen 293, 46 S.
- SCHWARZENBACH F.H. und URFER W. 1989: Anwendung einer allgemeinen Strategie zur Lösung ökologischer Probleme am Beispiel von Dauerbeobachtungsflächen. Forstwiss. Centralblatt 108, 218-228.
- SCHWARZENBACH F.H. und URFER W., (in Vorb.): Beiträge der Biometrie zur Beweisführung in der Biologie.
- STERN K.und TIGERSTEDT P.M.A., 1974: Ökologische Genetik. Fischer, Stuttgart. 211 S.
- URFER W., 1986: Statistical analysis of the effect of pollution on forest conservation. Invited Lectures, 2nd Catalan Internat Symposium on Statistics, Barcelona, 1, 27-37.
- URFER W., 1988: Multivariate Verfahren zur Untersuchung von Wald-Ökosystemen. Allgemeines Statistisches Archiv 72, 11-23.
- URFER W., 1989: Statistical evaluation of forest ecosystem measurements. Monitoring air pollution in forest ecosystem research. Commission of the European Communities. Directorate-General for Science, Research and Development: Environmental Research Programme. Bruxelles, 87-99.
- URFER W., KNABE W., SCHWARZENBACH F.H., WOLTERING F. und SCHULTE M., 1990: Auswertung von Bonituren der immissionsökologischen Dauerbeobachtungsflächen in Nordrhein-Westfalen. Allg.Forst u. Jagdzeitung (im Druck).
- WOLTERING F., 1987: Anwendung statistischer Methoden zur Untersuchung der Immissionsresistenz von Kiefern. Diplomarbeit. Fachbereich Statistik der Universität Dortmund, Dortmund.

Adresse der Autoren: Dr. Fritz Hans SCHWARZENBACH
Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL)
CH-8903 Birmensdorf

Prof. Dr. W. URFER
Fachbereich Statistik der Universität Dortmund
D-4600 Dortmund 50