

<b>Zeitschrift:</b>	Boissiera : mémoires de botanique systématique
<b>Herausgeber:</b>	Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève
<b>Band:</b>	19 (1971)
<b>Artikel:</b>	Ökologische Differenzierungsmuster bei Artengruppen in Gebiet der Schweizerflora
<b>Autor:</b>	Landolt, Elias
<b>DOI:</b>	<a href="https://doi.org/10.5169/seals-895467">https://doi.org/10.5169/seals-895467</a>

### 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:** 20.02.2026

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

## Ökologische Differenzierungsmuster bei Artengruppen im Gebiet der Schweizerflora

ELIAS LANDOLT

Wer sich mit ökologischen Sippen innerhalb von Artengruppen befasst, wird feststellen, dass sich zwar jede Artengruppe in der Ausbildung von ökologischen Sippen verschieden verhält, dass aber in Bezug auf bestimmte klimatische und edaphische Faktoren sich innerhalb eines Gebietes ähnliche Sippenabgrenzungen vollzogen haben. In den folgenden Darlegungen sollen deshalb einige der in unserem Gebiet typischen Sippengruppierungen aufgezeigt werden. Dabei beschränke ich mich auf Sippen, die **a**, sich morphologisch voneinander unterscheiden, **b**, wahrscheinlich noch Gene untereinander austauschen können, **c**, sich hauptsächlich ökologisch und nicht nur geographisch voneinander unterscheiden und **d**, in der Schweiz relativ häufig vorkommen.

Das Alter und der ursprüngliche Entstehungsort der Sippen spielte bei der Auswahl keine Rolle. Während einige Sippen, nach ihrer fortgeschrittenen morphologischen Differenzierung und nach der weiten und disjunkten Verbreitung zu schliessen, bereits ein recht hohes Alter besitzen, gibt es andere, deren morphologisches Erkennen oft Schwierigkeiten bereitet und die wahrscheinlich erst nacheiszeitlich entstanden sind. Junge und alte Sippen verhalten sich aber in Bezug auf ihre ökologischen Abgrenzungen im Gebiet recht ähnlich.

Die angeführten Tabellen sind keineswegs vollständig, auch wurden verschiedene Möglichkeiten der Differenzierung, wenn sie nur vereinzelt auftreten, nicht erwähnt. Die Abgrenzung zwischen ökologisch und geographisch vikariierenden Sippen ist nicht scharf, und viele der hier weggelassenen geographischen Sippenpaare (wie etwa ostalpine und westalpine Sippen oder Sippen der inneren und äusseren Alpenketten) unterscheiden sich ebenfalls, wenn auch nicht immer sogleich erkennbar, in ihrem ökologischen Verhalten.

Der Grund, warum ökologische Spezialisierungen und Differenzierungen stattfinden, liegt darin, dass es für eine Sippe physiologisch unmöglich ist, auf allen Standorten der Erde zu gedeihen. Dazu kommt, dass die Sippe in der Natur infolge der Konkurrenz nur auf einem kleinen Teil der ihr physiologisch möglichen Standorte vorkommen kann. Die Konkurrenz anderer Waldbäume ist etwa Schuld daran, dass die Föhre (*Pinus sylvestris* L.) bei uns natürlicherweise nur an extremen Standorten wachsen kann oder dass *Bromus erectus* L. in der Natur meist auf trockene Standorte

beschränkt ist, obwohl er nach Untersuchungen von ELLENBERG (1953) auf feuchten Böden viel besser gedeiht. Auf weitere der zahlreichen Beispiele soll hier nicht eingegangen werden (vgl. die Zusammenstellungen bei ELLENBERG 1963 und KNAPP 1967). Es soll nur noch darauf hingewiesen werden, dass auch als strenge Kalkzeiger bekannte Pflanzen in Kulturen auf kalkarmen Böden oft ebenso gut gedeihen wie auf Kalkböden. A. GIGON, ein Mitarbeiter an unserem Institut in Zürich, konnte dies für *Gentiana Clusii* Perr. & Song., *Sesleria coerulea* L. und *Scabiosa lucida* Vill. eindeutig nachweisen. *S. lucida* aus einem *Seslerio-Caricetum sempervirentis* wächst ohne Konkurrenz auf dem Silikatboden eines benachbarten *Festucetum Halleri* sogar etwas besser als auf dem Kalkboden des natürlichen Standortes. In Konkurrenz mit *Geum montanum* L., das eine ähnliche Wuchsform aufweist, wird sie aber auf dem Silikatboden verdrängt. Auf dem Kalkboden dagegen wächst *Geum* nur kümmерlich und beeinflusst *Scabiosa* kaum. Nah verwandte Sippen, die sich physiologisch in vielen Beziehungen ähnlich verhalten, konkurrenzieren sich besonders intensiv. Das kann auch daraus ersehen werden, dass sich zwei Sippen in Gebieten, wo sie gemeinsam vorkommen, ökologisch meist ausschliessen und nicht durcheinander wachsen, gleichgültig, ob sie noch Gene austauschen können oder nicht. So leben etwa die schon erwähnte *Gentiana Clusii* Perr. & Song. und *G. Kochiana* Perr. & Song. in den Schweizer Alpen ökologisch fast durchwegs streng getrennt, obwohl *G. Clusii* gut auf Standorten der *G. Kochiana* gedeihen könnte. Sippen der Artengruppe des *Ranunculus montanus* Willd. wachsen in Gegenden, wo keine nah verwandte Sippe vorkommt, über einen ökologisch viel weiteren Bereich, als dort, wo noch eine andere Sippe anzutreffen ist (Fig. 1). Wo genau die ökologische Grenze zwischen den beiden Sippen liegt, hängt von der Grösse der Populationen und der dadurch bedingten Variationsbreite der Merkmale ab. Kleine Populationen werden auf extreme, von der anderen Sippe nicht besiedelbare Standorte abgedrängt. Die 3 Sippen *Ranunculus carinthiacus* Hoppe, *R. Grenieranus* Jord. und *R. montanus* Willd. werden nur äusserst selten alle miteinander angetroffen, weil dann zumindest für eine Sippe die ökologischen Möglichkeiten zu klein sind, um konkurrenzfähige Populationen aufzubauen (vgl. Fig. 5). *R. montanus* kommt in Kontaktzonen von *R. carinthiacus* und *R. Grenieranus* kaum vor, und *R. carinthiacus* kann sich in den Alpen nicht mehr in Gegenden ausbreiten, wo bereits *R. montanus* gedeiht.

Den Anstoss zu ökologischen Differenzierungen geben Umweltsveränderungen wie Klimawechsel, Bodenentwicklung, Veränderungen der Konkurrenzverhältnisse durch Ausfall oder Neueinwanderung von Sippen und neuartige Einwirkungen des Menschen. Besonders die eiszeitlichen und nacheiszeitlichen Klima- und Gletscherschwankungen und die damit verbundenen Vegetationsverschiebungen und Neubesiedlungen haben die ökologische Sippenbildung stark gefördert. Die direkten und indirekten Einwirkungen des Menschen auf die Vegetation trugen ebenfalls viel zur Sippenbildung bei.

Die Voraussetzung der Sippenbildung ist eine grosse genetische Variabilität. Diese wird erreicht, wenn entweder die Populationen sehr gross sind oder wenn mehrere Sippen aufeinanderstossen und durch Introgressionen ihre normale Variabilität ausweiten. Gerade durch den Menschen sind viele solcher Kontaktstellen geschaffen worden. Unter veränderten Umweltsbedingungen und unter zunehmendem

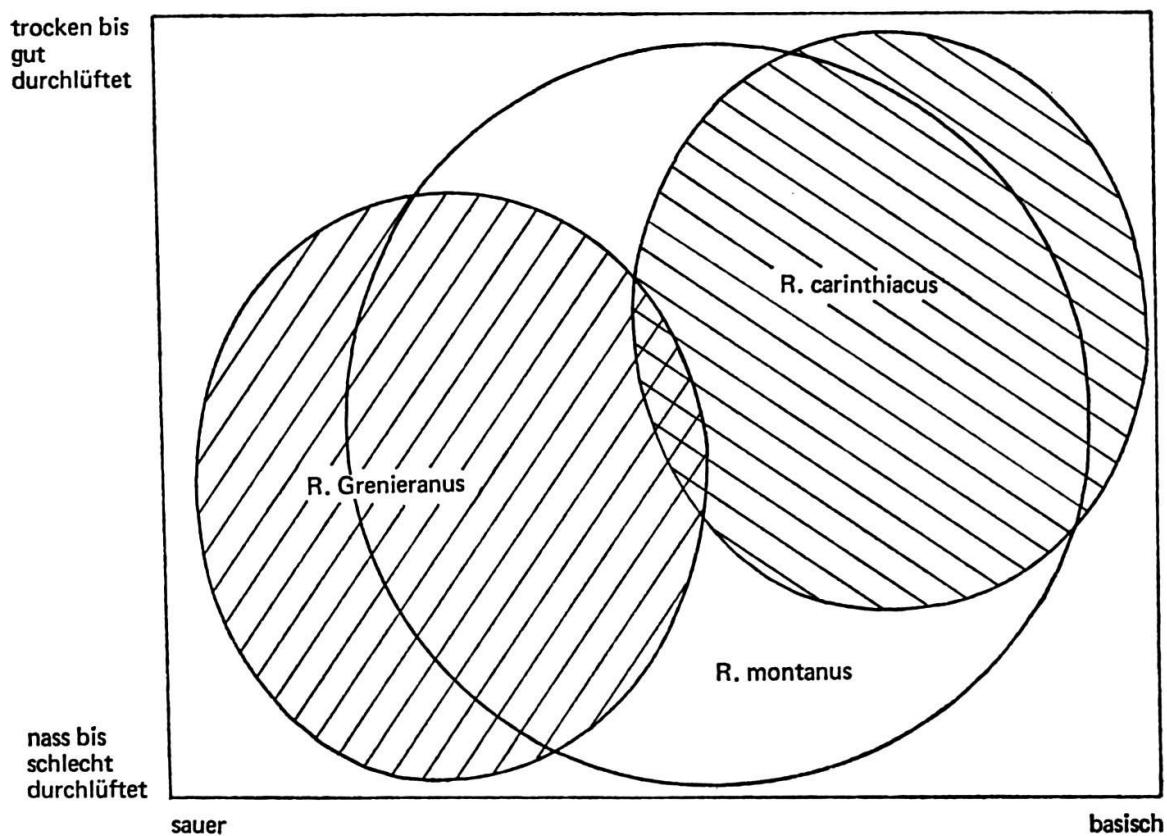


Fig. 1. — Schema der natürlichen Standorte von *Ranunculus carinthiacus*, *R. Grenieranus*, und *R. montanus* in den Alpen.

Konkurrenzdruck werden Pflanzen mit ökologisch besonders geeigneten Merkmalskombinationen ausgelesen. Damit diese Kombinationen erhalten bleiben und nicht durch Rückkreuzungen wieder verloren gehen, ist die rasche Entstehung von Isolationsmechanismen vorteilhaft. Die Isolierung von Sippen kann bewirkt werden durch verschiedene Chromosomenzahlen und -strukturen, Sterilitätsgene, verschiedene Blütenfarbe, verschiedene Blütezeit, aber auch durch Selbstbestäubung, Apomixis oder geographische Trennung. Auf die grosse Bedeutung der Variabilität, Bastardierungen und Entwicklung von Isolationsmechanismen einzugehen, würde hier viel zu weit führen. Es sei lediglich auf die zusammenfassenden Arbeiten von ANDERSON (1953), STEBBINS (1950, 1959), HEYWOOD (1968) u.a. verwiesen.

Die hauptsächlichsten ökologischen Faktoren, in denen sich die Standorte von vikariierenden Sippen unterscheiden können, sind die folgenden:

- Klimatische Faktoren: Temperatur und Licht.
- Edaphische Faktoren: Kalkgehalt, Feuchtigkeit und Nährstoffgehalt.

### Klimatisch vikariierende Sippen

Im Gebiet der Schweiz gliedern sich Artengruppen relativ oft in Gebirgssuppen und Suppen der Tiefländer. Von den Tiefländern können sich zudem das Mittelland (einschliesslich der nordalpinen Täler), die zentralalpinen Täler und die südalpinen Täler durch eigene Suppen auszeichnen. Die Verbreitung dieser Suppen ist sicher teilweise geographisch-historisch bedingt. In die einzelnen Teile der Alpen sind nach-eiszeitlich Suppen von verschiedenen Überdauerungszentren her eingewandert, und die Unterschiede konnten durch die geographische Isolierung teilweise fixiert werden. Auf der anderen Seite sind diese Gebiete klimatisch zum Teil recht verschieden von einander und die einzelnen Suppen wachsen in ganz verschiedenen Pflanzengesellschaften. Fig. 2 zeigt anhand von 4 Klimadiagrammen 4 verschiedene Klimatypen der Schweiz. Einige für das Pflanzenwachstum wichtige Klimamerkmale sind in Tabelle 1 einander gegenübergestellt.

	<i>Gebirge</i>	<i>Mittelland</i>	<i>südalpine Täler</i>	<i>zentralalpine Täler</i>
Sommertemperatur	tief	mittel	hoch	hoch
Wintertemperatur	tief	mittel	hoch	mittel
Niederschlagsmengen	gross	mittel	gross	klein
Frostfreie Zeit	kurz	mittel	lang	mittel

Tabelle 1. – Klimamerkmale verschiedener Gebiete der Schweiz (die Angaben sind relativ).

In der Tabelle 2 sind die klimatisch vikariierenden Suppen, die hauptsächlich im Grünland und in offener Vegetation vorkommen, zusammengestellt. Von Artengruppen, die in jedem der 4 klimatischen Gebiete mit einer Suppe vertreten sind, bis zu solchen, die nur aus einem Suppenpaar bestehen, erkennt man fast alle Kombinationen. Einzelne dieser Artengruppen sind relativ gut erforscht, z.B. *Poa annua* (TUTIN 1957, CHRTEK & JIRÁSEK 1962), *Anthoxanthum odoratum* (TEPPNER 1969), *Cerastium arvense* (SÖLLNER 1954), *Arenaria serpyllifolia* (VON WOESS 1941), *Arabis hirsuta* (BURDET 1967, TITZ 1968, 1969), *Rorippa islandica* (JONSELL 1969), *Plantago alpina* (CARTIER & LENOIR 1968), *Galium pumilum* (EHRENDORFER 1949, 1962), *Galium Mollugo* (KRENDL 1968), *Knautia arvensis* (EHRENDORFER 1962a), *Chrysanthemum Leucanthemum* (FAVARGER & VILLARD 1965), *Achillea Millefolium* (EHRENDORFER 1953, SCHNEIDER 1958); andere Artengruppen bedürfen noch einer eingehenden Untersuchung.

Da sich Niederschlagsverhältnisse und Temperatur in der Regel über ein geographisches Gebiet nur allmählich verändern und die Suppen untereinander noch Gene austauschen können, sind die morphologischen Grenzen dieser klimatisch vikariierenden Suppen fast durchwegs unscharf. Infolge der durch den Menschen

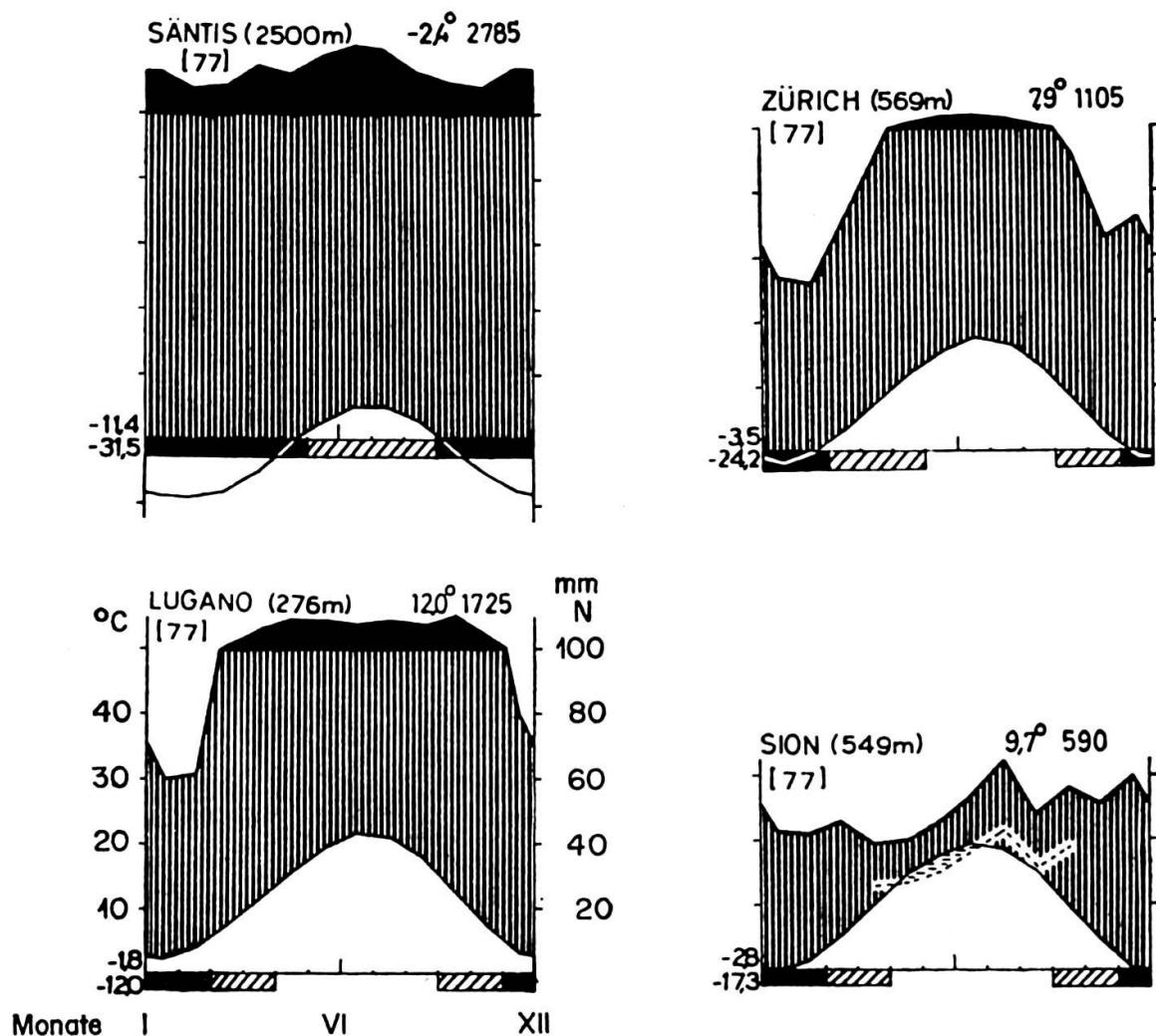


Fig. 2. — Typische Klimadiagramme für Alpen (Säntis), Mittelland (Zürich), südalpine Täler (Lugano) und zentralalpine Täler (Sitten), nach WALTER & LIETH 1960.

Die obere Kurve der Diagramme verbindet die monatlichen Niederschlagsmengen, die untere die monatlichen Mitteltemperaturen. Rechts oben sind die Jahresmitteltemperatur und die mittlere Niederschlagsmenge in mm aufgezeichnet, links unten das mittlere tägliche Minimum im Januar und das absolute Temperaturminimum. Der schwarz ausgefüllte Balken bezeichnet die Monate mit einem mittleren täglichen Temperaturminimum unter 0°C, der schrägschraffierte Balken die Monate mit dem absoluten Temperaturminimum unter 0°C. Bei Sitten zeigt die gestrichelte Linie, die unter die Temperaturlinie fällt, eine Trockenzeit an (Mai bis August).

bedingten Entwaldung können sich solche Sippen heute über weite Kontaktzonen miteinander vermischen. Das führt im Extremfall dazu, dass sich die morphologischen Merkmale parallel mit den klimatischen Faktoren ändern (Zunahme der Kelchborstenbreite mit zunehmender Höhe über Meer bei *Scabiosa columbaria* s.l. (vgl. LANDOLT 1970: Abb. 2).

Gattung	Alpen	Mittelgebirge	südalpine Täler	zentralalpine Täler
<i>Polygala</i>	<i>P. alpestris</i> Reichenb.	<i>P. vulgaris</i> L.	<i>P. pedemontana</i> Perr. & Song.	<i>P. comosa</i> Schkuhr
<i>Scabiosa</i>	<i>S. lucida</i> Vill.	<i>S. columbaria</i> L.	<i>S. 'insubrica'</i>	<i>S. gramuntia</i> L.
<i>Achillea</i>	<i>A. stricta</i> Schleicher	<i>A. Millefolium</i> L.	<i>A. roseo-alba</i> Ehrend.	<i>A. setacea</i> W. & K.
<i>Arenaria</i>	<i>A. Marschaliensis</i> Koch	<i>A. serpyllifolia</i> L.		<i>A. leptoclados</i> Guss.
<i>Lotus</i>	<i>L. alpinus</i> Schleicher	<i>L. corniculatus</i> L.		<i>L. pilosus</i> Jord.
<i>Anthyllis</i>	<i>A. alpestris</i> (Kit.) Reichenb.	<i>A. vulgaris</i> (Koch) Kerner		<i>A. macrocephala</i> Wenderoth
<i>Onobrychis</i>	<i>O. montana</i> DC.	<i>O. vicifolia</i> Scop.	<i>O. arenaria</i> (Kit.) Ser.	
<i>Helianthemum</i>	<i>H. grandiflorum</i> (Scop.) Lam.	<i>H. ovatum</i> (Viv.) Dunal	<i>H. nummularium</i> (L.) Mill.	
<i>Chrysanthemum</i>	<i>Ch. montanum</i> All.	<i>Ch. irtutianum</i> Turcz.	<i>Ch. Leucanthemum</i> L.	
<i>Centaurea</i>	<i>C. alpestris</i> Hegetsch.	<i>C. Scabiosa</i> L.	<i>C. tenuifolia</i> Schleicher	
<i>Taraxacum</i>	<i>T. alpinum</i> (Hoppe) Hegetsch. s. l.	<i>T. officinale</i> Weber s. l.	<i>T. levigatum</i> Willd. s. l.	
<i>Galium</i>	<i>G. amphyllum</i> Vill. s. l.	<i>G. pumilum</i> Murray		
<i>Campanula</i>	<i>C. Scheuchzeri</i> Vill.	<i>C. rotundifolia</i> L. s. l.	<i>C. Bertolae</i> Colla	
<i>Epilobium</i>	<i>E. Fleischeri</i> Hochst.			<i>E. Dodonaei</i> Vill.
<i>Satureja</i>	<i>S. apina</i> (L.) Scheele			<i>S. Acinos</i> (L.) Scheele
<i>Plantago</i>	<i>P. apina</i> L.			<i>P. serpentina</i> All.
<i>Artemisia</i>	<i>A. borealis</i> Pall.			<i>A. campestris</i> L.
<i>Euphrasia</i>	<i>E. apina</i> L.			<i>E. pectinata</i> Ten.
<i>Anthoxanthum</i>	<i>A. alpinum</i> Löve & Löve	<i>A. odoratum</i> L.		
<i>Poa</i>	<i>P. supina</i> Schrad.	<i>P. annua</i> L.		
<i>Rumex</i>	<i>R. arifolius</i> All.	<i>R. Acetosa</i> L.		
<i>Silene</i>	<i>S. Willdenowii</i> Sweet	<i>S. vulgaris</i> Garcke		
<i>Cerastium</i>	<i>C. strictum</i> Häneke	<i>C. arvense</i> L.		
<i>Rorippa</i>	<i>R. islandica</i> (Oeder) Borbas	<i>R. palustris</i> (L.) Besser		
<i>Cardamine</i>	<i>C. rivularis</i> Schur	<i>C. pratensis</i> L.		
<i>Arabis</i>	<i>A. corymbiflora</i> Vest	<i>A. hirsuta</i> (L.) Scop.		
<i>Trifolium</i>	<i>T. nivale</i> Sieb.	<i>T. pratense</i> L.		
<i>Heracleum</i>	<i>H. montanum</i> Schleicher	<i>H. Sphondylium</i> L.		
<i>Veronica</i>	<i>V. tenella</i> All.	<i>V. serpyllifolia</i> L.		
<i>Serratula</i>	<i>S. Vulpii</i> Fisch.-Oost.	<i>S. trinervia</i> L.		
<i>Galium</i>		<i>G. album</i> Mill.	<i>G. Mollugo</i> L.	
<i>Knautia</i>		<i>K. arvensis</i> (L.) Coulter	<i>K. transalpina</i> (Christ) Briq.	<i>K. purpurea</i> Vill.
<i>Potentilla</i>		<i>P. verna</i> L.	<i>P. arenaria</i> Borkh.	<i>P. nigra</i> Mill.
<i>Pimpinella</i>		<i>P. saxifraga</i> L.	<i>G. Wirgenii</i> F. W. Schultz	<i>C. farinosa</i> Andr.
<i>Galium</i>		<i>G. verum</i> L.	<i>C. triumfetti</i> All.	<i>C. dubia</i> Suter
<i>Campanula</i>		<i>C. glomerata</i> L.		
<i>Centaurea</i>		<i>C. montana</i> L.		
<i>Campanula</i>		<i>C. rotula</i> L.		
<i>Centaurea</i>		<i>C. Jacea</i> L.		

Tabelle 2. — Klimatisch vikarierende Sippen der Grünland- und Schuttvegetation

Die Grenzen der Gebirgssippen nach unten liegen heute meist am Übergang zwischen der montanen und der subalpinen Stufe, wobei durch Herabschwemmung und Verschleppung die Grenzen oft teilweise tiefer oder höher liegen oder wegen Introgressionen nicht mehr deutlich erkennbar sind.

Das Einordnen einer Sippe unter Mittelland, südalpine Täler usw. bedeutet nicht, dass diese Sippe nur dort vorkommt. Sie kann auch in klimatisch ähnlichen Gegenden anderer Gebiete auftreten. Von der eurasiatisch-nordamerikanisch verbreiteten Sippe bis zur endemischen Sippe des insubrischen Gebietes sind alle Größen und Formen des Verbreitungsareals möglich. Während die Gebirgssippen grösstenteils in mittel- und südeuropäischen Gebirgen verbreitet sind, haben die Sippen des Mittellandes ein mitteleuropäisches oder nördlich eurasisches Areal. Sippen der südalpinen Täler sind in einem engeren oder weiteren Gebiet der Südalpen verbreitet und kommen gelegentlich auch noch auf dem nördlichen Apennin oder in Illyrien vor. Die Sippen der zentralalpinen Täler haben ein submediterranes, ein osteuropäisches oder ein südlich eurasisches Areal.

Innerhalb der Schweiz sind die Verbreitungen ebenfalls nicht immer völlig gleich. Sippen der zentralalpinen Täler können auch in den sommerwärmsten Gebieten der südalpinen Täler, des Juras und der Nordschweiz vorkommen. Umgekehrt sind Sippen südalpiner Täler gelegentlich in nordalpinen Föhntälern anzutreffen oder es sind in solchen Gebieten Introgressionen vorhanden, wie das etwa EHRENDORFER (1955: Abb. 6) für *Galium rubrum* gezeigt hat. Als typisches Beispiel für die Verbreitungsgrenzen sei *Scabiosa columbaria* s.l. angeführt (Fig. 3). Während wir früher (LANDOLT 1970) die südalpinen Pflanzen unter *S. gramuntia* eingereiht haben, zeigten genauere morphologisch-ökologische Untersuchungen von GROSSMANN, dass die südalpinen Pflanzen abgetrennt werden müssen (vorderhand als *S. "insubrica"* bezeichnet). *S. gramuntia* kommt zwar in den Südalpen auch vor, besonders häufig etwa im Gardaseegebiet. Typische Pflanzen aus dem Tessin sind aber sehr selten (z.B. in steppenartigen Wiesen am Monte Caslano). Im übrigen sind die ökologischen Verbreitungsschwerpunkte der 4 Sippen recht verschieden: Die Gebirgssippe *S. lucida* hat ihren Schwerpunkt in Mähwiesen und Weiden des *Caricion ferruginea* und in nicht zu trockenen Seslerieten, *S. columbaria* ist im Mittelland vorwiegend in mageren, meist nur einmal geschnittenen Wiesen des *Mesobromion* verbreitet. *S. "insubrica"* zieht in den Südalpen etwas nährstoffreichere, oft mehrmals geschnittene Mähwiesen vor. *S. gramuntia* ist demgegenüber eine Pflanze steppenartiger Vegetation (ausserhalb lichter Föhrenwälder vorwiegend im *Festucion vallesiaca*).

Über die allgemeinen morphologischen Unterschiede zwischen Gebirgs- und Tieflandsippen wurde bereits früher berichtet (LANDOLT 1967). Gebirgssippen zeigen gegenüber Sippen der zentralalpinen Täler sehr häufig grössere Blüten, grössere Samen oder Früchte, geringere Höhe, geringere Behaarung der Blätter, geringere Blatteilung, relativ breitere Blätter. Sippen des Mittellandes und der südlichen Täler weisen im allgemeinen mittlere Eigenschaften auf. Ein Teil dieser Eigenschaften ist sehr stark umweltsabhängig, und die morphologischen Unterschiede werden durch die am natürlichen Standort herrschenden Umweltverhältnisse oft verstärkt.

Stellen wir die für die einzelnen Sippen bekannten Chromosomenzahlen zusammen, so erkennen wir, dass die Sippen des Mittellandes und der südalpinen Täler deutlich

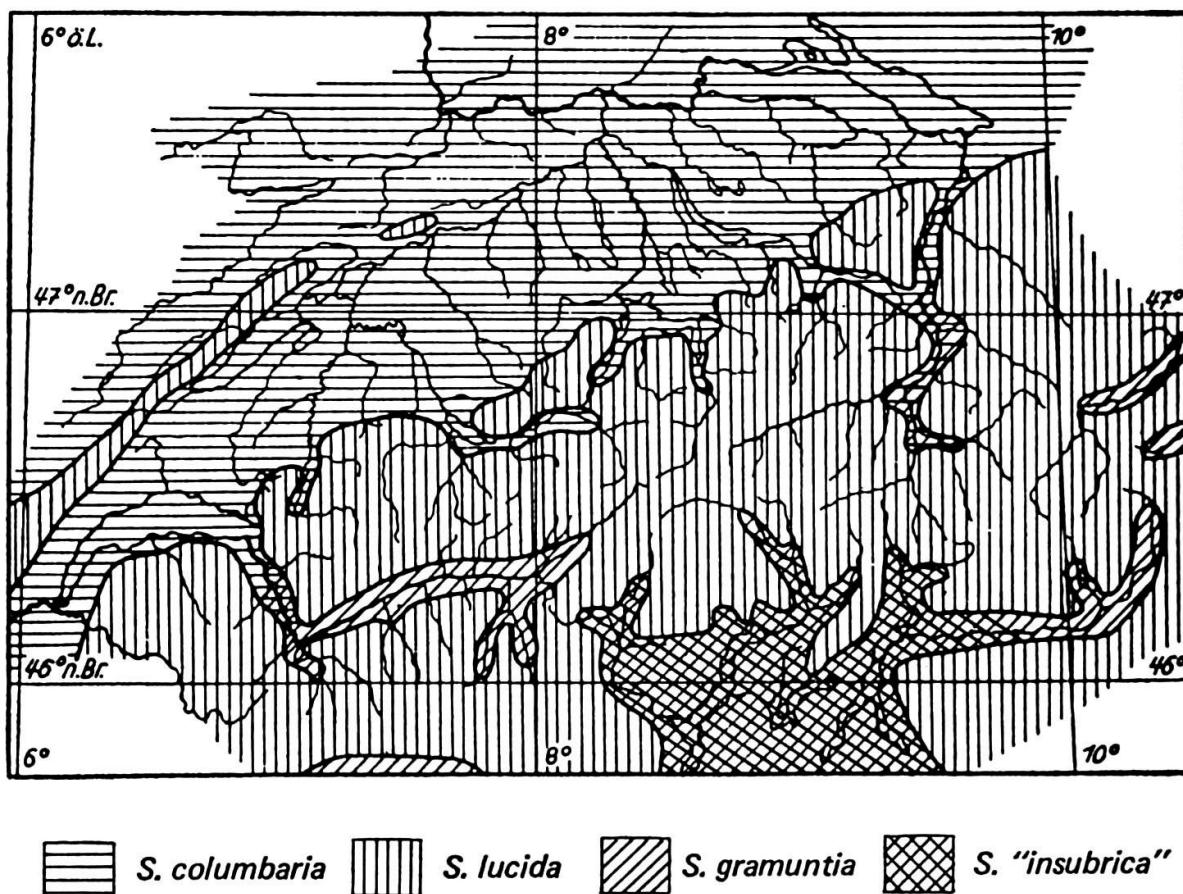


Fig. 3. — Verbreitung der Sippen von *Scabiosa columbaria* s.l. in der Schweiz  
(aus LANDOLT 1970, abgeändert):

Das Areal von *S. lucida* wurde geschlossen gezeichnet und mit ausgezogener Grenze. In Wirklichkeit hat es in den Zentralalpen und nördlichen Südalpen grosse Lücken, und an den Grenzen gegen die anderen Sippen sind Übergangszone vorhanden.

einen höheren Prozentsatz an Polyploiden aufweisen als die Gebirgssippen und die Sippen der zentralalpinen Täler. Dabei müssen wir uns allerdings vergegenwärtigen, dass oft zu wenig Zählungen vorliegen und dass nur an einer Pflanze gezählte Chromosomenzahlen mit Vorsicht zu verwenden sind. Es ist bekannt, dass einige unserer Sippen Populationen mit verschiedenen Chromosomenzahlen umfassen. Immerhin deutet auch die zusammenhängende Verbreitung der Sippen des Mittellandes und der südalpinen Täler sowie ihr Auftreten in vorwiegend vom Menschen abhängigen Pflanzengesellschaften auf ein eher jüngeres Alter hin. Die Gebirgssippen und die Sippen der zentralalpinen Täler umfassen dagegen sowohl jüngere Sippen wie auch ältere Sippen, die eine disjunkte Verbreitung haben und vom Menschen weniger abhängige Standorte wie Gebirgsrasen oder Steppenrasen besiedeln.

Im Unterschied zum Grünland sind bei uns klimatisch vikarierende Sippen im Wald viel seltener. Es gibt einige Waldsippen des Tieflandes und des Gebirges sowie einige Sippen des Mittellandes (und der nordalpinen Täler) und der südalpinen Täler.

**Kolline bis untere subalpine Stufe**

*Athyrium Filix-femina* (L.) Roth  
*Pinus sylvestris* L. s. l.  
*Juniperus communis* L.  
*Vaccinium uliginosum* L.  
*Solidago Virgaurea* L.

**Obere subalpine Stufe**

*A. alpestre* (Hoppe) Milde  
*P. montana* Mill. s. l.  
*J. nana* Willd.  
*V. gaultherioides* Big.  
*S. alpestris* W. & K.

**Alpennordseite**

*Stellaria nemorum* L.  
*Lathyrus vernus* L.  
*Lamium montanum* Pers.  
*Galium sylvaticum* L.  
*Prenanthes purpurea* L.

**Alpensüdseite**

*S. glochidisperma* (Murbeck) Freyn  
*L. gracilis* (Gaudin) Ducommun  
*L. flavidum* F. Hermann  
*G. aristatum* L.  
*P. tenuifolia* L.

Tabelle 3. – Vorwiegend klimatisch vikariierende Sippen des Waldes.

**Montane bis untere alpine Stufe**

*Festuca varia* Hänke  
*Saxifraga aspera* L.  
*Gentiana verna* L.

**Obere alpine Stufe**

*F. acuminata* Gaudin  
*S. bryoides* L.  
*G. orbicularis* Schur

Tabelle 4. – Klimatische Gebirgssippen.

**Wald**

*Dactylis Aschersoniana* Graebn.  
*Ranunculus platanifolius* L.  
*Ranunculus cassubicus* L. s. l.  
*Ranunculus serpens* Schrank  
*Cardamine nemorosa* Lej.  
*Primula Columnae* Ten.

**Grünland**

*D. glomerata* L.  
*R. aconitifolius* L.  
*R. auricomus* L. s. l.  
*R. nemorosus* DC.  
*C. pratensis* L.  
*P. veris* L.

Tabelle 5. – Vikariierende Sippen von Wald und Wiesland.

(Tabelle 3-5). Einer weit verbreiteten Tieflandsippe mit oft eurasiatischer oder eurasiatisch-nordamerikanischer Verbreitung steht eine Gebirgssippe gegenüber, deren Hauptverbreitung bei uns in der Gegend der oberen subalpinen Stufe liegt und deren Areal oft zirkumpolar ist (*Athyrium*, *Juniperus*, *Vaccinium*). Die Waldsuppen der südalpinen Täler sind entweder geographisch eng beschränkt und nur wenig differenziert (*Lathyrus*, *Prenanthes*) oder haben eine weite südliche Verbreitung (*Lamium*, *Galium*). Dass auch westeuropäische Suppen wie *Stellaria glochidisperma* in den Südalpen vikariieren können, weist neben dem Auftreten von vielen anderen subatlantischen Arten darauf hin, dass das insubrische Klima relativ ozeanisch ist. Die Waldsuppen der nordalpinen Täler und des Mittellandes zeigen dagegen hauptsächlich mitteleuropäische Verbreitung. Gut untersucht ist die Artengruppe von *Lamium Galeobdolon* (L.) Crantz (DERSCH 1963, POLATSCHEK 1966). Das im Mittelland verbreitete tetraploide *L. montanum* ist eine hybridogene Sippe, deren einer Elter das südalpine diploide *L. flavidum*, der andere das europäische ebenfalls diploide *L. Galeobdolon* s.str. sein soll. *L. Galeobdolon* s.str. ist in der Schweiz nicht mit Sicherheit nachgewiesen.

In der Tabelle 4 sind einige Gebirgspflanzen zusammengestellt, die eine besondere hochalpine Sippe umfassen. Die Grenze zwischen den beiden vikariierenden Suppen liegt in der unteren alpinen Stufe.

Das Licht spielt in unserem Gebiet für die Sippenbildung nur eine geringe Rolle. Zudem fällt bei den in Tabelle 5 gezeigten Suppenpaaren die Grenze nicht immer deutlich mit der Waldgrenze zusammen. Falls der andere Partner fehlt, kann eine Sippe oft auch in umliegenden Wiesen bzw. lichten Wäldern gedeihen. Meistens ist der Standort der verschiedenen Suppen noch durch andere Faktoren gekennzeichnet (Bodenfeuchtigkeit, Wärmehaushalt usw.).

### **Edaphisch vikariierende Suppen**

Der Unterschied der Vegetation auf Kalk- und Silikatgestein in den Alpen ist sehr auffällig. Es ist deshalb nicht verwunderlich, dass sich auch hier zahlreiche Suppenpaare herausdifferenziert haben. Der physiologisch wirksame Unterschied der beiden Bodenarten ist vielfältig, angefangen von mikroklimatischen und bodenphysikalischen Unterschieden bis zu Unterschieden des Kalkgehaltes und des Nährstoff- und Mineralangebotes. Besonders wichtig ist dabei auch das pH und die damit verbundene Löslichkeit dringend benötigter oder giftiger Metallionen. Welche Faktoren eine Rolle spielen, muss für die einzelne Sippe abgeklärt werden. Die verschiedene geographisch-ökologische Begrenzung der einzelnen Suppen weist darauf hin, dass es nicht immer die gleichen Faktoren sind, die beispielsweise die verschiedenen "Kalksuppen" begünstigen oder hemmen.

Die Grenze zwischen Kalk- und Silikatgestein ist im Unterschied zu klimatischen Abgrenzungen ziemlich scharf und auch die dort vorkommenden vikariierenden Suppen sind deshalb meist gut getrennt. Immerhin können Bastardierungen und Introgressionen häufig beobachtet werden, besonders in Gebieten, wo etwa mittlere Böden (z.B. kalkhaltige Silikatböden) vorherrschen. Tabelle 6 zeigt einige solcher Suppen-

## Kalkgestein

*Silene acaulis* L.  
*Cerastium latifolium* L.  
*Pulsatilla alpina* (L.) Schrank  
*Thlaspi rotundifolium* (L.) Gaudin  
*Ranunculus carinthiacus* Hoppe  
*Hutchinsia alpina* R. Br.  
*Saxifraga moschata* Wulf.  
*Alchemilla conjuncta* Bab. s. l.  
*Anthyllis alpestris* (Kit.) Reichenb.  
*Rhododendron hirsutum* L.  
*Soldanella alpina* L.  
*Gentiana Clusii* Perr. & Song.  
*Veronica fruticulosa* L.  
*Galium anisophyllum* Vill. (hexaploid)  
*Gnaphalium Hoppeanum* Koch  
*Achillea atrata* L.  
*Doronicum grandiflorum* Lam.  
*Carduus defloratus* L.

## Silikatgestein

*S. exscapa* All.  
*C. uniflorum* Clairv.  
*P. sulphurea* (L.) D.T. & Sarnth.  
*Th. corymbosum* (Gay) Reichenb.  
*R. Grenieranus* Jordan  
*H. brevicaulis* Hoppe  
*S. exarata* Vill.  
*A. alpina* L. s. l.  
*A. Cherleri* Brügger  
*Rh. ferrugineum* L.  
*S. pusilla* Baumg.  
*G. Kochiana* Perr. & Song.  
*V. fruticans* Jacq.  
*G. anisophyllum* Vill. (oktoploid)  
*G. supinum* L.  
*A. moschata* L.  
*D. Clusii* (All.) Tausch  
*C. carlinifolius* Lam.

Tabelle 6. — Vikariierende Sippen über Kalk- und Silikatgestein.

## Südalpine Kalkberge

*Silene livilida* Willd.  
*Stachys labiosa* Bertol.  
*Betonica serotina* Host  
*Chrysanthemum heterophyllum* Willd.  
*Carduus crassifolius* Willd.

## Benachbarte Gebiete

*S. nutans* L.  
*S. recta* L.  
*B. officinalis* L.  
*Ch. Leucanthemum* L.  
*C. carlinifolius* Lam.

Tabelle 7. — Vikariierende Sippen in den Südalpen.

## Feuchte Böden

*Agrostis gigantea* Roth  
*Rorippa silvestris* (L.) Besser  
*Cardamine pratensis* L.  
*Lotus corniculatus* L.  
*Galium palustre* L.  
*Taraxacum officinale* Weber s. l.

## Nasse Böden

*A. stolonifera* L.  
*R. amphibia* (L.) Besser  
*C. rivularis* Schur  
*L. uliginosus* Schkuhr  
*G. elongatum* Presl  
*T. palustre* (Lyons) DC.

Tabelle 8. — Vikariierende Sippen auf feuchten und nassen Böden.

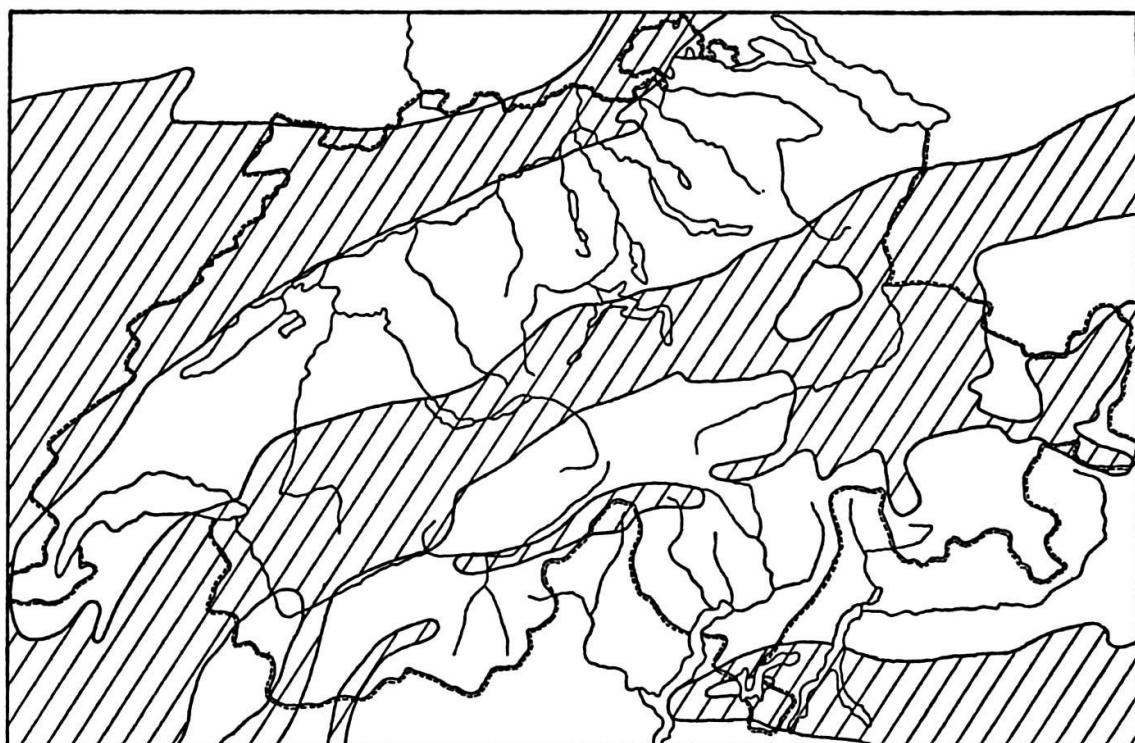


Fig. 4. — Kalkgebiete in den Schweizer Alpen.

Die schraffierten Gebiete umfassen neben Kalk- und Dolomitgesteinen auch kalkhaltige Schiefer und Flysch.

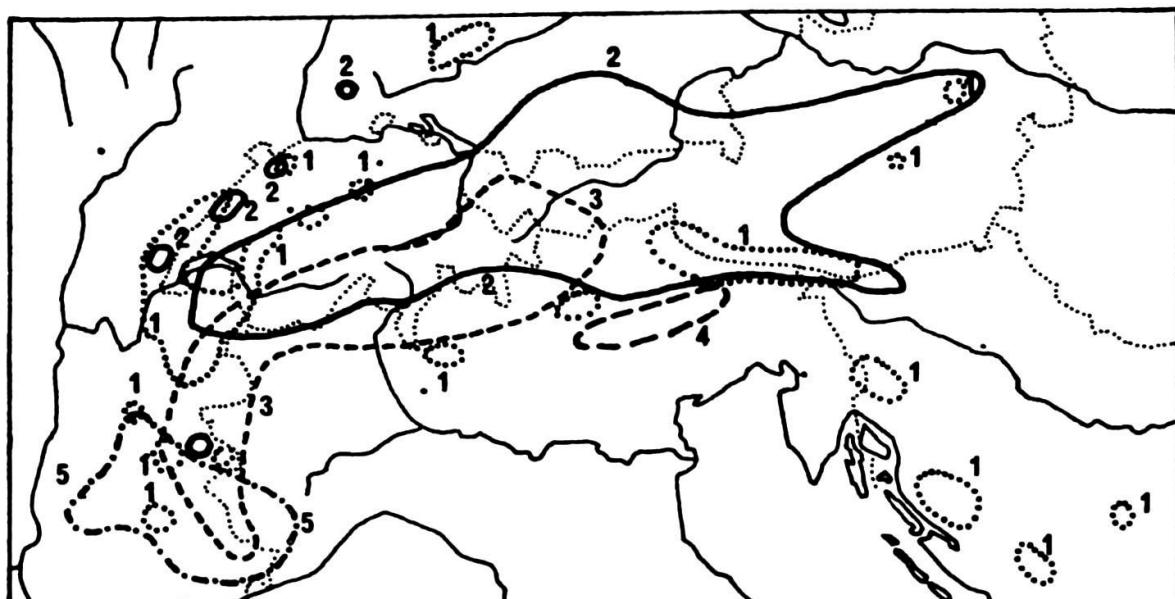


Fig. 5. — Verbreitung von *Ranunculus carinthiacus* (1), *R. montanus* s. str. (2), *R. Grenieranus* (3), *R. venetus* (4) und *R. aduncus* (5) in den Alpen (aus LANDOLT 1954, abgeändert).

paare. Einzelne Sippen schliessen sich geographisch fast völlig aus (z.B. *Thlaspi*), andere stehen miteinander über weite Strecken in Kontakt (z.B. *Rhododendron*, *Pulsatilla*, *Anthyllis*, *Carduus*). Entsprechend der Verteilung von Kalk- und Silikatgesteinen in den Alpen (Fig. 4) sind "Silikatsippen" vorwiegend in den Zentral- und nördlichen Südalpen verbreitet und "Kalksippen" in den Aussenketten, (vgl. die Verbreitungskarte von *Achillea atrata* und *A. moschata* bei MERXMÜLLER 1952: 82).

Die meisten Sippenpaare dürften bereits vor der letzten Eiszeit entstanden sein, zeigen sie doch oft recht weite und disjunkte Verbreitungen. Jüngere Sippen kommen vorwiegend in ehemals vergletscherten Gebieten vor und weisen ein zusammenhängendes Areal auf, wie etwa die hochpolyploiden Sippen von *Galium anisophyllum* (EHRENDORFER 1958) oder die tetraploide hybridogene Sippe des *Ranunculus montanus*, die sich ökologisch und geographisch zwischen die beiden Eltersippen eingeschoben hat und verhindern konnte, dass sich der durch die Vergletscherung auf randliche Gebiete abgedrängte *R. carinthiacus* wieder ins Alpeninnere auszubreiten vermochte (Fig. 5). An Orten, wo die eine Sippe nicht vorkommt, kann die andere Sippe wie bereits erwähnt ein ökologisch breiteres Gebiet einnehmen. Ähnliches kann etwa bei *Hutchinsia brevicaulis* beobachtet werden, die an Orten, wo *H. alpina* fehlt, auch auf Kalk übergeht (vgl. dazu auch MELCHERS 1932).

Die südalpinen Kalkgebiete, die die Schweiz nur noch im Sottoceneri berühren, weisen verschiedene eigene Sippen auf (Tabelle 7). Diese wachsen besonders in warmen Lagen der kollinen und montanen Stufe. Die in den übrigen Südalpen und auch weiter nördlich vikariierenden Sippen scheinen zumindest im Kontaktgebiet auf eher saure Böden beschränkt zu sein, können aber z.T. (*Silene nutans*, *Stachys recta*, *Chrysanthemum Leucanthemum*) ausserhalb dieser Zonen auch auf Kalkböden vorkommen.

Die Feuchtigkeit des Bodens hat vorwiegend im nassen Bereich zur Differenzierung von Sippen geführt (Tabelle 8). Da die Feuchtigkeitsverhältnisse oft sehr kleinflächig ändern und Populationen deshalb klein sind, können vikariierende Sippen hier nur bestehen, wenn die Kreuzungsmöglichkeit eingeschränkt ist. In unseren Beispielen ist dies durch verschiedene Chromosomenzahlen verwirklicht, wobei die Sippen auf nassen Standorten meist die niedrigeren Chromosomenzahlen aufweisen (Ausnahme: *Galium elongatum*). Eine weitere kleine Gruppe (Tabelle 9) umfasst Sippen auf feuchten bis nassen und auf wechselfeuchten Böden (also Böden, die zeitweise vernässt sind und besonders im Sommer austrocknen). Auch diese Sippen besitzen verschiedene Chromosomenzahlen.

Schliesslich sei noch auf eine weitere Gruppe hingewiesen, die Sippen auf nährstoffreichen und solche auf mageren Wiesen enthält (Tabelle 10). Ob hier der unterschiedliche Nährstoffgehalt oder die verschiedene Bewirtschaftungsweise (mehrmaliger Schnitt oder einmaliger später Schnitt) ausschlaggebend sind, steht nicht fest. Bei *Centaurea Jacea* zeigt sich die Überlegenheit auf nährstoffreichen Böden gegenüber *C. angustifolia* vor allem im frühen Blühen und in der besseren Ausschlagfähigkeit nach einem Schnitt. *Ranunculus acer* ist im übrigen nur in Kontaktgebieten mit *R. Frieseanus* auf magere Böden beschränkt, während die Sippe sonst, wo *R. Frieseanus* fehlt (etwa im Wallis und Tessin), auch in Fettwiesen gedeiht.

Zuletzt möchte ich noch etwas näher auf das Beispiel von *Cardamine pratensis* s.l. eingehen, das aufzeigt, wie kompliziert die ökologische Sippendifferenzierung sein

## Feuchte Böden

*Molinia coerulea* (L.) Mönch  
*Lotus corniculatus* L.  
*Plantago major* L.

## Wechselfeuchte Böden

*M. litoralis* Host  
*L. tenuis* W. & K.  
*P. intermedia* Godr.

Tabelle 9. — Vikariierende Sippen auf feuchten und wechselfeuchten Böden.

## Fettwiesen

*Ranunculus Frieseanus* Jord.  
*Galium album* L.  
*Chrysanthemum ircutianum* Turcz.  
*Centaurea Jacea* L.  
*Centaurea dubia* Suter

## Magere Wiesen

*R. acer* L.  
*G. lucidum* Vill.  
*Ch. Leucanthemum* L.  
*C. angustifolia* Schrank  
*C. bracteata* Scop.

Tabelle 10. — Vikariierende Sippen auf Fett- und Magerwiesen.

kann und wie vielfältige Faktoren ineinander greifen. Die Artengruppe der *Cardamine pratensis* L. s.l. wurde von LÖVKVIST (1956) besonders im nördlichen Europa eingehend untersucht. Sie ist sehr polymorph und zeichnet sich durch verschiedene Chromosomensippen aus, die teilweise ökologisch charakterisiert werden können. Bereits 1946 hat GUINOCHEK eine Reihe von Chromosomenrassen gezählt, die sich ökologisch verschieden verhalten. In letzter Zeit wurden in Zusammenarbeit mit K. URBAŃSKA an unserem Institut aus dem Gebiet des Juras, des Mittellandes und der Schweizer Alpen 50 Populationen untersucht und dabei 5 verschiedene Chromosomenzahlen gefunden. Die bei uns sehr seltene hochpolyploide *C. palustris* Peterm. und die südalpine *C. Matthioli* Moretti wurden vorerst nicht einbezogen. Es zeigte sich, dass in der Regel die Chromosomenzahl innerhalb einer Population konstant ist. Morphologisch lassen sich die Populationen zwischen zwei extreme Kombinationen einordnen, die ganz verschiedene Standorte einnehmen. Die eine Kombination bezeichnen wir als *C. rivularis* Schur, die andere als *C. nemorosa* Lej., während die dazwischen liegenden Pflanzen vorderhand unter den Namen *C. pratensis* eingereiht werden. Die geographische Verbreitung dieser Kombinationen ist aus Fig. 6 ersichtlich. Fig. 7 bringt eine Zusammenfassung der heute vorliegenden provisorischen Ergebnisse. *C. rivularis* ist diploid ( $2n = 16$ ) und wächst auf torfigen, nassen, meist kalkarmen Böden von See- und Bachufern der oberen montanen und subalpinen Stufe der Alpen. *C. nemorosa* ist eine Waldfpflanze, die bei uns nur im Jura vorkommt. Die diploide Sippe von *C. nemorosa*, von uns nur einmal im französischen Jura gefunden, wurde bereits im Jura von GUINOCHEK (1946) und in deutschen Mittelgebirgen von DERSCH (1969) ökologisch charakterisiert. Sie gedeiht auf mässig feuchten, kalkreichen Böden der kollinen und unteren montanen Stufe. Eine Sippe mit  $2n = 20$  Chromosomen, die sich morphologisch nicht unterscheidet, wurde von uns dreimal gefunden und verhält sich ökologisch ähnlich, kommt vielleicht an etwas kühleren



Fig. 6. — Verbreitung von *Cardamine pratensis* s. l. (z. T. nach LÖVKVIST 1956).

und feuchteren Orten vor. Eine Sippe mit  $2n = 30$  Chromosomen wächst nach unseren Beobachtungen im Abeti-Fagetum des Juras (obere montane Stufe). Im Jura und im anschliessenden nördlichen Mittelland ist zudem eine Sippe mit  $2n = 30$  Chromosomen verbreitet, die sich morphologisch bereits etwas *C. pratensis* nähert und sehr feuchte bis nasse, kalkarme Böden in Laubmischwäldern besiedelt. Im Mittelland weit verbreitet ist die Wiesensippe der *C. pratensis* mit  $2n = 30$  Chromosomen. Sie gedeiht in nährstoffreichen, oft kalkarmen, feuchten bis nassen Wiesen und kann auch noch in Uferzonen gedeihen. Gegen die Alpen zu nähern sich die Pflanzen morphologisch *C. rivularis*. In den östlichen Alpen (Toggenburg, Rheintal) wächst

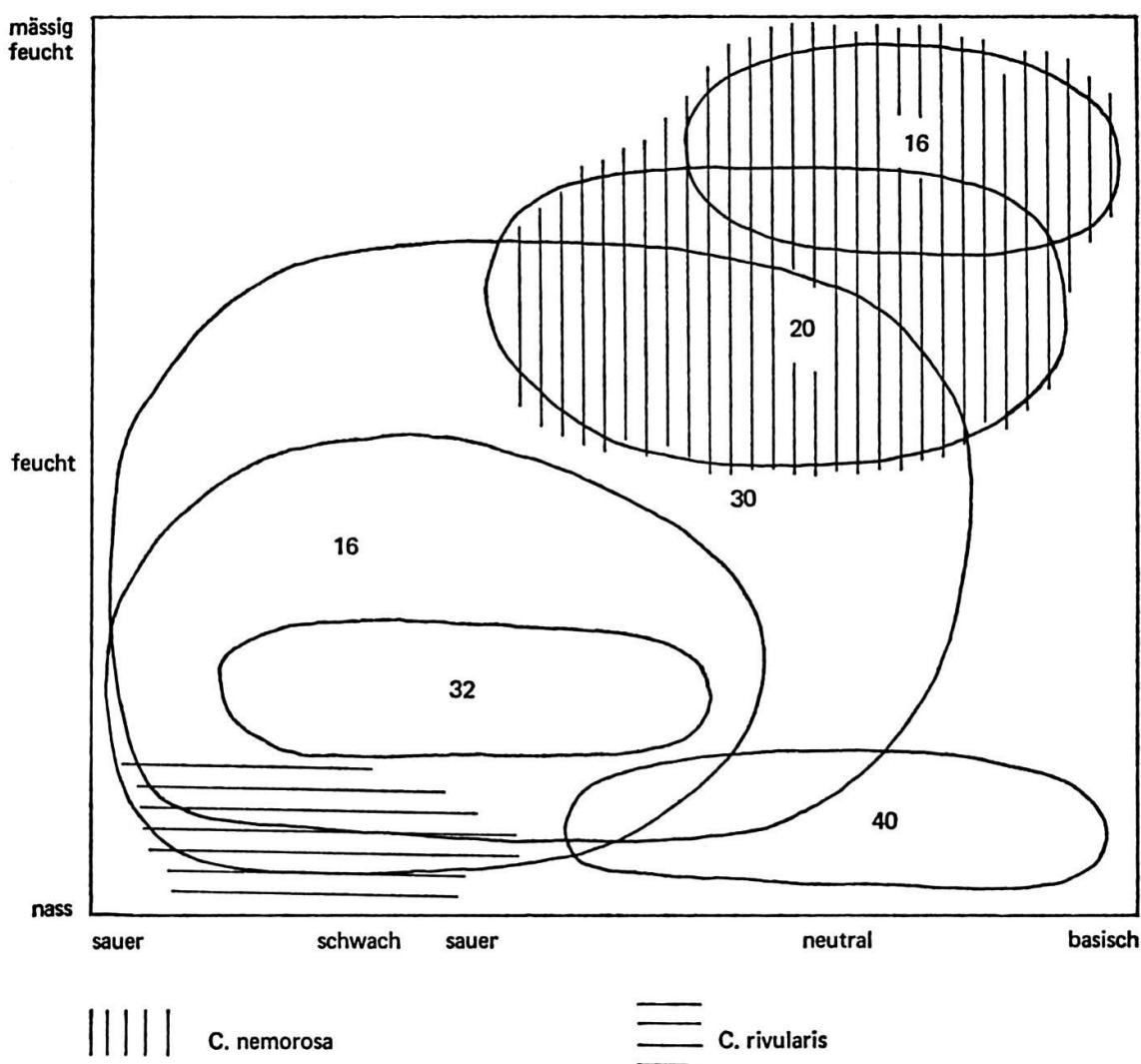


Fig. 7. — Schema der Standorte von Chromosomensippen bei *Cardamine pratensis* im Gebiet zwischen Jura und Alpen.

in feuchten bis nassen Fettwiesen auch eine diploide Sippe von *C. pratensis*. Im Alpenvorland und im Jura fanden wir zudem auf nassen, torfigen Böden eine Sippe mit  $2n = 32$  Chromosomen. Schliesslich muss noch die bereits von GUINOCHE (1946) erwähnte und von uns ebenfalls untersuchte ökologisch gut charakterisierte Sippe mit  $2n = 40$  Chromosomen angeführt werden, die an Seeufern im französischen Jura wächst. Aus unseren Untersuchungen geht hervor, dass zwischen 2 geographisch, ökologisch und morphologisch gut getrennten diploiden Sippen sich zahlreiche vermittelnde Sippen einschieben, die verschiedene Chromosomenzahlen besitzen und teils geographisch und teils ökologisch gegeneinander abgegrenzt werden können.

### Schlussbetrachtungen

In der Schweiz können innerhalb von Artengruppen hauptsächlich die folgenden ökologischen Sippen festgestellt werden, die sich morphologisch unterscheiden, aber meist noch Gene austauschen können:

- nach klimatischen Gesichtspunkten:
  - a, Sippen der Gebirge, des Mittellandes, der zentralalpinen und der südalpinen Täler (Tabellen 2-4);
  - b, Sippen des Waldes und des Grünlandes (Tabelle 5);
- nach edaphischen Gesichtspunkten:
  - c, Sippen auf Kalk- und Silikatgesteinen (Tabellen 6 und 7);
  - d, Sippen auf feuchten und nassen Böden (Tabelle 8);
  - e, Sippen auf feuchten und wechselfeuchten Böden (Tabelle 9);
  - f, Sippen in Fett- und Magerwiesen (Tabelle 10).

Die Verbreitung der Sippen und ihre Abgrenzung gegeneinander sind in verschiedenen Artengruppen verschieden. Doch lässt sich feststellen, dass zwischen klimatischen Sippen der Gruppe a, entsprechend den sich allmählich verändernden klimatischen Faktoren, breite Übergänge vorhanden sind. Bei den anderen Gruppen können zwar ebenfalls, besonders in bestimmten geographischen Bezirken, Übergänge vorkommen, die Grenzen sind aber im allgemeinen schärfer, bedingt durch den rascheren ökologischen Wechsel (Gruppen b und c) oder durch verschiedene Chromosomenzahlen (Gruppen d und e).

Für das ökologische Vorkommen einer Sippe spielt im Bereich ihrer physiologischen Möglichkeiten die Konkurrenz eine grosse Rolle, neben der Konkurrenz mit anderen nicht verwandten Arten besonders die Konkurrenz mit verwandten Sippen (Beispiel: *Ranunculus montanus* s.l., Fig. 1). Viele Untersuchungen und Hinweise zeigen, dass zumindest eine Sippe eines Sippenpaars auf dem ökologischen Gebiet der anderen ebenfalls gedeihen könnte, dass aber die Konkurrenz ihr Vorkommen dort ausschliesst.

Isolationsmechanismen zwischen ökologischen Sippen sind für deren Stabilisierung sehr wichtig. Am Beispiel von *Cardamine pratensis* s.l. wurde darauf hingewiesen, wie kompliziert die Bildung von solchen teilweise isolierten geographisch-ökologischen Sippen sein kann. Ebenso wird ersichtlich, dass sich die morphologischen Merkmale nicht an die Grenzen der ökologischen und chromosomal Sippen zu halten brauchen (Fig. 7).

### LITERATURHINWEISE

- ANDERSSON, E. (1953) Introgressive hybridisation. *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.* 28: 280-307.
- BURDET, H. M. (1967) Contribution à l'étude caryologique des genres *Cardaminopsis*, *Turritis* et *Arabis* en Europe. *Candollea* 22: 107-156.

- CARTIER, A. & A. LENOIR (1968) Origine de la polyploidie chez les *Plantago serpentina* All. et *Plantago alpina* L. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 266: 119-122.
- CHRTEK, J. & V. JIRÁSEK (1962) Contribution to the systematics of species of the *Poa* L. genus, section *Ochlopoa* (A. et Gr.) V. Jirás. *Preslia* 34: 40-68.
- DERSCH, G. (1963) Zur Cytologie und Taxonomie der Goldnessel (*Lamium Galeobdolon* [L.] L.). *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 76: 351-359.
- (1969) Über das Vorkommen von diploidem Wiesenschaumkraut (*Cardamine pratensis* L.) in Mitteleuropa. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 82: 201-207.
- EHRENDORFER, F. (1949) Zur Phylogenie der Gattung *Galium*. I. Polyploidie und geographisch-ökologische Einheiten der Gruppe *Galium pumilum* Murray (Sekt. *Leptogalium* Lange sensu Rouy) im österreichischen Alpenraum. *Österr. Bot. Z.* 96: 110-136.
- (1953) Systematische und zytogenetische Untersuchungen an europäischen Rassen des *Achillea millefolium*-Komplexes. (Vorläufige Mitteilung). *Österr. Bot. Z.* 100: 583-592.
- (1955) Hybridogene Merkmalsintrogression zwischen *Galium rubrum* L. s.str. und *G. pumilum* Murr. s.str. *Österr. Bot. Z.* 102: 195-234.
- (1958) Die geographische und ökologische Entfaltung des europäisch-alpinen Polyploid-komplexes *Galium anisophyllum* Vill. seit Beginn des Quartärs. *Uppsala Univ. Årsskr.* 6: 176-181.
- (1962) Cytotaxonomische Beiträge zur Genese der mitteleuropäischen Flora und Vegetation. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 75: 137-152.
- (1962a) Beiträge zur Phylogenie der Gattung *Knautia* (Dipsacaceae); I. Cytologische Grundlagen und allgemeine Hinweise. *Österr. Bot. Z.* 109: 276-343.
- ELLENBERG, H. (1953) Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 65: 351-362.
- (1963) *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. Ulmer, Stuttgart, 943 pp.
- FAVARGER, C. & M. VILLARD (1965) Nouvelles recherches cytotoxonomiques sur *Chrysanthemum Leucanthemum* L. sens. lat. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 75: 57-79.
- GUINOCHEZ, M. (1946) Sur l'existence, dans le Jura central, de races écologiques aneuploïdes et polyploïdes chez *Cardamine pratensis* L. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 222: 1131-1133.
- HEYWOOD, V. H. (1968) *Modern Methods in Plant Taxonomy*. Academic Press, London & New York, 312 pp.
- JONSELL, B. (1969) *Rorippa islandica* und *R. palustris* — zwei scharf getrennte Arten der Alpenländerflora. *Ber. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel* 39: 52-55.
- KNAPP, R. (1967) *Experimentelle Soziologie und gegenseitige Beeinflussung der Pflanzen*. Ed. 2. Ulmer, Stuttgart, 266 pp.
- KRENDL, F. (1968) Cytotaxonomie der *Galium mollugo*-Gruppe in Mitteleuropa. *Österr. Bot. Z.* 114: 508-549.
- LANDOLT, E. (1954) Die Artengruppe des *Ranunculus montanus* Willd. in den Alpen und im Jura. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 64: 9-83.
- (1967) Gebirgs- und Tieflandsippen von Blütenpflanzen im Bereich der Schweizer Alpen. *Bot. Jahrb. Syst.* 86: 463-480.
- (1970) Mitteleuropäische Wiesenpflanzen als hybridogene Abkömmlinge von mittel- und südeuropäischen Gebirgssippen und submediterranen Sippen. *Feddes Repert.* 81: 61-66.
- LÖVKVIST, B. (1956) The *Cardamine pratensis* complex. Outlines of its cytogenetics and taxonomy. *Symb. Bot. Upsal.* 14, 131 pp.

- MELCHERS, G. (1932) Untersuchungen über Kalk- und Urgebirgsfarnen, besonders über *Hutchinsia alpina* (L.) R. Br. und *H. brevicaulis* Hoppe. *Österr. Bot. Z.* 81: 81-107.
- MERXMÜLLER, H. (1952) *Untersuchungen zur Sippengliederung und Arealbildung in den Alpen*. München, 105 pp.
- POLATSCHEK, A. (1966) Cytotaxonomische Beiträge zur Flora der Ostalpenländer. II. *Österr. Bot. Z.* 113: 101-147.
- SCHNEIDER, I. (1958) Zytogenetische Untersuchungen an Sippen des Polyploidkomplexes *Achillea millefolium* L. s. lat. Zur Phylogenie der Gattung *Achillea*, I. *Österr. Bot. Z.* 105: 111-158.
- SÖLLNER, R. (1954) Recherches cytotaxinomiques sur le genre *Cerastium*. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 64: 221-354.
- STEBBINS, G. L. (1950) *Variation and evolution in plants*. Columbia University Press, New York & London.
- (1959) The role of hybridization in evolution. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 103: 231-251.
- TEPPNER, H. (1969) *Anthoxanthum alpinum* und seine Verbreitung in der Steiermark. *Phyton (Horn)* 13: 305-312.
- TITZ, W. (1968, 1969) Zur Cytotaxonomie von *Arabis hirsuta* agg. (Cruciferae). *Österr. Bot. Z.* 115: 255-290; 117: 21-53.
- TUTIN, T. G. (1957) A contribution to the experimental taxonomy of *Poa annua* L. *Watsonia* 4: 1-10.
- WALTER, H. & H. LIETH (1960- ) *Klimadiagramm-Weltatlas*. Gustav Fischer, Jena.
- WOESS, F. von (1941) Experimentelle Untersuchungen zum Artbildungsproblem an *Arenaria serpyllifolia* und *Arenaria Marschlinsii*. *Z. Indukt. Abstammungs- Vererbungsl.* 79: 444-472.

## DISKUSSION

ZAHARIADI insiste sur l'influence qu'ont les facteurs écologiques sur la taxonomie et rend hommage à F. BUXTBAUM qui a créé les notions de typus, hypotypus et epitypus. Des recherches telles que les a entreprises LANDOLT permettront de débarrasser les flores du ballast toujours croissant des quasi-taxons, si choyés par leurs auteurs et par les "botanistes philatélistes" en général. ZAHARIADI a appliqué avec succès la méthode écologique expérimentale à l'étude de la plupart des Liliacées de la Roumanie et de la Grèce. Il demande dans quelle mesure les phénomènes observés par LANDOLT peuvent être attribués à l'allélopathie.

LANDOLT hat selbst keine Untersuchungen über das Phänomen der Allelopathie angestellt; diese dürfte jedoch, angesichts der widersprüchlichen bisherigen Befunde, eine viel kleinere Rolle spielen, als man ursprünglich annahm.

MERXMÜLLER stellt fest, dass bei mehr als der Hälfte der angeführten Sippenpaare ein Genauaustausch nicht wahrscheinlich oder doch nicht nachgewiesen ist. Viele dieser Paare bestehen auch nicht aus zunächst verwandten Arten; dies gilt besonders für *Phyteuma betonicifolium* und *Ph. scorzonerifolium*, für *Achillea atrata* und *A. moschata*, auch für *Gentiana orbicularis* und *G. verna*, die nicht als "echte Vikaristen" in Sinne VIERHAPPERS gelten können. In Fällen wie *Cardamine* und *Ranunculus*, wo der fragliche Komplex kritisch bearbeitet ist, lassen sich wesentlich zuverlässigere Aussagen über Verwandtschaft und möglichen Genauaustausch machen. Neben Kalk- und Silikatuntergrund sind auch die Kalksilikate nicht zu vernachlässigen. Kalksilikatfarnen haben in den Alpen wie in der Arktis eine ebenso grosse Bedeutung wie Kalk- und Kieselfarnen.

LANDOLT hat lediglich von der Möglichkeit eines Genaustauschs gesprochen (zwischen *Achillea atrata* und *A. moschata* zum Beispiel sind Bastarde nachgewiesen). Auch eine nächste Verwandtschaft der genannten Artenpaare wurde nicht postuliert: es können sehr wohl Endprodukte verschiedener Entwicklungslinien vorliegen. Alte und junge Sippen verhalten sich oft recht ähnlich.

MERXMÜLLER stellt fest, dass bei der Einbeziehung von "Sippenpaaren", die aus nicht unmittelbar verwandten Arten bestehen, die Problematik auf die noch weitgehend ungeklärte, aber darum nicht weniger interessante Frage der Konkurrenz hinausläuft; mit der parallelen Differenzierung der Sippen hat dies jedoch nichts zu tun.

ZOLLER bemerkt zur Frage der Kalksilikate, dass in manchen Fällen eine noch weitergehende Aufgliederung der Gesteinsunterlage zweckmäßig erscheint. Im Unterengadin beobachtet man innerhalb der karbonatischen Serien auffällige floristische Unterschiede zwischen dem Hauptdolomit mit seiner sehr eintönigen Flora und dem viel artenreicherem Kalkschiefer des Penninikums. Mit dem Gegensatz Kalksilikat kommt man keinesfalls aus.

LANDOLT kennt die recht charakteristischen Standorte des "Kalksilikats" sehr wohl. Freilich könnte er kein Beispiel dreier Parallelsippen, die den Unterlagen Kalk, Kalksilikat und Silikat entsprächen, nennen. Wohl aber ist es so, dass die Grenze zwischen zwei Parallelsippen in manchen Fällen zwischen Kalk und Kalksilikat, in anderen zwischen Kalksilikat und Silikat liegt.

MERXMÜLLER erwähnt das Beispiel von *Saxifraga blepharophylla* (Silikat), *S. oppositifolia* (vorwiegend Kalk) und *S. rudolphiana* (Kalksilikat). Im Fall von *Hutchinsia alpina* und *H. brevicaulis* wächst die eine Sippe auf Kalk, die andere auf Kalksilikat, nicht aber auf reinem Silikat.