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

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

Band: 32 (1960)

Artikel: Ökologie und Systematik bei Blütenpflanzen

Autor: Landolt, Elias

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-377598

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: 12.07.2025

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

ÖKOLOGIE UND SYSTEMATIK BEI BLÜTENPFLANZEN

Von Elias Landolt, Zürich

Antrittsvorlesung, gehalten am 12. Juli 1958 an der ETH in Zürich
(teilweise umgearbeitet)

Ökologie ist die Lehre vom Haushalt der Lebewesen. Sie untersucht die Lebensvorgänge in ihrer Beziehung zur Umwelt. Die Umwelt setzt sich für die Pflanzen aus dem Klima, aus dem Boden und aus den anderen Lebewesen zusammen und wird als Standort bezeichnet. Systematik ist die Wissenschaft der Klassifizierung. Ihr Ziel ist es, in die Lebewelt eine übersichtliche und verständliche Ordnung zu bringen, indem sie ähnliche Organismen miteinander zu Einheiten vereinigt. Wie weit die Ökologie der Blütenpflanzen zur Kenntnis und zum Verstehen der systematischen Einheiten beitragen kann, ist der Inhalt der vorliegenden Ausführungen.

Die Anfänge der Systematik gehen auf die alten Griechen zurück. Ihre erste Periode war rein deskriptiv. Man unterschied zwischen Bäumen, Sträuchern, Stauden und Kräutern, zwischen dornigen und dornenlosen Pflanzen, zwischen nützlichen und unbrauchbaren Pflanzen usw. Erst im 16. Jahrhundert begannen einige Botaniker nach vergleichend morphologischen Gesichtspunkten die einzelnen Pflanzentypen (Arten) zu Gattungen und später auch ähnliche Gattungen zu Familien zu vereinigen. Bis zur Zeit Linnés (Ende des 18. Jahrhunderts) wurde allgemein angenommen, dass die Arten einmalig und unveränderlich durch Gott geschaffen wurden. Erst im 19. Jahrhundert setzte sich die Auffassung durch, dass Lebewesen sich dauernd entwickeln, dass wir heute eine andere Lebewelt besitzen als noch vor 100 oder 500 Millionen Jahren und dass sich die Pflanzen von Typen mit einfacher Organisation zu solchen mit komplizierter («hoher») Organisation entwickelt haben. Von da an trachtete man nach einem natürlichen System, das in der Einteilung die Entwicklung ungefähr wiedergibt, wie sie im Laufe der Jahrmillionen stattgefunden hat, ein System also nach der Verwandtschaft der Pflanzen. Sobald aber phylogenetische Gesichtspunkte bei der Systematik in den Vordergrund rückten, genügte die einfache morphologische Beschreibung der Arten nicht mehr. Genetik (Vererbungslehre), Zytologie (Lehre vom Bau der Zelle), Serologie (Lehre von der Verwandtschaftsbestimmung durch Eiweissreaktionen), ferner Pflanzengeographie und Pflanzenökologie wurden unentbehrliche Hilfswissenschaften für die Systematik.

Jede systematische Einheit besteht aus kleineren oder grösseren Gruppen von Individuen, die miteinander in bestimmten Merkmalen übereinstimmen. Das Individuum besitzt von den Eltern vererbte Anlagen, Erbfaktoren, die unter bestimmten äusseren Bedingungen der Pflanze ein bestimmtes Aussehen verleihen und ihr bestimmte Reaktionen ermöglichen. Einzelne Merkmale lassen sich sehr leicht durch äussere Faktoren (zum Beispiel durch das Klima) verändern (die veränderten Merkmale werden als Modifikationen bezeichnet); andere Merkmale sind indessen praktisch unveränderlich. Systematisch wertvoll sind natürlich vor allem durch Aussenfaktoren wenig beeinflussbare, konstante Merkmale; aber für die Kenntnis einer Pflanze oder einer Gruppe von Pflanzen ist es auch wichtig, zu erfahren, welche Merkmale unter welchen Bedingungen abgeändert werden können. Da das Individuum etwas Einmaliges ist, kann es als systematische Einheit nicht verwendet werden. Niederste systematische Einheit ist eine Gruppe von ähnlichen Individuen, die im gleichen Gebiet wachsen und frei miteinander kreuzen, so dass ihre Erbfaktoren immer wieder vermischt werden. Diese Individuengruppen können durch eine bestimmte gemeinsame Merkmalskombination, aber auch durch die Variabilität in gewissen Merkmalen (zum Beispiel in der Grösse, Behaarung, Blütenzahl, Stengeldicke, Blütezeit) innerhalb der Gruppe charakterisiert werden. Sie bestehen in der Regel aus wenigen hundert bis einigen hunderttausend Individuen und werden Populationen genannt. Zwischen zwei verschiedenen Populationen ist der Austausch von Erbfaktoren (meist wegen der verschiedenen geographischen Lage) eingeengt. Es können deshalb zwischen benachbarten Populationen kleinere Unterschiede entstehen, indem die Individuen der einen Population ein Merkmal besitzen, das jene der anderen nicht haben, oder oft nur dadurch, dass ein Merkmal in einer Population häufiger auftritt als in einer anderen. Populationen, die sich durch gemeinsame Merkmale gegenüber anderen auszeichnen, bilden eine Rasse; ähnliche Rassen gruppieren sich zu Varietäten, Unterarten und Arten. Arten unterscheiden sich voneinander in mehreren, leicht kenntlichen Merkmalen. Zwischen zwei nahe verwandten Arten ist der Austausch von Erbfaktoren aus verschiedenen Gründen nur sehr gering. Eine Vermischung der beiden ist unter den herrschenden Umständen nicht wahrscheinlich. Mit der Zunahme der morphologischen Unterschiede werden höhere systematische Einheiten gebildet: Gattungen, Familien, Ordnungen oder Reihen, Klassen und Stämme. Jede Einheit bildet in sich ein relativ geschlossenes Ganzes. Wollen wir den systematischen Rang einer Einheit nicht festlegen, so sprechen wir von einer Sippe.

Morphologische Merkmale geben der Pflanze ihr Aussehen, sind am leichtesten erkennbar und bilden deshalb die Grundlage der Systematik.

Über das Vorkommen einer Pflanze entscheiden sie aber nur in geringem Masse, da sie für deren Lebenstüchtigkeit meist keine grosse Bedeutung haben. Ob die Pflanze am Blattrande 10 oder 20 Zähne hat, spielt für ihr Gedeihen wahrscheinlich keine Rolle. Einzelne morphologische Merkmale allerdings nehmen auch Einfluss auf physiologische Vorgänge und sind deshalb für das Fortbestehen der Pflanze wichtig; so sind etwa Pflanzen mit starker Behaarung in Gebieten grosser Lufttrockenheit gegenüber kahlen im Vorteil, weil die Behaarung die Transpiration herabsetzt. Es wäre sehr praktisch, wenn man anhand von äusserlich sichtbaren Merkmalen auf den Standort der Pflanze schliessen könnte. Da die meisten ökologisch wirksamen Eigenschaften indessen morphologisch kaum sichtbar werden, können wir vom Aussehen einer Pflanze zwar meistens schliessen, ob es sich um eine Wasser- oder Landpflanze, um eine Wüsten- oder Waldpflanze handelt, über den genaueren ursprünglichen Standort der Pflanze erhalten wir aber keine ausführlichen Hinweise.

Das Vorkommen einer Pflanze richtet sich nach ihren physiologischen Möglichkeiten und nach ihrer Konkurrenzfähigkeit unter den herrschenden Standortsbestimmungen. Die folgenden Stadien der pflanzlichen Entwicklung sind für das unterschiedliche Auftreten von Pflanzen besonders wichtig:

1. Keimung. Zahlreiche Faktoren können die Keimung beeinflussen, so die Temperatur, das Licht und chemische Faktoren. Die meisten Samen können nur innerhalb einer gewissen Temperaturspanne keimen. Einzelne, so Tabak- oder Salatsamen, keimen nur im Licht, andere, wie einige Liliaceen oder *Nigella*, keimen nur im Dunkeln (nach Daubenmire, 1947, S. 242). Samen von Alpenpflanzen brauchen meist eine Kälteperiode, bevor sie keimen. Wieder andere Pflanzen benötigen eine vorangehende Hitzeperiode. Die Samen von *Geranium bohemicum*, dem böhmischen Storchenschnabel, brauchen eine Temperatureinwirkung von mindestens 60°, falls sie nicht sofort (noch grün) wieder keimen können. Die äusserst seltene Pflanze, die nach Waldbränden oder um Kohlenmeiler herum auftritt, wurde am Calanda nach dem Waldbrand zu Tausenden beobachtet. Heute ist sie wieder fast ganz verschwunden (vgl. Becherer, 1944 und 1952). Ähnliche Keimbedingungen sind auch für andere Pflanzen aus Waldbrandgebieten bekannt. Bei Wüstenpflanzen muss oft zur Keimung des Samens ein keimungshemmender Faktor durch eine gewisse Regenmenge (meist von einigen cm) ausgewaschen werden (Went, 1957, S. 251). Alle diese Vorrichtungen bewirken, dass die Pflanzen nur zu günstigen Zeiten keimen. Alpenpflanzen, die vor der Kälteperiode bereits im Herbst keimen, werden den Winter meist nicht überleben. Die benötigte Kälteperiode wirkt als Schutz vor zu frühem Keimen.

Wüstenpflanzen, die schon beim ersten Regentropfen keimen, würden sehr oft vertrocknen, wenn der Regen nicht weiter anhält. Auch hier ist es durchaus zweckmässig, dass die Samen erst auskeimen, wenn Gewähr dafür besteht, dass der Boden für längere Zeit feucht bleibt. In Waldbrandgebieten sind für viele Pflanzen nach einem Waldbrand die Wachstumsbedingungen besonders günstig. Die Pflanzen haben für einige Jahre genügend Licht und wenig Konkurrenz. Ist der Wald wieder geschlossen, so überdauern sie die Periode bis zum nächsten Waldbrand als Samen. Beim böhmischen Storchenschnabel wurde die Keimfähigkeit von 80jährigen Samen nachgewiesen.

2. Wachstum. Temperatur, Licht und Möglichkeiten der Nährstoff- und Wasseraufnahme regeln das Wachstum auf die vielfältigste Weise. Jede Pflanze wächst nur innerhalb gewisser Temperaturgrenzen, am besten bei einer bestimmten Optimaltemperatur. Ausserdem gibt es eine obere und eine untere Grenztemperatur, ausserhalb der das Plasma geschädigt wird. Verschiedene Pflanzen können sich in diesen Punkten ganz verschieden verhalten. Tropische Pflanzen sind oft nicht mehr fähig, bei Temperaturen unter 15° zu wachsen, während arktische Pflanzen das Wachstum bei der 0°-Grenze meist noch nicht einstellen. Höchsttemperaturen für das Wachstum liegen für die meisten Pflanzen zwischen 25° und 45°. Unterschiedliche Tages- und Nachttemperaturen sind für das Wachstum ebenfalls bedeutsam. Auch die Ausnützung des Lichtes ist bei verschiedenen Pflanzen nicht gleich. Während gewisse Schattenpflanzen bereits bei wenigen tausend Lux ihr optimales Wachstum erreicht haben und bei äusserst geringen Lichtintensitäten noch wachsen können, erlangen Lichtpflanzen erst bei 15000 Lux oder darüber ihr optimales Wachstum und können bei 1000 Lux nur noch ungenügend wachsen. Ähnlich wie das Verhalten gegenüber Temperatur und Licht variiert zwischen den verschiedenen Pflanzen die Ausnützungsfähigkeit für das im Boden vorhandene Wasser, die Möglichkeit des Transpirationsschutzes sowie der Konzentrationsbereich der Nährstoffe, innerhalb dessen die Pflanzen gedeihen können.

3. Ruheperioden. Die Bildung von Ruheknospen und das Werfen des Laubes in winterkalten Gebieten oder in Gebieten mit Trockenzeiten wird durch Tageslängen und Temperaturen kontrolliert. Sehr oft spielt auch der Ernährungszustand eine Rolle. Die rechtzeitige Auslösung dieser Vorgänge ist für die Pflanze lebenswichtig, da sie sonst erfrieren oder vertrocknen würde. Umgekehrt sollte auch die Beendigung der Ruheperiode wieder zur richtigen Zeit erfolgen, damit die Pflanze den günstigsten Moment der Entwicklung nicht verpasst. Deshalb müssen in unserem Klima die meisten Knospen eine Periode kühler Temperatur durchmachen, bevor ihre Entfaltung durch höhere Temperaturen oder durch die Tageslänge ausgelöst werden

kann. Bleiben die kühlen Temperaturen aus, so kann sich die Pflanze nicht mehr entfalten, wie das unter andern an *Veratrum* (Germer) gezeigt werden konnte (vgl. WENT, 1957, S. 175–180 und 245–247). Die Buche braucht Tageslängen von mindestens 12 Stunden zur Entfaltung der Knospen (WAREING, 1953).

4. Blütenbildung. Temperatur, Ernährung und namentlich Lichtperioden (Tageslängen) beeinflussen die Blütenbildung. Oft können Pflanzen, die in ein anderes Gebiet gebracht werden, zwar noch gut gedeihen, aber nicht mehr blühen, weil die zur Blütenbildung notwendigen Bedingungen nicht vorhanden sind. Man denke nur an Zimmerpflanzen, die trotz sorgfältigster Pflege nicht mehr zum Blühen kommen. In ausgedehnten physiologischen Versuchen konnte HIESEY (1953a und b) an *Achillea* und *Poa* nachweisen, dass Pflanzen aus kühlen Gegenden im Gegensatz zu solchen aus warmen unter dem Einfluss von hohen Nachttemperaturen nicht blühen. Manche hochnordische Pflanze blüht nur unter Langtagbedingungen, das heisst, wenn die Nächte kurz werden oder überhaupt fehlen. Wird eine solche Pflanze in südlichere Breiten verpflanzt, so kann sie nicht mehr blühen, weil die Nächte zu lang sind. In unseren Breiten gibt es Pflanzen, die unter Kurztag-, und andere, die unter Langtagbedingungen blühen. Kurztagpflanzen blühen im Frühjahr oder Herbst, Langtagpflanzen im Sommer. In arktischen Gebieten und in den Hochalpen treten keine Kurztagpflanzen auf, weil dort im Frühjahr und Herbst die Lebensbedingungen zu ungünstig sind.

Diese wenigen Ausführungen genügen, um zu zeigen, wie kompliziert das ökologische Verhalten einer Pflanze kontrolliert wird und durch wie manche phyiologische Vorgänge das Vorkommen der Pflanze begrenzt werden kann. Es ist dabei zu bedenken, dass die einzelnen erwähnten Entwicklungsstadien der Pflanzen durch das Zusammenwirken von zahlreichen physiologischen Vorgängen zustande kommen. Das Wachstum beispielsweise wird beeinflusst durch die Assimilation, die Atmung, den Stofftransport, die Nahrungsaufnahme, die Zellteilung und viele weitere Vorgänge, von denen jeder auf Temperatur, Licht und Ernährung verschieden reagiert. Daraus mögen wir vermuten, wieviele Genpaare notwendig sind, um das ökologische Verhalten einer Pflanze zu bestimmen, und wieviele Möglichkeiten es geben kann, dieses abzuändern.

Im Gebiet, in dem die Pflanze nach ihren physiologischen Eigenschaften die Möglichkeit hat, zu gedeihen und sich zu vermehren, entscheidet nun die Konkurrenz über das tatsächliche Vorkommen. Die meisten Pflanzen wachsen in der Natur nur auf viel kleinerem Gebiet, als ihnen möglich wäre, da sie durch die Konkurrenz um Raum, Licht, Wasser und Nährstoffe bedrängt oder durch parasitierende Lebewesen geschwächt werden. So kön-

nen die meisten Bewohner extremer Standorte (zum Beispiel Fels- oder Trockenwiesenpflanzen) ohne Konkurrenz auch an anderen Orten wachsen. *Bromus erectus*, die aufrechte Trespe, ist charakteristisch für unsere trockenen, mageren Wiesen, sie gedeiht aber bedeutend besser auf feuchten und fetten Böden. In der Natur wird sie indessen dort durch die Konkurrenz anderer Wiesenpflanzen verdrängt (Ellenberg, 1953). Alle Kultur- und Zierpflanzen, die in unseren Gärten gut gedeihen, wären, sich selbst überlassen, der natürlichen Konkurrenz nicht gewachsen. An sehr extremen Standorten oder auf neu zu besiedelnden Flächen ist die Vegetation offen. Nur hier spielt die Konkurrenz keine grosse Rolle.

An jedem Standort bilden die Pflanzen, die dort zusammenwachsen, eine charakteristische Gesellschaft. An gleichen Standorten entstehen gleiche Gesellschaften. In den Gesellschaften können einzelne besonders konkurrenzkräftige Pflanzensippen den anderen weitere Bedingungen diktieren. Im Buchenwald zum Beispiel mit seinem dichten Kronenschluss, gedeihen nur noch wenige Pflanzen, da bei dem geringen Licht viele Samen nicht keimen oder die Jungpflanzen nicht wachsen können. Eine Buchenwaldpflanze muss also nicht nur den allgemeinen klimatischen und edaphischen Standortsbedingungen entsprechen, sondern auch äusserst genügsam in ihren Lichtansprüchen sein und womöglich vor der Belaubung der Buchen blühen können. Jede Gesellschaft, in der die Konkurrenz wirksam ist, bildet mit der Zeit ein Gleichgewicht, das sich ohne äussere Einwirkung kaum mehr verändert. Ein Eindringen von neuen Sippen, die in der Regel auf dieses Gleichgewicht nicht abgestimmt sind, ist unwahrscheinlich. In Kalifornien beispielsweise, das Hunderte von eingeschleppten und heute weit verbreiteten Pflanzensippen kennt, kann man beobachten, dass die fremden Pflanzen fast nicht in die natürlichen Gesellschaften eindringen, sondern hauptsächlich vom Menschen stark beeinflusste Standorte besiedeln. Auch bei uns sind eingeschleppte Pflanzen meist auf Wegränder, Schuttplätze, Äcker oder auf offene Vegetationen wie Flussufer und dergleichen beschränkt.

Das Vorkommen von Sippen in bestimmten Pflanzengesellschaften ist deshalb für die Kenntnis der ökologischen Merkmale dieser Sippen sehr aufschlussreich. Umgekehrt kann man aus einem bereits bekannten ökologischen Verhalten einer Sippe auf die in der Gesellschaft herrschenden Standortsfaktoren schliessen. Die genaue Charakterisierung der Standorte ist allerdings heute noch nicht möglich. Es fehlen geeignete Methoden zur feineren Erfassung der Standortsfaktoren, so dass wir zur ökologischen Charakterisierung der an einem Standort wachsenden Sippen nur ungefähre Daten erhalten können. Auf der anderen Seite ist die experimentell ökologische Forschung, die vergleichende Untersuchungen der pflanzlichen Reaktionen unter kon-

trollierbaren Bedingungen umfasst, erst in ihren Anfängen und kann deshalb der Standortsforschung nur wenige Ergebnisse liefern. Sowohl Standortsforschung wie experimentelle Ökologie, die sich in vorzüglicher Weise ergänzen können, verdienen deshalb heute unsere besondere Aufmerksamkeit und Förderung.

Wie weit spielen nun die ökologischen und physiologischen Merkmale in der Systematik eine Rolle? Familien und höhere systematische Einheiten haben in der Regel eine zu grosse ökologische Amplitude, als dass sie sich ökologisch klar umschreiben liessen. Allerdings können besonders extrem organisierte und kleinere isolierte Familien auf bestimmte Lebensräume beschränkt sein. Es gibt tropische Familien (Musaceen), Familien von Waldgehölzen (Pinaceen, Fagaceen), gewässerbewohende Familien (Lemnaceen), schmarotzende Familien (Orobanchaceen), fleischfressende Familien (Utriculariaceen), um nur einige Beispiele zu nennen. Die meisten der grösseren Familien können zwar einen ökologischen Schwerpunkt haben, senden aber einzelne Vertreter in alle möglichen Lebensräume aus. Das gleiche wie für Familien gilt auch für die grösseren Gattungen; allerdings ist hier die ökologische Spezialisierung meist enger umschrieben. Es zeigt sich also, dass innerhalb der höheren systematischen Einheiten die ökologischen Merkmale oft eine recht geringe Konstanz aufweisen. Leider sind noch kaum vergleichend physiologische Untersuchungen innerhalb höherer systematischer Einheiten bekannt. Da die ökologischen Merkmale auf Komplexen physiologischer Eigenschaften beruhen, ist es möglich, dass die einzelnen systematischen Einheiten viele spezifische physiologische Reaktionen aufweisen, die sich ökologisch nicht erkennen lassen.

Die Arten wurden lange Zeit als die niedersten ökologischen Einheiten betrachtet. Man kennt ökologisch sehr streng spezialisierte Arten (oft sind es Relikte, die an ihrem heutigen Standort eine ungünstige Zeit überdauert haben und sich später nicht mehr ausbreiten konnten, wie etwa Tertiärrelikte in den Südalpen, die nur noch in schattigen Nischen von Dolomitfelsen wachsen); daneben gibt es aber auch allgemein verbreitete Arten, die von der subtropischen bis zur arktischen Zone und auf fast jeder Unterlage vorkommen können. Arnold Engler (1905 und 1913), Professor für Forstwirtschaft an der ETH, war einer der ersten, der auf die grosse Bedeutung der Samenprovenienz bei Nadelbäumen hinwies und eindeutig aufzeigte, dass bei Föhren, Lärchen und Fichten Standortsrassen vorkommen, die erblich fixiert sind, deren Unterschiede also nicht nur in den durch die verschiedenen Standortsbedingungen abgeänderten Merkmalen (Modifikationen) bestehen. Morphologisch kaum unterscheidbare Föhren von verschiedenen Standorten verhielten sich, am gleichen Ort gezogen, verschieden. Samen von Föhren

aus hohen Gebirgslagen der Alpen lieferten bei Aussaat auf dem Adlisberg bei Zürich (600 m) nur schlecht geformte, kleine Bäume, während Samen von hochstämmigen Tieflandformen, in Samaden (1800 m) ausgesät, das Wachstum der dort einheimischen Föhren nicht erreichten und sehr bald gipfeldürr wurden. Seither sind viele solche Untersuchungen auf der ganzen Erde durchgeführt worden. In neuerer Zeit sind solche Studien durch genetische und physiologische Untersuchungen erweitert worden. Fassen wir diese Untersuchungen kurz zusammen, so gewinnen wir daraus folgendes Bild:

1. Weit verbreitete Arten mit grosser ökologischer Amplitude spalten sich meist in zahlreiche ökologische Rassen auf. Diese Rassen können klimatischer, edaphischer oder biologischer Natur sein, oder sie gehören mehreren dieser drei Kategorien zugleich an (Rassen auf bestimmten Bodenarten, Höhenrassen, Rassen mit verschiedener Widerstandsfähigkeit gegenüber Krankheiten und Schädlingen, Rassen, die sich bestimmten menschlichen Bewirtschaftungsweisen angepasst haben usw.). Dass eine Aufgliederung der Arten in ökologische Rassen nicht die Regel zu sein braucht, zeigen Untersuchungen an Lemnaceen (Landolt, 1957). Diese kleinen, wenige mm grossen, reduzierten Pflanzen wachsen auf der Wasseroberfläche. Einzelne Arten haben eine Verbreitung, die fast über die ganze Erdoberfläche reicht. Und doch konnten keine deutlichen ökologischen Rassen nachgewiesen werden. Die kleine Wasserlinse *(Lemna minor)* zum Beispiel zeigt physiologisch identisches Verhalten, ob sie nun aus der Schweiz, aus Dänemark, aus Washington oder Kalifornien stammt. Wasserlinsen sind allerdings als Wasserpflanzen stark spezialisiert; sie sind zudem äusserst reduziert und vermehren sich zur Hauptsache vegetativ. Dieses Beispiel mag deshalb eher eine Ausnahme sein.

2. Eine ökologische Rasse ist an ihrem Standort sämtlichen anderen Rassen überlegen. An ähnlichen Standorten kann sie ebenfalls gut gedeihen, ist aber weniger konkurrenzkräftig als die dort selektionierte Rasse.

3. Unterschiede zwischen zwei ökologischen Sippen können oft durch geradezu erstaunlich viele Genpaare bedingt sein. Bei zwei Sippen eines Fingerkrautes *(Potentilla glandulosa)* in Kalifornien, die sich allerdings auch morphologisch unterscheiden lassen, wurden von der Arbeitsgruppe Clausen, Keck und Hiesey festgestellt, dass an den beobachteten morphologischen und ökologischen Unterschieden über 100 Genpaare beteiligt sind. Gerade ökologisch wichtige Eigenschaften wie etwa die Blütezeit werden durch viele Genpaare kontrolliert (Clausen und Hiesey, 1958). Andererseits können ökologische Sippen sich auch nur durch ein oder

wenige Genpaare unterscheiden. So legt WILKINS (1959) dar, dass die ökologischen Sippen von *Festuca ovina*, die auf Bleiböden gedeihen (normale Pflanzen ertragen bleihaltige Böden nicht), wahrscheinlich nur in einem Gen von den normalen Pflanzen abweichen.

4. Innerhalb einer ökologischen Rasse verhalten sich die Individuen ökologisch nicht genau gleich, sie variieren in einigen Merkmalen. Auch können bisweilen durch Mutationen einzelne neue Merkmale entstehen. Durch die Selektion werden ständig Pflanzen mit nicht geeigneten Merkmalen ausgemerzt. Da nicht jedes Jahr die genau gleichen Bedingungen bringt, werden im einen Jahr etwas andere ökologische Merkmale bevorzugt als im anderen. Es herrscht ständig ein Fluktuieren um einen mittleren Typus. Diese ökologische Variabilität ist phylogenetisch ausserordentlich wichtig, da sie einer Rasse erlaubt, bei sich langsam ändernden Bedingungen ihr ökologisches Gleichgewicht in günstiger Richtung zu verschieben.

5. Ökologische Rassen oder allgemeiner ökologische Sippen sind voneinander morphologisch unterscheidbar, falls die morphologischen Eigenschaften eine ökologische Bedeutung haben oder mit ökologischen Merkmalen sehr eng gekoppelt sind, oder falls ein Genaustausch durch gewisse Barrieren zwischen den beiden Sippen verhindert wird, so dass sich in den Sippen einzelne spezifische morphologische Merkmale zufällig durchsetzen können. Barrieren zwischen zwei Sippen entstehen oft durch geographische Trennung; eine Kreuzung kann aber auch verunmöglicht werden durch verschiedene Blütezeiten, verschiedene Chromosomenzahlen, Unverträglichkeit des Plasmas usw.

6. Bestehen zwischen den Standorten von zwei ökologischen Sippen allmähliche Übergänge, so sind auch die ökologischen und morphologischen Eigenschaften der beiden Sippen durch gleitende Übergänge miteinander verbunden, vorausgesetzt, dass freie Kreuzungsmöglichkeiten bestehen und dass der Unterschied zwischen den Sippen durch mehrere Genpaare bedingt ist. Die Umstellung von einer Sippe zur anderen geht dann in einer Reihe von kleinen Schritten vor sich. Besonders rein klimatische Sippen verhalten sich auf diese Weise. So bestehen etwa zwischen den klimatischen Rassen von Föhren im Norden und Süden von Schweden allmähliche Übergänge (LANGLET, 1936). Eine klare Trennung zwischen solchen Rassen ist unmöglich. Ist die Übergangszone zwischen zwei Standorten aber sehr schmal, so wird die Vermischung von zwei Sippen erschwert, wie bei Sippen auf bestimmten Gesteinsunterlagen (Kalk-, Serpentin- oder Urgesteinssippen) oder bei jahreszeitlichen Sippen (winter- und sommerannuelle Unkräuter, Frühjahrs- und Herbstrassen in Mähwiesen

usw.). Die Purpurtaubnessel *(Lamium purpureum)* besitzt nach MÜNTZING (1932) eine sommerannuelle Rasse, die im Frühjahr keimt und im Sommer blüht, und eine winterannuelle Rasse, die im Herbst keimt und im Frühjahr blüht. *Rhinanthus*, *Centaurea Jacea* und andere Pflanzen besitzen Sippen, die vor dem ersten Mähen blühen und fruchten, und andere, die es erst nach dem letzten Schnitt im Herbst tun. Ökologische Sippen, die auf bestimmte Pflanzengesellschaften oder Gesellschaftsgruppen beschränkt sind (etwa Wald- und Wiesensippen), sind ökologisch oft ziemlich isoliert, da zwischen zwei solchen Gesellschaften ziemlich plötzlich mehrere klimatische, edaphische und biologische Faktoren ändern.

Die Erkenntnis, dass Arten ökologisch nicht einheitlich sein müssen, hatte ausserordentlich weitreichende praktische Bedeutung. Der Förster muss jetzt bei neuen Pflanzungen auf die Provenienz der Samen achten, da nur Samen von Pflanzen ähnlicher Standorte Gewähr für einen gesunden, kräftigen Baumbestand geben. Auch für die Landwirtschaft zeigten sich neue Perspektiven. Gras, Getreide oder Fruchtbäume, die in Südeuropa oder in Skandinavien angepflanzt werden und dort beste Erträge liefern, werden in der Ostschweiz oder im Wallis durch andere, in diesen Gegenden ergiebigere Sorten ersetzt werden müssen.

Neben der praktischen Bedeutung gibt die Forschung über ökologische Rassen auch Einblicke in die Artbildung. Fast jede weit verbreitete Art wird mit der Zeit ökologische Sippen bilden, wenn sie an mehreren Standorten konkurrenzfähig sein oder neue Standorte besiedeln will. Je extremer die verschiedenen Standortsbedingungen und je grösser die Konkurrenz, desto ausgeprägter wird die ökologische Rassenbildung. Solange zwei ökologische Sippen sich nur in einem Genpaar unterscheiden, kann man ihnen kaum einen wesentlichen systematischen Wert zuerkennen, da die eine Sippe jederzeit und örtlich unabhängig aus der anderen durch Mutation hervorgehen kann. Sind drei Gene an den ökologischen Merkmalsunterschieden beteiligt, so wird bei Kreuzung zwischen diesen Sippen die erste Bastardgeneration in den ökologischen Merkmalen einheitlich sein und meist zwischen den Eltern stehen. In der zweiten Generation spalten sich aber die Merkmale auf, und man erhält neben der Merkmalskombination der beiden Eltersippen und jener der ersten Generation noch fünf weitere mögliche Kombinationen. Die Eltersippen wurden durch die Selektion an ihren Standort angepasst und sind dort unter allen möglichen Kombinationen am konkurrenzfähigsten. Die entstandenen Bastarde mit neuen Kombinationen sind den Eltern höchstens an Standorten überlegen, an denen Faktoren der beiden ursprünglichen Standorte kombiniert werden. Solche Standorte kommen in der Gegend meist nicht oder nur sehr beschränkt vor. Die ur-

sprünglichen ökologischen Sippen werden deshalb eindeutig bevorzugt. Nur bei Gewinnung von ökologischem Neuland, verursacht durch plötzliche Klimaänderungen oder durch den Einfluss des Menschen, können solche Neukombinationen bedeutend erfolgreicher sein als die Eltersippen. Viele Kulturpflanzen und Kulturen begleitende Pflanzen sind aus der Weiterentwicklung solcher Bastardtypen entstanden. Je mehr Genpaare an den unterschiedlichen ökologischen Ansprüchen von zwei Sippen mitwirkten, desto schwieriger wird eine Vermischung der beiden. Bei 10 Genpaaren sind bereits 1024 verschiedene Kombinationen denkbar, von denen nur die wenigsten jenen der Eltersippen ebenbürtig sind. Parallel mit der ökologischen Differenzierung geht meist auch eine morphologische einher. Die morphologischen Eigenschaften verhalten sich indessen etwas anders, sofern sie ökologisch nur von geringer Bedeutung und auch nicht eng mit ökologischen Merkmalen gekoppelt sind. Sie können in der Kontaktzone von zwei Sippen allmählich von einer Sippe zur anderen hinüberwandern, denn durch fortwährendes Bastardieren entstehen hie und da Kombinationen, die sich ökologisch zwar von den Eltersippen kaum unterscheiden, die aber morphologische Merkmale beider kombinieren. So werden in diesen Kontaktzonen morphologische Übergänge gebildet, ohne dass sich der ökologische Charakter der ursprünglichen Sippen ändert. Als Beispiel seien zwei morphologisch sehr gut getrennte Sippen aus der Artengruppe des *Ranunculus montanus* erwähnt. Ein charakteristischer Unterschied zwischen diesen Sippen liegt in der Behaarung der Blätter. Die eine, *Ranunculus carinthiacus*, besitzt völlig kahle Blätter und wächst auf gut durchlässigen, kalkhaltigen Böden, die andere, *Ranunculus Grenierianus*, zeichnet sich durch dicht behaarte Blätter aus und wächst auf kalkarmen, feuchten Böden. Die beiden Sippen bastardieren in Kultur ohne Schwierigkeiten und haben meist fertile Nachkommen. Trotzdem sind in den Kontaktzonen der beiden Sippen eigentliche Bastardschwärme kaum anzutreffen. Man beobachtet einzelne Bastarde der ersten Generation, die sich durch Bastardüppigkeit (Heterosis) auszeichnen und ± fertil sind. Bastarde der zweiten Generation mit den vielen möglichen und in der Kultur künstlich herstellbaren Übergängen sind kaum zu finden. Die Grenze zwischen den beiden Sippen bleibt ziemlich scharf. Es kann aber beobachtet werden, dass *Ranunculus carinthiacus* im Umkreis von vielen Kilometern um diese Berührungsstellen herum schwach behaarte Blätter zeigt. Durch solche morphologische Merkmalsinterogressionen kann sich die morphologische Abgrenzung von zwei ökologischen Sippen teilweise verwischen. Besonders unklar werden die Verhältnisse, wenn sich die beiden Sippen nur in wenigen oder schwierig erkennbaren morphologischen Merkmalen unterscheiden. Trotzdem sind solche Sippen gut trennbar, sofern man die Tren-

nung auf einer ökologischen Basis vornimmt. Das Erkennen von ökologischen Merkmalen erfordert allerdings bedeutend mehr Aufwand als jenes von morphologischen, muss man doch nicht nur Standortsfaktoren und Pflanzengesellschaften erkennen, sondern oft auch physiologische Vorgänge messen können.

Viel diskutiert ist die Frage nach der systematischen Wertigkeit der ökologischen Sippen, die hier nur kurz gestreift werden soll. Dabei muss als Massstab gelten: 1. die Anzahl der Genpaare, in der sich die Sippen unterscheiden und 2. der Grad der Isolierung zwischen den Sippen. Unterscheiden sich die Sippen in sehr vielen Genpaaren (die auch gut erkennbare morphologische Merkmale einschliessen) und sind sie soweit gegeneinander isoliert, dass Bastarde und Zwischenformen in der Natur selten oder lokal nur begrenzt auftreten und die beiden Sippen über weite Gebiete eine selbständige Verbreitung aufweisen, so anerkennen wir ihnen Artrang zu, das auch dann, wenn die beiden Sippen in Kultur miteinander frei und fertil bastardieren. Es würde zum Beispiel keinem Feldbotaniker einfallen, *Geum urbanum* und *Geum rivale*, die ökologisch, morphologisch und geographisch sehr scharf getrennt sind und in der Natur nur selten Bastarde bilden, nicht als Arten zu bezeichnen, nur, weil sie in Kultur völlig fertil miteinander bastardieren. Zwischen der Bewertung als Art und dem Verzicht auf systematische Bewertung (wenn zum Beispiel die Unterschiede nur durch ein Genpaar bedingt sind), liegen eine ganze Reihe von Stufen, die schwierig und oft nur willkürlich festzulegen sind. Ökologische Sippen, die nur lokal auftreten oder lokal immer wieder entstehen können, werden oft als Varietäten bezeichnet (etwa Sippen von Mähwiesen und Weiden oder jahreszeitliche Sippen, die sich nur in relativ wenigen Genpaaren voneinander unterscheiden und wohl an vielen Orten voneinander unabhängig entstanden sind); ökologische Sippen mit regionaler Verbreitung, die jedoch gegenüber anderen Sippen nicht scharf abzutrennen sind, erhalten meist den Rang einer Unterart. Willkürlich wird die Entscheidung besonders dort, wo die Verhältnisse noch nicht überblickbar sind oder wo, wie etwa bei klimatischen Sippen, die morphologischen Unterschiede zwar gross sind, die beiden Sippen aber ganz allmählich ineinander übergehen.

Auch wenn die systematische Bewertung der ökologischen Sippen nicht immer eindeutig durchgeführt werden kann, so sollten die vorliegenden Ausführungen doch gezeigt haben, dass die Systematik heute zur Gliederung von Arten und Artengruppen auf die Ökologie nicht mehr verzichten darf. Ökologische und physiologische Eigenschaften sind nicht nur zusätzliche Merkmale, die zur besseren Unterscheidung von Sippen herangezogen werden können, sondern sie tragen überhaupt erst zum Verständnis der Sippen bei

und helfen oft, die richtigen Grenzen einer Sippe zu umschreiben. Für die moderne Systematik ergibt sich hier ein weites Betätigungsfeld. Neben morphologischen, zytologischen und genetischen Studien müssen Systematiker oder Arbeitsgruppen von Systematikern auch experimentell ökologische Versuche und Standortsuntersuchungen vornehmen. Ökologische Rassen gehören zu den wichtigsten Bausteinen der Systematik und werden immer mehr beachtet werden müssen.

Ziel der Systematik ist letzten Endes nicht, ein System um seiner selbst willen aufzustellen. Die Systematik bildet die notwendige Voraussetzung für manche biologische Forschung. Landwirtschaft, Forstwirtschaft, Pharmazie und Naturwissenschaften sollen die für ihre Untersuchungen verwendeten Pflanzen jederzeit mit Hilfe der Systematik erkennen und ihre wichtigsten Merkmale erfahren können. Die Systematik kann uns aber auch einen Einblick gewähren in das Wirken der Natur, in die Entstehung der Arten und zuletzt auch in die Entwicklung des gesamten Stammbaumes der Lebewesen.

Literaturverzeichnis

Becherer, A. (1944 und 1952): Fortschritte in der Systematik und Floristik der Schweizerflora (Gefässpflanzen) in den Jahren 1942 und 1943 bzw. 1950 und 1951. – Ber. Schweiz.Bot.Ges. **54**, 382 und **62**, 560.

Clausen, J. und Hiesey, W. M. (1958): Experimental studies on the nature of species: IV. Genetic structure of ecological races. – Carnegie Inst.Washington Publ. **615**, 312 S.

Daubenmire, R. F. (1947): Plants and environment. – J. Wiley, New York, 424 S.

Ellenberg, H. (1953): Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten. – Ber.Deutsch.Bot.Ges. **65**, 350–362.

Engler, A. (1905 und 1913): Einfluss der Provenienz des Samens auf die Eigenschaften der forstlichen Holzgewächse, I und II. – Mitt.Schweiz.Zentralanst.forstl.Vers. **8**, 79–236 und **10**, 191–386.

Hiesey, W. M. (1953a): Growth and development of species and hybrids of *Poa* under controlled temperatures. – Am.J.Bot. **40**, 205–221.

Hiesey, W. M. (1953b): Comparative growth between and within climatic races of *Achillea* under controlled conditions. – Evolution **7**, 297–316.

Landolt, E. (1957): Physiologische und ökologische Untersuchungen an Lemnaceen. – Ber.Schweiz.Bot.Ges. **67**, 271–410.

Langlet, O. (1936): Studien über die physiologische Variabilität der Kiefer und deren Zusammenhang mit dem Klima. Beiträge zur Kenntnis der Ökotypen von *Pinus silvestris* L. – Medell.Stat.Skog. **29**, 219–470.

Müntzing, A. (1932): Untersuchungen über Periodizität und Saison-Dimorphismus bei einigen annuellen *Lamium*-Arten. – Bot.Not. **1932**, 153–176.

Wareing, P. F. (1953): Growth studies in woody species. – Physiologia plantarum **6**, 692–706.

Went, F. W. (1957): The experimental control of plant growth. – Waltham, Mass., 343 S.

Wilkins, D. A. (1959): Recognizing adaptive variants. – Proc.Linn.Soc. London **171**, 122–126.