

Diskussion

Objekttyp: **Chapter**

Zeitschrift: **Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Tech. Hochschule, Stiftung Rübel, in Zürich**

Band (Jahr): **52 (1975)**

PDF erstellt am: **03.07.2024**

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

V. DISKUSSION

A. MORPHOLOGIE UND ÖKOLOGIE

Einige der untersuchten ökologischen Faktoren sind mehr oder weniger voneinander abhängig, und deshalb ergaben sich bei diesen ähnliche Beziehungen zu den genetisch bedingten morphologischen Merkmalen⁴. So sind zum Beispiel tiefe Höhenlage und hohe Bodentemperatur oder (in schwächerem Grade) südliche Exposition und geringe Vegetationsbedeckung miteinander korreliert. Andere Faktoren sind voneinander unabhängig, doch können sie trotzdem in ähnlicher Weise mit morphologischen Merkmalen korreliert sein. So hatten zum Beispiel grössere Höhenlage und nördlichere Exposition eine ähnliche Wirkung auf die morphologischen Merkmale. Beide Faktoren beeinflussen in ähnlicher Weise einen dritten (die Temperatur), welcher mit den morphologischen Merkmalen korreliert ist.

Bei einzelnen ökologischen Faktoren (pH-Wert und Stickstoffversorgung im Oberboden) zeigte sich keine Beziehung zur Morphologie. Es sind dies Faktoren, gegenüber denen S. columbaria s.l. eine geringe Toleranz hat (sie wurde fast nur bei relativ hohen pH-Werten und relativ geringer Stickstoffversorgung gefunden). Bei ökologischen Faktoren gegenüber denen S. columbaria s.l. eine

⁴Die morphologischen Messungen erfolgten unter annähernd gleichen Kulturbedingungen zu einem Zeitpunkt, da Verpflanzungsunterschiede kaum mehr bemerkbar waren. Es kann deshalb angenommen werden, dass die gemessenen morphologischen Unterschiede genetisch bedingt sind. Es ist aber möglich, dass sich unter den Kulturbedingungen nicht alle genetischen Unterschiede ausprägen konnten. CLAUSEN und HIESEY (1958) erwähnen verschiedene Beispiele, bei denen unausgedrückte Variabilität (latente Gene) durch Aenderung der Umwelt sichtbar wurde (zum Beispiel die Anthocyan-Färbung von Stengeln und Blättern bei einer Unterart von Potentilla glandulosa).

grosse Toleranz zeigt (Höhenlage, Temperatur; Vorkommen von 0 bis über 2700 m, von sehr warmen bis zu relativ kühlen Lagen), war dagegen die Korrelation mit morphologischen Merkmalen sehr stark. Das bedeutet, dass die verschiedenen Formen den Umweltbedingungen genetisch angepasst sind, also Oekotypen bilden.

Die Beziehungen zwischen ökologischen Faktoren und morphologischen Merkmalen lassen vor allem Oekotypen bezüglich Höhenlage, Temperatur und Bewirtschaftung (Mahd) erkennen. Die Oekotypen bezüglich Höhenlage und Temperatur sind aber nicht deutlich abgegrenzt, denn sowohl ökologische Faktoren wie morphologische Merkmale ändern stetig. Die meisten dieser Oekotypen wurden mit Artnamen belegt, da die morphologischen Unterschiede wenigstens bei den extremeren Formen, die auch ökologisch und geographisch stärker isoliert sind, deutlich erkennbar sind. Ein Beispiel für einen Oekotyp innerhalb der verschiedenen Artumgrenzungen sind die Mähwiesenpopulationen. Diese blühten in Kultur im Durchschnitt etwa 4 Wochen früher als nicht gemähte Populationen (siehe S. 63).

Die Abhängigkeit der morphologischen Merkmale von der Höhenlage war nicht in allen untersuchten Gebieten gleich stark (siehe Figuren 3-9, S. 55-58). In gewissen Gebieten muss also die genetische Vielfalt erhöht sein, wohl durch das Vorkommen von mindestens zwei Sippen. Die stärksten Unterschiede bezüglich Höhenlage zeigten sich im Wallis und in den Bergamasker Alpen, wobei die grössten morphologischen Aenderungen in mittleren Höhenlagen erfolgten. Hier müssen deutlich verschiedene Sippen eng benachbart sein. Im näher untersuchten Wallis zeigten sich in einem Uebergangsbereich von etwa 1000 m Höhendifferenz zahlreiche, an entsprechende Standorte gebundene, Uebergangsformen und Merkmalsintrogressionen (siehe Figur 13, Fundorte 9, 19, 20, 22, 23, 25, 30, 31, 33, S. 78 und Figur 10, S. 61).

Die morphologischen Merkmale waren in verschiedener Weise mit den ökologischen Faktoren korreliert. Zum Teil ist dies aus ihrer ökologischen Bedeutung zu verstehen. So war durch die Mahd vor allem der Blühbeginn beeinflusst. Nur relativ früh blühende Formen können sich auf einer Mähwiese entwickeln und halten. Entsprechend

war der Blühbeginn auch bei Populationen aus grosser Höhenlage relativ früh, da die Entwicklung wegen den ungünstigen Klimabedingungen rasch erfolgen muss (für die Blütenbildung ist wahrscheinlich eine bestimmte Wärmemenge nötig). Auch bei Höhe, Stengel-Länge und Verzweigung können unter ungünstigen Klimabedingungen nur geringe Werte erreicht werden, was durch Auslese genetisch fixiert worden ist.

Grosse Relative Blattabschnitt-Länge und starke Behaarungsdichte könnten als Transpirationsschutz, Anpassung an trockene Verhältnisse verstanden werden: Der Wasserfaktor wurde nicht direkt untersucht, doch scheinen die Beziehungen zu anderen Faktoren (wie Höhenlage, Klima) zu zeigen, dass Trockenheit auf die Relative Blattabschnitt-Länge einen vergrössernden Einfluss hat, während die Behaarungsdichte vor allem geographisch differenziert ist, innerhalb einzelner Gebiete aber meist nur relativ schwach mit ökologischen Unterschieden, die mit der Trockenheit in Beziehung stehen, korreliert ist.

Die Kelchborsten sind deutlich von ökologischen Faktoren beeinflusst; sie waren in grossen Höhenlagen lang und breit. Es ist denkbar, dass dadurch die Verbreitungsmöglichkeiten (zum Beispiel durch Tiere) in diesen klimatisch ungünstigen Gebieten vergrössert sind. Die Kelchborsten-Länge ist auch mehr oder weniger mit der Fruchtgrösse gekoppelt und bedeutet so wohl in den ungünstigen Gebieten indirekt eine erhöhte Ueberlebenswahrscheinlichkeit für die Keimlinge. Unterschiede in der Fruchtgrösse sind auch bei anderen Artengruppen verschiedener Gattungen häufig. So fand LANDOLT (1967) in den Schweizer Alpen bei nah verwandten Sippenpaaren 29 (=55% der untersuchten) Tieflandsippen mit kleineren Samen (Früchten) als die entsprechenden Gebirgssippen.

Rötliche Blütenfarbe trat geographisch ziemlich begrenzt auf. Sie dürfte zur Isolation von den angrenzenden normal (violettblau bis lila) blühenden Sippen beigetragen haben, da die (für S. columbaria s.l. gewöhnliche) Insektenbestäubung wohl vorzugsweise zwischen gleichfarbenen Blüten erfolgt.

B. MORPHOLOGIE UND GEOGRAPHIE

Die geographischen Unterschiede bei den morphologischen Merkmalen dürften zum Teil durch klimatische Unterschiede bedingt sein. Bei allen Merkmalen kamen die niedrigsten Klassenwerte⁵, welche vorwiegend auf niedrigere Höhenlagen beschränkt waren, in den südlicheren Teilen des Untersuchungsgebietes (siehe Fig. 12, S. 73) vor. Hohe Klassenwerte kamen auf der Alpennordseite bis in viel tiefere Lagen vor als in südlichen Gebieten. Entsprechend liegen auch die Höhengrenzen der Vegetationsstufen im Norden viel tiefer als im Süden.

Ein Teil der geographischen Unterschiede ist aber nicht durch klimatische oder andere ökologische Faktoren erklärbar. Zum Beispiel wurden die kleinsten Relativen Blattabschnitt-Längen in der subalpinen Stufe der Bergamasker Alpen gefunden und nicht in den höchsten und nördlichsten Lagen. Allerdings dürfte wohl der damit verbundene relativ geringere Transpirationsschutz durch die in diesem Gebiet starke Behaarung, welche in den nördlichen hohen Lagen fehlt, ausgeglichen werden. Rötliche Blütenfarbe wurde nur in eng begrenzten Gebieten in den Süd- und Südwest-Alpen festgestellt. Offenbar handelt es sich hier um geographisch relativ isolierte Sippen, die, damit zusammenhängend, auch morphologisch gut abgegrenzt sind. Bei der Behaarungs-Dichte ist deutlich eine geographische Gliederung (Nord-Süd) zu erkennen, während der Einfluss ökologischer Faktoren, wie erwähnt, relativ klein ist. Es lassen sich gut 3 Behaarungstypen unterscheiden (stark, mässig und schwach behaarte), welche in Kontaktgebieten Uebergangsformen bilden, sonst aber weitgehend isoliert bleiben.

⁵Die Messergebnisse wurden bei jedem Merkmal in Klassen eingeteilt, so dass die niedrigsten Klassenwerte den extremsten Tieflandsippen S. candicans und S. gramuntia entsprachen, während die höchsten Werte der Gebirgssippe S. lucida zukamen (Definitionen siehe S. 37-40).

Die Verbreitung der Arten wurde auf den S. 77-83 angegeben, soweit dies nach den untersuchten Populationen möglich war. In Wirklichkeit dürften die meisten Arten im untersuchten Gebiet noch etwas weiter verbreitet sein; die Schwerpunkte liegen aber wahrscheinlich nicht wesentlich anders.

C. VERWANDTSCHAFTSBEZIEHUNGEN

Die Kreuzungsexperimente ergaben, dass wahrscheinlich alle untersuchten Arten von S. columbaria s.l. unter Bildung der verschiedensten Intermediärformen beliebig miteinander kreuzbar sind (Artbezeichnung provisorisch, siehe S. 8). In Kontaktgebieten verschiedener Arten wurden zahlreiche Uebergangsformen und Merkmalsintrogressionen gefunden (siehe Figuren 13-15, S. 78-80). Die Arten sind wohl alle nahe miteinander verwandt. Die morphologischen und geographischen Differenzierungen sind jedoch recht unterschiedlich. Die entwicklungsgeschichtlichen Beziehungen zwischen den Arten dürften kompliziert sein.

Ein stark vereinfachtes Bild der möglichen Verwandtschaftsbeziehungen vermittelt die Darstellung in Figur 16 für die 7 Arten des Untersuchungsgebietes. Die Anordnung der Arten erfolgte nach ihrer morphologischen Aehnlichkeit (Index, Tabelle 4, S. 81) und unter Berücksichtigung des Auftretens oder Fehlens abnormer Ausenkelche bei den Kreuzungsexperimenten (siehe Tabelle 7, S. 96). Die Verbindungslinien geben an, zwischen welchen Arten Uebergangsformen beobachtet wurden oder wahrscheinlich sind. Die Anordnung von S. dubia (Indexzahl zwischen S. columbaria und S. lucida) links von S. lucida erfolgte nur, um die besonders engen Beziehungen zwischen S. lucida und S. columbaria deutlich darstellen zu können.

Eine etwas andere Gruppierung ergibt sich nach dem geographisch stark differenzierten Merkmal Behaarungs-Dichte:

1. schwach bis nicht behaarte Sippen (S. lucida, S. columbaria),
2. mässig behaarte Sippen (S. portae, S. gramuntia, S. dubia),
3. stark (filzig) behaarte Sippen (S. vestita, S. candicans).

Von den beobachteten Arten ausserhalb des Untersuchungsgebietes würden S. ochroleuca und S. "Aethiopien" zur 1., S. uniseta zur 2. und S. tomentosa zur 3. Gruppe gehören. Wegen der zum Teil grossen geographischen Distanzen und auch weiterer morphologischer Unterschiede ist eine solche Zuordnung wohl zweifelhaft.

Da die Behaarungs-Dichte gegenüber anderen Merkmalen eine

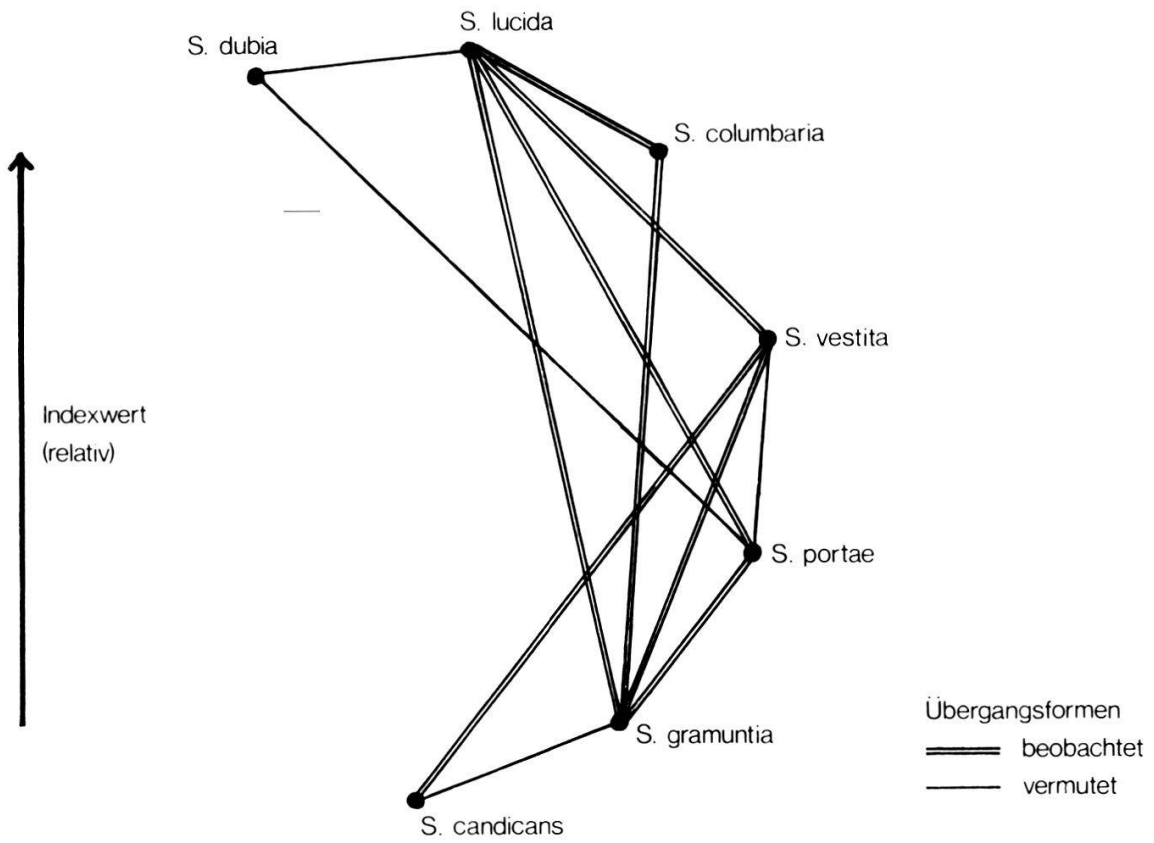


Fig. 16 Stark vereinfachte Verwandtschaftsbeziehungen bei 7 Arten von Scabiosa columbaria s.l. (Erklärung siehe Text)

relativ geringe ökologische Bedeutung hat, dürften die morphologischen Unterschiede zwischen den verschiedenen Behaarungstypen älter sein als Unterschiede innerhalb der einzelnen Behaarungstypen. Es ist wahrscheinlich, dass sich die einzelnen Behaarungstypen in Zusammenhang mit den Ausbreitungsmöglichkeiten nach der letzten Eiszeit, wohl auch nach Bastardierungen untereinander, ökologisch stärker differenzierten.

Bei S. columbaria nahm LANDOLT (1970) an, dass sie während der nacheiszeitlichen Wärmezeit aus Bastardpopulationen zwischen S. lucida und S. gramuntia hervorgegangen ist, welche unter den neuen Bedingungen nach der Waldrodung durch den Menschen erfolgreich waren und sich ausbreiten konnten. Das Vorkommen von Uebergangspopulationen zwischen S. lucida und S. gramuntia im Wallis, welche sich in einzelnen Pflanzen (wie auch experimentell erzeugte Bastardpopulationen) nicht von S. columbaria unterscheiden liessen, stützen diese Hypothese. Die Uebergangspopulationen im Wallis waren bezüglich der Indexzahl meist in der Nähe der einen oder anderen Art. Dies dürfte daran liegen, dass die Kontaktzone zwischen den beiden Arten relativ eng begrenzt ist, so dass für intermediäre Formen zuwenig Raum und ökologische Möglichkeiten vorhanden sind, um sich in grösseren Populationen von den Elternsippen zu isolieren. Durch Bastardierungen entstandene Intermediärformen dürften so durch Rückkreuzungen mit dem einen Elter immer wieder "verloren" gehen. Nach der Waldrodung durch den Menschen war dagegen viel neuer Raum mit neuen ökologischen Bedingungen entstanden, sodass sich die Intermediärformen ausbreiten und isolieren konnten.

Das Auftreten klimatisch vikariierender Sippen des Mittellandes und der südalpinen Täler in vorwiegend vom Menschen abhängigen Pflanzengesellschaften sowie ihre zusammenhängende Verbreitung deuten nach LANDOLT (1971) auf ein eher jüngeres Alter hin. Im Bereich der Schweizer Alpen kann man S. columbaria (Mittelland) und S. portae (südalpine Täler) als jüngere Zwischenformen von S. lucida und S. gramuntia auffassen.

Auf eine besonders nahe Verwandtschaft zwischen S. lucida

und S. columbaria einerseits und zwischen S. portae und S. gramuntia andererseits wiesen die morphologischen Untersuchungen und die Kreuzungsexperimente (mit völlig normalen Bastarden) hin. In Kreuzungen zwischen diesen beiden Paaren zeigten sich dagegen Missbildungen des Aussenkelches. Allerdings sind diese Missbildungen wohl kaum nachteilig für die Bastarde, und sie müssen auch noch nicht Ausdruck einer relativ entfernten Verwandtschaft sein. Da S. gramuntia in südlichen Gebieten verbreitet ist und wohl auch von dort ins Alpengebiet einwanderte, ist verständlich, dass sich nach dem Kontakt mit S. lucida auf der Nordseite der Alpen eine Zwischenform (S. columbaria) ausbreitete, welche nahe mit S. lucida verwandt und mit ihr durch lückenlose Uebergänge verbunden ist und auf der Südseite eine solche (S. portae), welche nahe mit S. gramuntia verwandt und mit ihr durch lückenlose Uebergänge verbunden ist. Ausserdem sind im westlichen Teil der Alpennordseite wegen des steileren Gebirgsabfalles und der selteneren Kalkgebiete die Kontaktmöglichkeiten zwischen S. lucida und einer Tieflandsippe viel geringer als auf der Alpennordseite.

Einige Arten (S. dubia, S. vestita, S. candicans) haben (wenigstens im Untersuchungsgebiet) eine reliktdartige Verbreitung. Ob aber die vorwiegend bei S. vestita und S. dubia auftretende rötliche Blütenfarbe auf einen voreiszeitlichen Zusammenhang der beiden Sippen zurückgeht, ist ungewiss. Es müsste noch untersucht werden, ob das Merkmal bei beiden Sippen genetisch gleich ist und wie es allgemein im Alpengebiet verbreitet ist.

Chromosomenzahlen von S. columbaria s.l. sind bis jetzt nur diploide ($2n = 16$) bekannt (siehe S. 36). Im Unterschied zu vielen anderen untersuchten Artengruppen (zum Beispiel Achillea millefolium, Knautia arvensis und Galium pumilum durch EHRENDORFER 1962, Galium mollugo durch KRENDL 1967), bei denen sich viele jüngere Sippen auf polyploider Stufe bildeten, scheinen bei S. columbaria s.l. junge Sippen nur auf der diploiden Stufe entstanden zu sein. Die Bastardierungen konnten hier leicht erfolgen, da zwischen den möglichen Ausgangssippen praktisch keine gene-

tische Isolation besteht. Dagegen konnte zum Beispiel bei Achillea millefolium nach EHRENDORFER (1962) die genetische Isolation erst auf der tetraploiden Stufe ganz überwunden werden.

Die Entwicklung der Artengruppe der S. columbaria kann im einzelnen aus den vorliegenden Untersuchungen nicht abgeleitet werden. Die meisten Arten im mittleren Teil von Figur 16 könnten wohl aus Bastardierungen und Genintrogressionen, nachfolgender Besiedelung neuer Gebiete und ökologischer Differenzierung, zum Teil vor, zum Teil nach den Eiszeiten, entstanden sein. Allerdings könnten auch noch weitere Sippen aus Südost- und Süd-Europa beteiligt gewesen sein.

D. AUSBLICK AUF SYSTEMATIK UND VERSUCH EINES SCHLUESSELS

Eine einfache systematische Gliederung der Artengruppe der S. columbaria im Untersuchungsgebiet scheint nicht möglich zu sein, da die Arten sich vorwiegend nur in schwer erkennbaren quantitativen Merkmalen unterscheiden und praktisch alle denkbaren Uebergangsformen vorkommen. Zudem sind auch die systematisch wichtigen Merkmale in einem gewissen Grade von den Umweltbedingungen abhängig. Zur besseren Aufklärung von Entwicklung und Systematik der Artengruppe müsste noch mehr Material, vor allem auch aus Südost-Europa, dem vermutlichen Zentrum der Gruppe, untersucht werden.

Der folgende Schlüssel stellt einen Versuch dar, die Arten von S. columbaria s.l. des Untersuchungsgebietes (S. 73) in ihren typischen Formen knapp zu umgrenzen. Die Masse sind aus den Mittelwerten der Populationsmessungen abgeleitet, unter Ausschluss der extremsten Werte jeder Art. Sie gelten für frische, am natürlichen Standort gewachsene, Pflanzen (Umrechnung für gepresste Pflanzen S. 41).

Definition der quantitativen Merkmale (entsprechend S. 37-39):

- Kelchborsten-Länge: Länge der grössten Kelchborsten nahe der Mitte eines primären oder sekundären Fruchtköpfchens (Fig. 17).
- Kelchborsten-Breite: Grösste Breite am Grunde der Kelchborsten nahe der Mitte eines primären oder sekundären Fruchtköpfchens (Fig. 17).
- Relative Blattabschnitt-Länge: Längen-Breiten-Verhältnis der längsten Seitenabschnitte am obersten Stengelblattpaar von Haupttrieben.
- Behaarungs-Dichte: Zahl der Haare pro mm^2 auf der Unterseite der obersten ausgewachsenen Rosettenblätter.

Schlüssel zur Artengruppe der Scabiosa columbaria

1. Blüten violettblau bis rötlich.

2. Behaarungs-Dichte 0-32 Haare/ mm^2 , Behaarung nirgends graufilzig.

3. Kelchborsten-Länge 1.5-2.5 mm, Kelchborsten-Breite 0.05-0.1 mm, Relative Blattabschnitt-Länge 14-20. Behaarungs-Dichte 8-32 Haare/mm². Zentral- und südalpine Täler, kollin und montan. S. gramuntia
- 3*. Kelchborsten-Länge mindestens 3 mm, Kelchborsten-Breite mindestens 0.1 mm, Relative Blattabschnitt-Länge höchstens 14.
4. Behaarungs-Dichte 0-8 Haare/mm².
5. Kelchborsten-Länge 4-6 mm, Kelchborsten-Breite 0.2-0.3 mm, Relative Blattabschnitt-Länge 5-8. Behaarungs-Dichte 0-4 Haare/mm². Alpen und Jura, subalpin und alpin. S. lucida
- 5*. Kelchborsten-Länge 3-4 mm, Kelchborsten-Breite 0.1-0.2 mm, Relative Blattabschnitt-Länge 9-14. Von den Nordalpen nach Norden, kollin und montan. S. columbaria
- 4*. Behaarungs-Dichte 8-32 Haare/mm². Alpensüdseite.
6. Kelchborsten-Länge 3-4 mm, Kelchborsten-Breite 0.1-0.15 mm, Relative Blattabschnitt-Länge 7-12. Südalpine Täler, kollin und montan. S. portae
- 6*. Kelchborsten-Länge 4-6 mm, Kelchborsten-Breite 0.2-0.3 mm, Relative Blattabschnitt-Länge 4-6. Südostalpen, vom Comersee nach Osten, subalpin und alpin. S. dubia
- 2*. Behaarungs-Dichte 32-64 Haare/mm², Blätter graufilzig behaart.
7. Kelchborsten-Länge 3-5 mm, Kelchborsten-Breite 0.1-0.25 mm, Relative Blattabschnitt-Länge 10-16. Südwestalpen, vom Mont Cenis-Gebiet nach Süden, montan, subalpin und alpin. S. vestita
- 7*. Kelchborsten-Länge 1-1.5 mm, Kelchborsten-Breite 0.05-0.1 mm, Relative Blattabschnitt-Länge 15-24. Zwischen Mittelmeer und Südwestalpen, kollin. S. candicans
- 1*. Blüten gelb. Kelchborsten-Länge 2.5-3.5 mm, Kelchborsten-Breite 0.05-0.15 mm, Relative Blattabschnitt-Länge 13-17, Behaarungs-Dichte 4-16 Haare/mm². Nordschweiz, kollin. S. ochroleuca

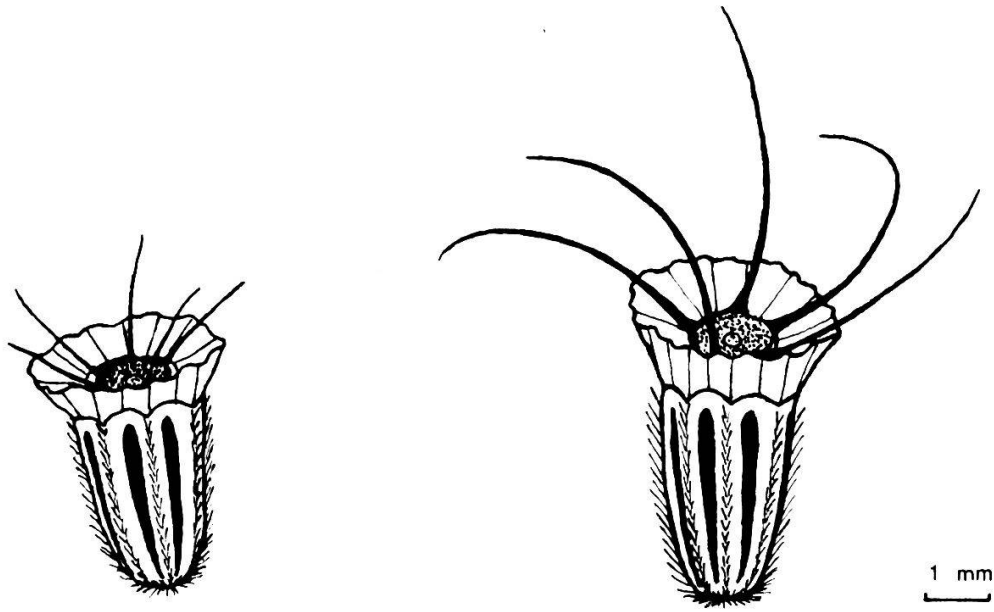


Fig. 17 Früchte mit Kelchborsten. Links Scabiosa gramuntia,
rechts S. lucida