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

Herausgeber: Geobotanisches Institut, Stiftung Rübel (Zürich)

Band: 52 (1975)

Artikel: Morphologisch-ökologische Untersuchungen an Scabiosa columbaria L.s.l. im mittleren und westlichen Alpengebiet

Autor: Grossmann, Fritz

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-308414

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: 04.12.2025

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

VERÖFFENTLICHUNGEN DES GEOBOTANISCHEN INSTITUTES
DER EIDG. TECHN. HOCHSCHULE, STIFTUNG RÜBEL, IN ZÜRICH
52. HEFT

Morphologisch-ökologische Untersuchungen an Scabiosa columbaria L. s.l. im mittleren und westlichen Alpengebiet

von
FRITZ GROSSMANN

Eidg. Technische Hochschule
Institut für spez. Botanik
Bibliothek
8006 Zürich, Universitätstr. 2

1975

Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel, Zürich, 52. Heft

Morphologisch-ökologische Untersuchungen an Scabiosa columbaria L. s.l. im mittleren und westlichen Alpengebiet

von

FRITZ GROSSMANN

1975

I N H A L T

VORWORT 5

I. EINLEITUNG 6

II. MATERIAL UND METHODEN 8

A. Untersuchte Pflanzen 8

1. Sippen 8

2. Sammeln und Kultivieren 9

3. Angaben über die Fundorte 9

4. Herbarien 31

B. Untersuchte Merkmale 32

1. Wahl der Merkmale 32

2. Geprüfte Merkmale 32

3. Messung und Auswertung 37

4. Definition der verwendeten Merkmale 37

5. Messungen an Herbarmaterial 41

III. BEZIEHUNGEN ZWISCHEN MORPHOLOGIE UND OEKOLOGIE 44

A. Höhenlage 53

B. Exposition 60

C. Vegetationsbedeckung 62

D. Bewirtschaftung 63

E. pH-Wert im Oberboden 64

F. Stickstoffversorgung 65

G. Exponentielles Temperaturmittel im Oberboden 67

H. Geographische Verbreitung 71

1. Morphologische Merkmale 71

2. Arten 77

J. Zusammenfassung der Beziehungen zwischen Morphologie und Oekologie 85

IV. KREUZUNGSEXPERIMENTE 87

A. Versuchte Kreuzungen und Keimungserfolg 87

1. Kreuzungen zwischen *Scabiosa columbaria* s.l. und *Scabiosa canescens* s.l. 88

2. Kreuzungen innerhalb Scabiosa columbaria s.l. 88

B. Fertilität der Bastarde 91

1. Pollenfertilität 91

2. Fruchtfertilität 93

C. Morphologie der Bastarde 95

1. Abnormitäten 95

2. Vererbung morphologischer Merkmale 97

D. Zusammenfassung der Kreuzungsexperimente 101

V. DISKUSSION 102

A. Morphologie und Oekologie 102

B. Morphologie und Geographie 105

C. Verwandtschaftsbeziehungen 107

D. Ausblick auf Systematik und Versuch eines Schlüssels 112

ZUSAMMENFASSUNG 115

RÉSUMÉ 118

SUMMARY 121

LITERATUR 124

V O R W O R T

Die vorliegende Arbeit entstand auf Anregung von Herrn Prof. Dr. E. LANDOLT am Geobotanischen Institut (Stiftung Rübel) der Eidgenössischen Technischen Hochschule Zürich. Sie wurde in den Jahren 1966 - 1972 ausgeführt, wobei auch im Jahre 1965 im Rahmen meiner Diplomarbeit kultivierte Pflanzen verwendet wurden.

Ich danke allen Mitarbeitern am Geobotanischen Institut für die für das Gelingen der Arbeit wesentliche vielfältige Hilfe in Gelände, Versuchsgarten und Labor und durch Diskussionen, Ratschläge und moralische Stärkung.

Vor allem danke ich Herrn Prof. Dr. E. LANDOLT für seine wohlwollende Unterstützung und wertvollen Ratschläge, für kundige Führung auf Exkursionen und aufbauende Kritik beim Abfassen der Arbeit.

Herrn Prof. Dr. H. HESS danke ich für seine wertvollen Anregungen bei der Durchsicht des Manuskriptes. Herrn PD Dr. F. KLÖTZLI danke ich für die soziologische Charakterisierung der Fundorte anhand meiner Artenlisten. Frau PD Dr. K. URBANSKA danke ich für Beratung und Hilfe bei den Chromosomenzählungen. Herrn Dr. A. GIGON danke ich für vielfältige Hilfe und Ratschläge auf Exkursionen und in Gesprächen. Herrn Dr. H. TURNER an der Eidgenössischen Anstalt für das forstliche Versuchswesen in Birmensdorf bei Zürich danke ich für wertvolle Ratschläge und die Ueberlassung der Einrichtungen zur Auswertung von Temperaturmessungen.

Für bedeutende Hilfe in Garten und Labor danke ich vor allem Fräulein T. EGLOFF und Fräulein A. LANDOLT. Herrn E. BROUILLET danke ich für die gute Betreuung des Versuchsgartens.

Der Schweizerischen Pflanzengeographischen Kommission danke ich für finanzielle Beiträge an Exkursionen.

I. EINLEITUNG

In unserer Flora gibt es viele Arten oder Artengruppen, die sich morphologisch, ökologisch und geographisch sehr stark differenzieren. Sie können morphologisch in verschiedene kleinere Einheiten unterteilt werden, welche aber oft nicht scharf voneinander geschieden oder sogar lückenlos durch alle Uebergangsformen miteinander verbunden sind. Je nach den bestimmenden Faktoren, sind diese Einheiten ökologisch deutlich getrennt oder ineinander übergehend. Zum Beispiel wechseln Kalk- und Silikatgestein oft sehr rasch an einer eindeutigen Grenze, während klimatische Faktoren wie Temperatur und Niederschläge sich über ein meist weites Gebiet nur allmählich ändern. Morphologische Merkmale und ökologisch-geographische Faktoren sind in verschiedener Weise mehr oder weniger miteinander verknüpft, je nach der ursprünglichen morphologischen Differenzierung, den genetischen Austauschmöglichkeiten, der ökologischen Vielfalt der erreichbaren Wuchsorte und der Konkurrenz durch andere (auch nah verwandte) Lebewesen. Genauere Kenntnisse der Beziehungen zwischen Morphologie, Oekologie und Geographie ermöglichen einen Einblick in die Evolution von Sippen niederen systematischen Ranges in erdgeschichtlich jüngster Zeit.

Ein Beispiel für eine sehr vielfältige Artengruppe ist Scabiosa columbaria L.s.l.. In der vorliegenden Arbeit wird versucht, deren morphologische Differenzierung in Abhängigkeit von ökologischen Faktoren und geographischer Verbreitung darzustellen, die Möglichkeiten des Genaustausches abzuklären und Schlüsse zu ziehen in bezug auf die Entstehung und Entwicklung dieser Artengruppe.

Das Untersuchungsgebiet ist in Figur 12, S. 73 eingezeichnet. Es umfasst zur Hauptsache das mittlere und westliche Alpengebiet, das nördliche Alpenvorland bis nach Süddeutschland und den Jura. Die für experimentelle Untersuchungen verwendeten Pflanzen von S. columbaria s.l. stammen vor allem aus der Schweiz und grenznahen Gebieten, weiter aus den Berga-

masker Alpen, dem Mont Cenis-Gebiet und den Seealpen, vereinzelt auch von ausserhalb des beschriebenen Untersuchungsgebietes. Zahlreiche Populationen wurden in den Jahren 1965 bis 1970 kultiviert, morphologisch untersucht und zum Teil für Kreuzungsexperimente verwendet. Für Verbreitungsstudien bei zwei Merkmalen wurde Herbarmaterial aus dem Untersuchungsgebiet durchgesehen. Verschiedene ökologische Messungen und Beobachtungen an zahlreichen Fundorten wurden in Beziehung zu den morphologischen Merkmalen gebracht.

II. MATERIAL UND METHODEN

A. UNTERSUCHTE PFLANZEN

1. Sippen

Die untersuchten Sippen aus der Artengruppe der S. columbaria L.s.l. wurden nach der Flora von HESS, LANDOLT und HIRZEL (1967-1972, 3. Band) eingeordnet. Die Namen werden dort ausdrücklich als provisorisch bezeichnet. Zur Benennung von Sippen aus Gebieten ausserhalb dieser Flora wurden auch die Floren von BURNAT (1892-1916, 5. Band), FIORI (1923-1929, 2. Band) und WILLKOMM und LANGE (1870-1880, 2. Band) benützt, wobei entsprechend zu HESS, LANDOLT und HIRZEL alle Sippen als Arten bezeichnet wurden.

Von folgenden Arten (und Ländern) wurde mindestens eine kultivierte Population von wenigstens 5 Pflanzen untersucht:

S. lucida Vill. (Schweiz, Frankreich, Italien)
S. columbaria L.s.str. (Schweiz, Oesterreich, BRD, DDR, Grossbritannien, Dänemark, Schweden)
S. portae A.Kerner (Schweiz, Italien)
S. gramuntia L. (Schweiz, Italien)
S. vestita Jordan (Frankreich)
S. candicans Jordan (Frankreich)
S. ochroleuca L. (BRD, DDR)
S. dubia Vel. (Italien)
S. "Aethiopien" (keine Benennung, Aethiopien)
S. uniseta Savi (Italien)
S. tomentosa Cav. (Spanien)
verschiedene Uebergangsformen (Schweiz, Frankreich, Italien)

Für die Kreuzungsexperimente wurden auch Pflanzen von S. canescens Waldst. et Kit. s.l. verwendet:
S. canescens Waldst. et Kit. s.str. (Frankreich, BRD)
S. vestina Facch. (Italien)

2. Sammeln und Kultivieren

Es wurden P o p u l a t i o n e n von etwa 10 - 20 Individuen in einem ökologisch mehr oder weniger einheitlichen Umkreis von meist etwa 10 m, seltener bis etwa 30 m, gesammelt. Die Populationen wurden vom Fundort nach Zürich in den Versuchsgarten verpflanzt. Der Pflanzabstand betrug anfänglich 20 - 25 cm, ab 1968 40 - 50 cm. Einige Populationen (in Tabelle 2, S. 45-51 mit * bezeichnet) wurden aus Samen im Gewächshaus aufgezogen und im Rosettenstadium ebenso verpflanzt.

3. Angaben über die Fundorte

Die Fundorte sind von Süden nach Norden und von Westen nach Osten numeriert, zunächst für die Schweiz, dann für die übrigen Länder. Am Schluss folgen noch die Fundorte der für Kreuzungsexperimente verwendeten S. canescens s.l. . Die Fundortnummern aus der Schweiz und angrenzenden Gebieten sind auf einer Karte in Figur 1 eingetragen.

In der folgenden Liste stehen nach jeder F u n d o r t n u m m e r : Eine lokale O r t s b e z e i c h n u n g , die R e g i o n (Kanton, Provinz oder andere Verwaltungseinheit), für das Gebiet der Landeskarte der Schweiz 1:50000 die K o o r d i n a t e n, für das übrige Gebiet die L a g e zu einem wichtigeren geographischen Punkt, dann die H ö h e über Meer, die E x p o s i t i o n und die N e i g u n g . Hierauf sind die Scabiosa-A r t , das S a m m e l d a t u m und, wenn nicht von mir allein gesammelt, der (die) S a m m l e r notiert.

Schliesslich sind angegeben soweit möglich: Die Pflanzengesellschaft[1], die Vegetationsbedekkung in %, die Bewirtschaftung[2], der pH-Wert des Oberbodens (mit "Hellige-Bodenindikator" bestimmt), das Vorhandensein von Kalk im Oberboden (mit 10%-iger Salzsäure getestet), Bemerkungen über Boden und besondere Lage im Gelände.

---

[1]Bei den meisten Fundorten standen Artenlisten, wenn auch oft sehr lückenhafte, zur Verfügung. Die Angaben über die Gesellschaften stammen von PD Dr. F. KLÖTZLI. Wo es möglich war, wurden Verbände notiert, alle nach OBERDORFER (1970); diese können aber nur Anhaltspunkte geben, denn die Fundorte liegen oft ausserhalb des von ihm beschriebenen Gebietes. Die Nomenklatur der angeführten Pflanzennamen richtet sich soweit möglich nach HESS, LANDOLT und HIRZEL (1967-1972).

[2]Viele Flächen, die als "kaum bewirtschaftet" bezeichnet sind, dürften früher regelmässig genutzt worden sein.

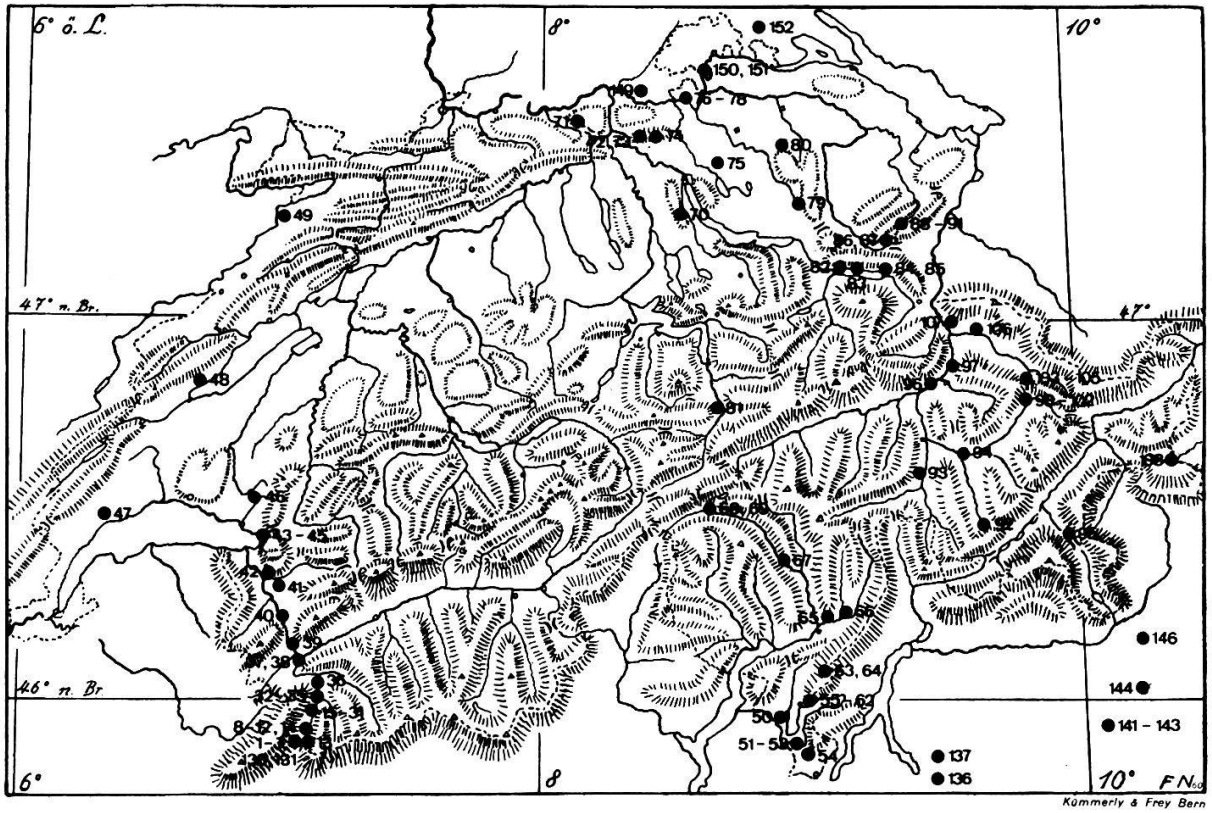


Fig. 1 Fundorte der untersuchten Populationen von Scabiosa columbaria s.l. aus der Schweiz und angrenzenden Gebieten

Fundorte der untersuchten Scabiosa-Populationen

Schweiz

Wallis

1: Gd. Six Blanc, Kanton Wallis, 573.640/80.650, 2760 m, S, 40°. S. lucida, 23.9.1970. Seslerion variae, Vegetationsbedeckung 80-95%, kaum bewirtschaftet, geschützte Lage in kleinem Tälchen nahe Gipfel.

2: La Dotse, Kanton Wallis, 574.220/82.560, 2080 m, S, 30°. S. lucida, 24.8.1968. Seslerion variae, Vegetationsbedeckung 60%, beweidet, pH 7.5, Boden kalkhaltig, steinig, treppig, Flanke eines Schuttkegels.

3: La Dotse, Kanton Wallis, 574.180/82.620, 2120 m, S, 35°, S. lucida, 27.9.1969. Seslerion variae, Vegetationsbedeckung 100%, kaum bewirtschaftet, pH 7, Boden kalkhaltig.

4: La Dotse, Kanton Wallis, 574.130/82.680, 2190 m, SSE, 20°. S. lucida, 27.9.1969. Zwergstrauchheide, Vegetationsbedeckung 100%, kaum bewirtschaftet, pH 6, Boden nicht kalkhaltig, feinerdereich, flacherer Absatz in Steilhang.

5: La Dotse, Kanton Wallis, 573.930/82.920, 2370 m, SSE, 45°. S. lucida, 18.8.1965. Rasen mit Juniperus nana, Vegetationsbedeckung 70%, kaum bewirtschaftet, pH 6-7, Boden mit zum Teil kalkhaltigem Schiefer, Rand von Erosionstrichter.

6: östlich La Dotse, Kanton Wallis, 574.980/83.290, 1980 m, ESE, 40°. S. lucida, 25.9.1970. Seslerion variae, Vegetationsbedeckung 50-95%, kaum bewirtschaftet, Boden mit viel Schiefer.

7: östlich La Dotse, Kanton Wallis, 574.880/83.680, 1850 m, ENE, 45°. S. lucida, 24.8.1968. Uebergang von Adenostylion alliariae zu Festuca rubra-Carex sempervirens-Rasen, Vegetationsbedeckung 80-90%, wohl gelegentlich beweidet, pH 7, Wegbord in Hanglage.

8: südlich Ferret, Kanton Wallis, 574.290/84.610, 1740 m, W, 10°. S. lucida, 17.8.1967. Lockerer Lärchenwald mit trockenem Festuca rubra-Rasen, gelegentlich beweidet, pH 5.5, Boden mit kalkhaltigem Gestein.

9: nordwestlich Ferret, Kanton Wallis, 573.730/85.220, 1700 m, ESE, 25°. S. lucida mit wenigen Merkmalen von S. gramuntia, 18.8.1965. Festuca rubra-Carex sempervirens-Rasen, gelegentlich beweidet, pH 6-7.5, Boden zum Teil kalkhaltig, von einzelnen Baumgruppen umgeben.

10: Ferret, Kanton Wallis, 574.080/84.940, 1700 m, W, 15°. S. lucida, 17.8.1967. Weide.

11: Ferret, Kanton Wallis, 574.050/84.950, 1690 m, W, 40°. S. lucida, 25.8.1968. Lockerer Wald, gelegentlich beweidet.

12: nordwestlich Ferret, Kanton Wallis, 573.910/85.090, 1680 m, NNE, 45°. S. lucida, 25.8.1968. Lockerer Lärchenwald, beweidet, Bord.

13: südwestlich Monts Telliers, Kanton Wallis, 576.510/82.580, 2620 m, SW, 45°. S. lucida, 23.8.1968. Seslerion variae, Vegetationsbedeckung 80-90%, kaum bewirtschaftet, feinerdereicher Boden mit etwas Schiefer, 5 - 10 m unterhalb Grat.

14: westlich L'Amône, Kanton Wallis, 573.300/87.800, 1540 m, E, 40°. S. lucida, 25.8.1968. Lockere Hochstaudenvegetation zwischen Felsblöcken und Gebüsch, unter Geröllhalde.

15: Forêt des Planereuses, Kanton Wallis, 574.540/90.910, 1340 m, E, 40°. S. lucida, 30.7.1969. Calamagrostis varia-Runse in trockenem Kalk-Fichtenwald, Vegetationsbedeckung 80-90%, pH 7, Boden kalkhaltig, feinerdereich.

16: südlich Praz de Fort, Kanton Wallis, 575.870/91.870, 1350 m, WSW, 40°. S. gramuntia mit Merkmalen von S. lucida, 24.9.1969. Felsspaltenvegetation mit Calamagrostis varia und Teucrium montanum, Vegetationsbedeckung 10%.

17: südlich Praz de Fort, Kanton Wallis, 575.760/91.930, 1290 m, WSW, 20°. S. lucida mit Merkmalen von S. gramuntia, 31.7.1970. Wiese mit Arrhenatherum elatius, dichte Vegetation, kaum bewirtschaftet.

18: südlich Praz de Fort, Kanton Wallis, 575.760/91.950, 1290 m, WSW, 25°. S. gramuntia mit Merkmalen von S. lucida, 26.9.1969. Mesobromion, Vegetationsbedeckung 95-100%, kaum bewirtschaftet, pH 7, Boden kalkhaltig, feinerdereich, schwach sandig-steinig.

19: südlich Praz de Fort, Kanton Wallis, 575.670/92.290, 1210 m, WSW, 35°. S. gramuntia mit Merkmalen von S. lucida, 24.9.1969. Wohl Mesobromion-Fragment, Vegetationsbedeckung 20-40%, kaum bewirtschaftet, Boden mit viel schiefrigem Gestein und Sand, rutschig, Wegbord.

20: südlich Praz de Fort, Kanton Wallis, 575.640/92.360, 1200 m, WNW, 40°. S. gramuntia mit Merkmalen von S. lucida, 24.9.1969. Wohl Mesobromion-Fragment, Vegetationsbedeckung 20-40%, gelegentlich etwas zurückgeschnitten, Boden sandig-kiesig mit dicker Streuschicht, Strassenbord.

21: südlich Praz de Fort, Kanton Wallis, 575.650/92.380, 1200 m, WNW, 40°. S. gramuntia mit Merkmalen von S. lucida, 24.9.1969. Wohl Mesobromion-Fragment, Vegetationsbedeckung 80-95%, gelegentlich etwas zurückgeschnitten, Boden sandig-steinig, Strassenbord.

22: südlich Praz de Fort, Kanton Wallis, 575.670/92.360, 1230 m, WNW, 20°. S. lucida mit Merkmalen von S. gramuntia, 24.9.1969. Mesobromion, Vegetationsbedeckung 100%, gelegentlich beweidet, Boden feinerdereich, schwach sandig.

23: westlich Praz de Fort, Kanton Wallis, 574.630/92.980, 1570 m, SE, 40°. S. gramuntia mit Merkmalen von S. lucida, 17.8.1967. Mesobromion, Vegetationsbedeckung 40-80%, pH 7, Boden mit kalkhaltigem Schiefer und massigem Silikatgestein, auf erhöhten Partien in langer steiler Runse.

24: südwestlich Praz de Fort, Kanton Wallis, 574.930/92.720, 1260 m, SE, 40°. S. gramuntia, 16.8.1969. Achnatherum calamagrostis-Flur, Vegetationsbedeckung 50-70%, kaum bewirtschaftet, pH 7, Boden kalkhaltig, sehr steinig, auf Schuttkegel.

25: südwestlich Praz de Fort, Kanton Wallis, 575.100/92.750. 1220 m, SE, 5°. S. gramuntia mit Merkmalen von S. lucida, 18.8.1967. Steiniger, lockerer Rasen, an Weg bei Bach.

26: westlich Praz de Fort, Kanton Wallis, 575.360/93.150, 1250 m, SW, 35°. S. gramuntia, 26.9.1969. Xerobromion, Vegetations-

bedeckung 50-70%, kaum bewirtschaftet, Boden mit viel Schiefer und Sand, zum Teil rutschig, Wegbord an Waldrand.

27: westlich Praz de Fort, Kanton Wallis, 575.350/93.210, 1260 m, WSW, 30°. S. gramuntia, 26.9.1969. Mesobromion, Vegetationsbedeckung 80-95%, kaum bewirtschaftet, Boden etwas sandig, sehr steinig, mit Streuschicht, Wegbord von Wald und Gebüsch umsäumt.

28: westlich Praz de Fort, Kanton Wallis, 575.330/93.310, 1270 m, E, 10°. S. gramuntia, 26.9.1969. Mesobromion, relativ frisch, Vegetationsbedeckung 70-90%, kaum bewirtschaftet, Boden sehr sandig, steinig, mit Streuschicht, Weg- und Waldrand, schattig.

29: westlich Praz de Fort, Kanton Wallis, 575.330/93.310, 1270 m, ENE, 10°. S. lucida mit Merkmalen von S. gramuntia, 26.9.1969. Wohl Mesobromion, Vegetationsbedeckung 70-90%, kaum bewirtschaftet, Boden ähnlich wie bei Nummer 28, etwas feuchter, etwa 1.5 m oberhalb Nummer 28.

30: nordwestlich Praz de Fort, Kanton Wallis, 575.210/93.490, 1330 m, ENE, 5°. S. lucida mit Merkmalen von S. gramuntia, 1.8.1969. Polygono-Trisetion, trocken, Vegetationsbedeckung 95-100%, kaum bewirtschaftet, in Waldeinschnitt.

31: nordwestlich Praz de Fort, Kanton Wallis, 575.200/93.640, 1340 m, E, 25°. S. lucida mit Merkmalen von S. gramuntia, 17.8.1967. Mesobromion, Vegetationsbedeckung 100%, kaum bewirtschaftet, pH 7, Boden kalkhaltig, feinerdereich, relativ flaches Stück in terassiertem Hang.

32: östlich Champex, Kanton Wallis, 575.830/97.570, 1500 m, ESE, 50°. S. gramuntia, 23.9.1969. Laserpitium siler-Flur, Vegetationsbedeckung 10-90%, pH 7, Boden kalkhaltig, felsig-schiefrig, zum Teil Felsspalten, offener Felshang in Waldgebiet.

33: südlich Orsières, Kanton Wallis, 577.060/96.810, 920 m, N, 5°. S. lucida mit Merkmalen von S. gramuntia, 30.7.1969. Uebergang Mesobromion gegen Polygono-Trisetion, Vegetationsbedeckung 90-95%, etwa zwei mal im Jahr gemäht, pH 6-7, Boden sehr sandig, einzelne Felsblöcke.

34: westlich Orsières, Kanton Wallis, 576.820/97.630, 1030 m, SE, 40°. S. gramuntia, 19.8.1965. Festucion vallesiacae, Vegetationsbedeckung 50-80%, gelegentlich von Kühen beweidet, pH 7, Boden kalkhaltig.

35: nördlich Orsières, Kanton Wallis, 577.540/99.230, 840 m, SE, 30°. S. gramuntia, 2.8.1970. Festucion vallesiacae, Vegetationsbedeckung 60%, kaum bewirtschaftet, pH 7, Boden kalkhaltig, sandig, sehr steinig.

36: südlich Sembrancher, Kanton Wallis, 577.810/101.650, 760 m, E, 5°. S. lucida mit Merkmalen von S. gramuntia, 27.8.1970. Arrhenatherion elatioris, südalpin, Vegetationsbedeckung 95-100%, gemäht, Boden feinerdereich.

37: nordwestlich Martigny, Kanton Wallis, 571.520/106.060, 500 m, ESE, 45°. S. gramuntia, 20.8.1965. Festucion vallesiacae, Vegetationsbedeckung 20-80%, kaum bewirtschaftet, pH 7-7.5, Boden kalkhaltig, steinig-felsig.

38: nordwestlich Martigny, Kanton Wallis, 571.520/106.090, 500 m, NE, 35°. S. gramuntia, 12.8.1968. Wohl Festucion vallesiacae, Vegetationsbedeckung 80-90%, kaum bewirtschaftet, pH 7, Boden kalkhaltig, zum Teil felsig.

39: südlich Dorénaz, Kanton Wallis, 569.680/110.290, 460 m, SW, 40°. S. gramuntia mit Merkmalen von S. columbaria, 6.6.1969, E. LANDOLT, F. GROSSMANN. Trockenrasen, kaum bewirtschaftet, pH 7.5, felsig.

W- und NW-Schweiz

40: nördlich St. Maurice, Kanton Waadt, 566.520/119.230, 430 m, WSW, 35°. S. columbaria mit Merkmalen von S. gramuntia, 6.6.1969, E. LANDOLT, F. GROSSMANN. Wohl Mesobromion, kaum bewirtschaftet, pH 8.

41: nordwestlich Ollon, Kanton Waadt, 565.170/127.870, 480 m, SW, 25°. S. gramuntia mit Merkmalen von S. columbaria, 6.6.1969, E. LANDOLT, F. GROSSMANN. Xerobromion, kaum bewirtschaftet, pH 7.5, Boden kalkhaltig.

42: westlich Yvorne, Kanton Waadt, 562.450/131.250, 400 m, eben. S. columbaria, 30.9.1968, M. HAUSER. Stark zertretene Kuhweide, pH 7, Boden kalkhaltig.

43: nordöstlich Villeneuve, Kanton Waadt, 561.780/139/340, 500 m, SW, 35°. S. columbaria, 29.7.1969. Origanetalia-Saum, Vegetationsbedeckung 80-95%, selten etwas zurückgeschnitten, pH 7.5, Boden steinig, Wegbord.

44: östlich Territet, Kanton Waadt, 561.650/141.820, 720 m, SSE, 35°. S. columbaria, 16.8.1969. Mesobromion, Vegetationsbedeckung 95-100%, gelegentlich beweidet, pH 7.5, Boden steinig, Bord.

45: nordöstlich Montreux, Kanton Waadt, 560.110/143.020, 590 m, WSW, 40°. S. columbaria mit Merkmalen von S. lucida, 6.6.1969, E. LANDOLT, F. GROSSMANN. Mesobromion, gemäht, pH 7.5, Bord.

46: östlich Remaufens, Kanton Freiburg, 557.740/153.100, 790 m, SSW, 30°. S. columbaria, 6.6.1969, E. LANDOLT, F. GROSSMANN. Mesobromion, kaum bewirtschaftet, pH 7.

47: westlich Signal de Bougy, Kanton Waadt, 515.750/148.680, 710 m, SSW, 5°. S. columbaria, 6.7.1968, A. GIGON. Brachypodium pinnatum-Bestand, Feinerdeboden, gestörter Wegrand.

48: nordwestlich Onnens, Kanton Waadt, 542.420/188.440, 500 m, SE, 25°. S. columbaria, 6.6.1969, E. LANDOLT, F. GROSSMANN. Mesobromion, gelegentlich beweidet.

49: südwestlich Les Pommerats, Kanton Bern, 565.020/234.700, 900 m, W, 45°. Uebergang zwischen S. lucida und S. columbaria, 2.6.1968, A. GIGON. Mesobromion, verwahrlost.

S-Schweiz

50: Monte Caslano, Kanton Tessin, 711.970/90.880, 300 m, S, 30°. S. gramuntia, 30.8.1969. Xerobromion, insubrisch, Vegetationsbedeckung 70-80%, kaum bewirtschaftet, pH 7.5, Boden kalkhaltig, viel Geröll, unter steilen Felsen.

51: südlich Monte San Giorgio, Kanton Tessin, 717.080/84.920, 890 m, ENE, 10°. S. portae, 29.7.1965. Mesobromion, insubrisch, gemäht, von Wald umgeben.

52: östlich Monte San Giorgio, Kanton Tessin, 718.360/85.260, 560 m, eben. S. portae mit Merkmalen von S. gramuntia, 29.7.1965. Mesobromion, insubrisch, gelegentlich beweidet.

53: östlich Monte San Giorgio, Kanton Tessin, 718.370/85.270, 560 m, eben. S. portae, 12.8.1967. Mesobromion, insubrisch, Vegetationsbedeckung 100%, kaum bewirtschaftet, pH 5-7, bei Waldrand.

54: nördlich Mendrisio, Kanton Tessin, 720.460/82.230, 680 m, SE, 5°. S. portae, 30.5.1966. Mesobromion, insubrisch, gemäht, pH 5.5 - 6.5, Boden nicht kalkhaltig, auf Hügel.

55: nördlich Gandria, Kanton Tessin, 721.140/96.170, 340 m, SE, 40°. S. portae, 30.8.1969. Mesobromion, insubrisch, Vegetationsbedeckung 95-100%, kaum bewirtschaftet, Terassenbord.

56: nordwestlich Gandria, Kanton Tessin, 720.850/96.140, 410 m, SSE, 45°. S. portae, 7.9.1968. Mesobromion, insubrisch, gemäht, Terassenbord.

57: nordöstlich Gandria, Kanton Tessin, 721.410/96.550, 460 m, SSE, 45°. S. portae, 7.9.1968. Mesobromion, insubrisch, kaum bewirtschaftet, pH 7, Terassenbord.

58: südwestlich Brè, Kanton Tessin, 720.540/96.590, 800 m, SE, 10°. S. portae, 28.7.1965. Arrhenatherion elatioris, insubrisch, trocken, gemäht, pH 7, Boden kalkhaltig.

59: südwestlich Brè, Kanton Tessin, 720.550/96.630, 800 m, NNE, 30°. S. portae, 12.8.1967. Arrhenatherion elatioris, insubrisch, trocken, kaum bewirtschaftet, pH 7, Boden kalkhaltig.

60: nördlich Brè, Kanton Tessin, 720.860/97.290, 820 m, SE, 25°. S. portae, 8.9.1968. Xerobromion, insubrisch, Vegetationsbedeckung 40%, wohl gelegentlich beweidet, pH 7, Boden kalkhaltig, sehr steinig, kleine Erosionsmulde auf Schuttkegel.

61: südlich M. Boglia, Kanton Tessin, 721.680/98.050, 1300 m, WSW, 35°. S. portae, 6.9.1968. Trockene Calluna vulgaris-Heide, kaum bewirtschaftet, pH 6, unterhalb Grat.

62: M. Boglia, Kanton Tessin, 721.440/98.780, 1510 m, NW, 20°. S. portae, 8.8.1967. Rasen mit Dactylis glomerata, Luzula nivea, Galium verum, gelegentlich von Schafen beweidet,

pH 5-6.5, Boden mit kalkhaltigem Gestein, nahe Gipfelgrat.

63: nordöstlich Colla, Kanton Tessin, 725.200/106.370, 1080 m, S, 35°. S.portae, 9.8.1967. Mesobromion, insubrisch, Vegetationsbedeckung 95%, gemäht, pH 6, Boden nicht kalkhaltig, Terassenbord.

64: südlich Gazzirola, Kanton Tessin, 725.620/107.500, 1520 m, S, 15°. S. portae, 9.8.1967. Saurer Rasen mit Nardus stricta, insubrisch, gelegentlich beweidet, auf Hangsporn.

65: östlich Monticello, Kanton Graubünden, 726.600/121.670, 280 m, S, 10°. S. portae, 23.6.1968. Arrhenatherion elatioris, insubrisch, trocken, gemäht.

66: nördlich Grono, Kanton Graubünden, 731.620/123.530, 400 m, S, 30°. S. portae, 17.7.1965, E. LANDOLT. Arrhenatherion elatioris, insubrisch, trocken, gemäht.

67: südöstlich Giornico, Kanton Tessin, 711.290/139.390, 360 m, SW, 20°. Uebergang zwischen S. lucida und S. gramuntia/S.portae, 27.5.1968, M. HAUSER. Wohl Arrhenatherion elatioris, insubrisch, gemäht, an Strassenrand.

68: südlich Airolo, Kanton Tessin, 689.770/153.010, 1260 m, WNW, 40°. S. lucida, 13.8.1967. Sesleria coerulea-Rasen, subalpin, Vegetationsbedeckung 80-90%, kaum bewirtschaftet, pH 7-7.5, Boden zum Teil kalkhaltig, feinerdereich, durch nahe Fichten teilweise schattig.

69: östlich Airolo, Kanton Tessin, 691.210/153.970, 1180 m, S, 25°. S. gramuntia, 28.5.1966. Xerobromion, Ausbildung der Leventina, Vegetationsbedeckung 80-90%, beweidet, pH 7.5, Boden kalkhaltig, etwas steinig, Bord im ehemaligen Aufschüttungsbereich eines Baches.

N-Schweiz

70: westlich Langnau am Albis, Kanton Zürich, 681.590/237.700, 720 m, ESE, 20°. S. columbaria, 31.8.1965. Molinion, extrem wechseltrocken, im Herbst gemäht, pH 7, Boden kalkhaltig.

71: südlich Elfingen, Kanton Aargau, 649.850/261.570, 500 m, SW, 35°. S. columbaria, 24.7.1968, A. GIGON, F. GROSSMANN. Mesobromion, Vegetationsbedeckung 70-80%, gemäht, Mergelrendzina, Wegbord.

72: Wettingen, Kanton Aargau, 667.040/258.490, 530 m, S, 25°. S. columbaria, 8.10.1967. Mesobromion, kaum bewirtschaftet, pH 7, Boden kalkhaltig.

73: Lägern-Burghorn, Kanton Aargau, 669.670/259.300, 850 m, N, 45°. S. columbaria, 8.10.1967. Mesobromion, Vegetationsbedeckung 10-90%, kaum bewirtschaftet, felsig, am Grat.

74: östlich Boppelsen, Kanton Zürich, 673.940/257.830, 560 m, SSE, 30°. S. columbaria, 22.7.1965, E. LANDOLT, F. GROSSMANN. Mesobromion, gemäht (nicht jedes Jahr), pH 7.

75: östlich Wangen, Kanton Zürich, 692.130/251.650, 490 m, S, 15°. S. columbaria, 3.8.1965. Mesobromion, kaum bewirtschaftet.

76: nördlich Eglisau, Kanton Zürich, 681.500/271.650, 400 m, eben. S. columbaria, 3.9.1967. Mesobromion-Fragment, Vegetationsbedeckung 50-80%, Boden kiesig, neben Bahnlinie in Waldeinschnitt.

77: östlich Eglisau, Kanton Zürich, 682.650/269.890, 450 m, SSW, 35°. S. columbaria, 22.7.1965, E. LANDOLT, F. GROSSMANN. Xerobromion, kaum bewirtschaftet, Boden sehr steinig, Lichtung im Föhrenwald.

78: östlich Eglisau, Kanton Zürich, 682.830/269.770, 420 m, SSW, 15°. S. columbaria, 22.7.1965, E. LANDOLT, F. GROSSMANN. Mesobromion, kaum bewirtschaftet, pH 7, Boden kalkhaltig.

79: Dürrspitz, Kanton Zürich, 713.390/241.110, 1200 m, S, 30°. S. columbaria, 26.8.1967. Wohl Cynosurion, gelegentlich beweidet, pH 7, am Gipfel oberhalb Waldrand.

80: Haselberg, Kanton Thurgau, 710.650/258.170, 810 m, SSE, 20°. S. columbaria, 8.9.1965. Mesobromion, Vegetationsbedeckung 80-90%, am Gipfel in lockerem Föhrenwald.

N-Alpen

81: nördlich Arnisee, Kanton Uri, 692.350/181.480, 1350 m, SE, 30°. S. columbaria, 13.8.1965. Festuca rubra - Agrostis tenuis-Rasen mit Trockenrasen-Elementen, kaum bewirtschaftet, auf Schuttstreifen mit Gneisblöcken.

82: östlich Weesen, Kanton St. Gallen, 727.790/222.320, 430 m, S, 35°. S. columbaria, 23.8.1967. Trockene Kalkschuttflur, Vegetationsbedeckung 50%.

83: westlich Quinten, Kanton St. Gallen, 733.470/221.720, 570 m, SW, 40°. S. columbaria, 23.8.1957. Achnatherum calamagrostis-Flur, Vegetationsbedeckung 40-50%, Kalkschutthalde.

84: nördlich Walenstadt, Kanton St. Gallen, 742.410/221.440, 520 m, S, 30°. S. columbaria mit Merkmalen von S. lucida, 8.8.1965. Trockene Fettwiese, schlecht unterhalten, Vegetationsbedeckung 95%, gemäht, pH 5, Boden nicht kalkhaltig.

85: Wissenberg, Kanton St. Gallen, 742.220/222.580, 1210 m, S, 50°. S. columbaria mit Merkmalen von S. lucida, 8.8.1965. Laserpitium siler-Flur, Vegetationsbedeckung 10-90%, Felshang mit einzelnen Sträuchern und Bäumen.

86: nordöstlich Unterwasser, Kanton St. Gallen, 742.320/229.430, 1000 m, SSW, 10°. S. columbaria mit Merkmalen von S. lucida, 5.8.1965. Molinion, relativ trocken, wohl im Herbst gemäht.

87: nördlich Unterwasser, Kanton St. Gallen, 742.110/231.160, 1070 m, SSE, 30°. S. columbaria, 30.8.1967. Wohl Poion alpinae, trocken, Vegetationsbedeckung 80%, beweidet, Boden kalkhaltig, sehr steinig.

88: südlich Säntis, Kanton St. Gallen, 743.580/232.880, 1260 m, SE, 35°, S. lucida, 30.8.1967. Wohl Poion alpinae, trocken, gelegentlich beweidet, Boden sehr steinig, zum Teil felsig.

89: südlich Säntis, Kanton St. Gallen, 743.920/233.310, 1560 m, SSE, 35°. S. lucida, 30.8.1967. Carex sempervirens-Halbtrockenrasen, gelegentlich beweidet.

90: südöstlich Säntis, Kanton St. Gallen, 745.280/234.040, 1940 m, SSE, 45°. S. lucida, 29.8.1967. Seslerion variae, relativ feucht, beweidet, Bord mit Trittlöchern.

91: südöstlich Säntis, Kanton St. Gallen, 745.100/234.350, 2250 m, SE, 45°. S. lucida, 29.8.1967. Seslerion variae, relativ feucht, kaum bewirtschaftet, pH 7, Boden mit Geröll, felsig.

Graubünden

92: südöstlich Bivio, Kanton Graubünden, 771.100/148.180, 1890 m, S, 30°. S. lucida mit wenigen Merkmalen von S. gramuntia, 25.6.1967, E. LANDOLT, F. GROSSMANN. Uebergang von Seslerion variae zu Laserpitium siler-Felsheide, kaum bewirtschaftet, pH 6.5-7.

93: östlich Clugin, Kanton Graubünden, 751.700/164.530, 1210 m, SSE, 25°. S. lucida, 14.7.1965, E. LANDOLT. Polygono-Trisetion, mager.

94: nördlich Tiefencastel, Kanton Graubünden, 763.540/170.250, 900 m, SE, 10°. S. columbaria, 25.6.1967, E. LANDOLT, F. GROSSMANN. Mesobromion, pH 7.

95: südlich Piz Alv, Kanton Graubünden, 796.780/146.290, 2280 m, SSW, 35°. S. lucida, 25.6.1967. Seslerion variae, kaum bewirtschaftet, pH 7.5, steiler Hang unter Felswänden.

96: westlich Felsberg, Kanton Graubünden, 754.750/190.340, 610 m, SSE, 35°. S. columbaria, 21.7.1968, A. GIGON, F. GROSSMANN. Mesobromion, Vegetationsbedeckung 80-100%, kaum bewirtschaftet, pH 7.5, Boden kalkhaltig, treppig.

97: südwestlich Trimmis, Kanton Graubünden, 760.500/195.520, 590 m, NW, 5°. S. columbaria, 21.7.1968. Mesobromion, beweidet, auf Schuttkegel.

98: südöstlich Chüpfenflue, Kanton Graubünden, 778.700/186.350, 2430 m, SE, 25°. S. lucida, 17.9.1965. Seslerion variae, gelegentlich beweidet, mit Felsblöcken.

99: nordwestlich Schatzalp, Kanton Graubünden, 780.990/186.570, 2040 m, SSE, 30°. S. lucida, 18.9.1965. Seslerion variae, relativ trocken, Vegetationsbedeckung 50%, beweidet, treppig.

100: nordwestlich Davos Platz, Kanton Graubünden, 781.100/185.500, 1780 m, SSE, 30°. S. lucida, 18.9.1965. Festuca rubra - Agrostis tenuis-Runsen-Rasen, relativ frisch, Waldschneise mit einzelnen Gebüschen.

101: nordwestlich Davos Platz, Kanton Graubünden, 781.520/185.460, 1620 m, SE, 25°. S. lucida, 18.9.1965. Festuca rubra - Agrostis tenuis-Rasen, trocken, kaum bewirtschaftet, Bord, von einzelnen Bäumen umgeben.

102: südöstlich Schiahorn, Kanton Graubünden, 781.080/187.550, 2460 m, S, 40°. S. lucida, 20.9.1967, A. GIGON, F. GROSSMANN. Rasen, kaum bewirtschaftet.

103: südlich Unter Laret, Kanton Graubünden, 785.450/190.300, 1500 m, eben. S. lucida, 20.8.1965, E. LANDOLT. Polygono - Trisetion, mager, ziemlich schattig.

104: Gotschnagrat, Kanton Graubünden, 784.530/192.080, 2100 m, E, 30°. S. lucida, 18.9.1967, A. GIGON, F. GROSSMANN. Seslerion variae, Vegetationsbedeckung 60%, extensiv beweidet.

105: südlich Klosters, Kanton Graubünden, 786.050/192.190, 1340 m, ESE, 25°. S. columbaria, 21.8.1965, E. LANDOLT. Trockene extensive Weide.

106: nordwestlich Grüsch, Kanton Graubünden, 767.750/205.860, 670 m, SE, 30°. S. columbaria, 21.8.1965, E. LANDOLT. Xerobromion, beweidet.

107: östlich Maienfeld, Kanton Graubünden, 760.200/208.370, 630 m, E, 10°. S. columbaria, 15.5.1969, E. LANDOLT. Mesobromion.

108: nördlich Sta. Maria im Münstertal, Kanton Graubünden, 828.630/166.030, 1350 m, SE, 35°. S. gramuntia mit Merkmalen von S. columbaria, 7.9.1965, F. HUMM. Mageres Wiesenbord.

Ausland

Aethiopien

109: Semien-Gebirge, N-Aethiopien, etwa 100 km nordöstlich Gondar, 3650 m, SE, 5°. S. "Aethiopien", 10./11.1966, B. NIEVERGELT,

F. KLÖTZLI. Danthonia subulata-Festuca abessinica-Gebirgssteppe, Vegetationsbedeckung 75-80%.

Spanien

110: Puerto de la Pandera, Provinz Jaén (Andalusien), 1190 m, Exposition unbekannt. S. tomentosa, 29.5.1967, E. LANDOLT. Lichter Quercus ilex-Wald, auf Kalk.

Frankreich

111: Mt. Faron, Departement Var, nördlich Toulon, 500 m, eben. S. candicans, 22.7.1967. Wohl Quercion ilicis, Vegetationsbedeckung 30-60%, pH 7, Boden kalkhaltig, in lichtem Wald an Wegrand.

112: Biot, Departement Alpes Maritimes, etwa 10 km nordöstlich Cannes, 90 m, eben. S. candicans, 27.6.1968. Wohl offenes Quercion ilicis, Vegetationsbedeckung 10-50%, pH 7, an Wegrand.

113: Ourdan, Departement Alpes Maritimes, etwa 8 km nordöstlich Nice, 120 m, NW, 20°. S. candicans, 20.7.1967. Buschiger Rasen mit Scabiosa maritima, Helichrysum stoechas, Vegetationsbedeckung 50-100%, kaum bewirtschaftet, pH 7, Boden kalkhaltig.

114: Col de Brouis, Departement Alpes Maritimes, etwa 18 km nördlich Menton, 820 m, E, 40°. S. candicans, 27.6.1968. Spartium junceum-Gesellschaft, Vegetationsbedeckung 20%, pH 7, Strassenbord.

115: östlich Fontan, Departement Alpes Maritimes, etwa 16 km südlich Col de Tende, 430 m, W, 30°. S. candicans mit Merkmalen von S. vestita, 29.6.1968. Trockener Rasen mit Juniperus communis, Teucrium chamaedrys, Vegetationsbedeckung 50%, gelegentlich etwas von Ziegen beweidet, pH 7.5, Boden kalkhaltig, steinig.

116: Mt. Ste. Marie, Departement Alpes Maritimes, etwa 10 km westsüdwestlich Col de Tende, 2520 m, SSE, 35°. S. vestita,

26.6.1968. Festuca paniculata-Rasen, Vegetationsbedeckung 70%, wohl gelegentlich beweidet, pH 5, Hangvorsprung 30 m unter Grat.

117: La Minière-de-Vallaure, Departement Alpes Maritimes, etwa 10 km südsüdwestlich Col de Tende, 1430 m, E, 45°. S. vestita, 19.7.1967. Gestörte Strassenbordvegetation, trocken, sehr locker, pH 5, Boden felsig-steinig.

118: St. Dalmas-de-Tende, Departement Alpes Maritimes, etwa 10 km südlich Col de Tende, 730 m, ESE, 45°. S. vestita mit Merkmalen von S. candicans, 20.7.1967. Trockenrasen mit Sedum album, Teucrium chamaedrys, Vegetationsbedeckung 40%, kaum bewirtschaftet, pH 7, Boden kalkhaltig, steinig, Terassenbord.

119: nördlich Tende, Departement Alpes Maritimes, etwa 7 km südlich Col de Tende, 1240 m, S, 30°. S. vestita, 25.6.1968. Rasen mit Sesleria coerulea, Juniperus communis, Vegetationsbedeckung 30%, pH 7, Kalkgeröll, felsiger Hang.

120: Valle di Rio Freddo, Departement Alpes Maritimes, etwa 6 km südsüdöstlich Col de Tende, 1100 m, NW, 30°. S. vestita mit Merkmalen von S. candicans, 28.6.1968. Rasen mit Sesleria coerulea, Saxifraga lingulata, Teucrium chamaedrys, Vegetationsbedeckung 50%, kaum bewirtschaftet, Boden mit kalkhaltigem Schiefer.

121: M. Becco Rosso, Departement Alpes Maritimes, etwa 2 km südsüdwestlich Col de Tende, 2080 m, S, 15°. S. vestita, 18.7.1967. Rasen mit Onobrychis montana, Globularia cordifolia, Leontopodium alpinum, Aster alpinus, Vegetationsbedeckung 50%, kaum bewirtschaftet, pH 7.5, Boden kalkhaltig, steinig.

122: Col de Tende, Departement Alpes Maritimes, etwa 55 km nordöstlich Nice, 1850 m, WSW, 30°. S. vestita, 17.7.1967. Sesleria coerulea-Rasen, Vegetationsbedeckung 70%, kaum bewirtschaftet, pH 7.5, Boden kalkhaltig, felsig.

123: südöstlich Col du Pt. Mt. Cenis, Departement Savoie, etwa 7 km südsüdwestlich Col du Mont Cenis, 2260 m, S, 45°. S. vestita, 29.6.1966. Felsenrasen, Gneis.

124: nordwestlich Col du Pt. Mt. Cenis, Departement Savoie, etwa 6 km südwestlich Col du Mont Cenis, 2300 m, S, 30°. S. vestita, 29.6.1966, E. LANDOLT. Seslerion variae, trocken, Quarzit - Schutthalde.

125: östlich Col de Sollières, Departement Savoie, etwa 3-4 km südwestlich Col du Mont Cenis, 2580 m, SE, 30°. S. lucida, 30.6.1966, E. LANDOLT, F. GROSSMANN. Caricion ferrugineae, kalkhaltiger Schiefer.

126: oberhalb Lac du Mont Cenis, Departement Savoie, etwa 2 km südlich Col du Mont Cenis, 2040 m, E, 30°. S. lucida mit Merkmalen von S. vestita, 30.6.1966, E. LANDOLT, F. GROSSMANN. Festuca paniculata-Rasen.

127: nordwestlich Lanslevillard, Departement Savoie, etwa 4 km nördlich Col du Mont Cenis, 1470 m, SE, 30°. S. vestita mit Merkmalen von S. gramuntia, 1.7.1966, E. LANDOLT, F. GROSSMANN. Festucion vallesiacae.

128: Rouffach, Departement Haut-Rhin, etwa 14 km südlich Colmar, 310 m, E, 40°. S. columbaria, 4.10.1967. Mesobromion, kaum bewirtschaftet, pH 7.5, buschiger Hang.

Italien

129: nördlich Limone, Provinz Cuneo, etwa 18 km südlich Cuneo, 910 m, SW, 45°. Uebergangsform, etwa zwischen S. portae und S. gramuntia, 30.6.1968. Trockenrasen mit Helictotrichon pratense, Vegetationsbedeckung 70-80%, Kalkfelsen und -Schutt, Strassenanschnitt.

130: Arête des Econduits, Region Valle d'Aosta, 572.490/81.360, 2560 m, SSW, 40°. S. lucida, 22.8.1968. Seslerion variae, Vegetationsbedeckung 60-70%, kaum bewirtschaftet, Boden mit kalkhaltigem Schiefer, am Anfang einer Runse nahe Grat.

131: Arête des Econduits, Region Valle d'Aosta, 572.830/81.070, 2650 m, SSW, 45°. S. lucida, 22.8.1968. Seslerion variae, kaum bewirtschaftet, am Anfang einer kleinen Runse unter Grat, relativ geschützt.

132: westlich Portofino, Provinz Genova, etwa 5 km südsüdwestlich Rapallo, etwa 50 m, eben. S. uniseta, 25.10.1967, A. GIGON. Waldsaum-Unkraut-Gesellschaft, Feinerdeboden.

133: Semaforo, Provinz Genova, am M. di Portofino oberhalb der Pta. Chiappa, aber unterhalb S. Vecchio, 250 m, NW, ? . S. uniseta, 26.10.1967, A. GIGON. Quercion ilicis, relativ saure Ausbildung, in kleiner feuchter Mulde mit Sesleria coerulea, Feinerdeboden.

134: Rapallo, Provinz Genova, etwa 15 - 20 km landeinwärts, Passo oberhalb Rapallo, etwa 400 m, Exposition unbekannt. S. uniseta, 24.10.1967, A. GIGON. Wegrandvegetation, beweidet, Feinerdeboden, schattiges Strassenbord.

135: Roccastrada, Provinz Grosseto, etwa 36 km südsüdwestlich Siena, 400 m, Exposition unbekannt. S. uniseta, 16.8.1966, E. LANDOLT. Wegböschung und Trockenrasen.

136: M. Spedone, Provinz Bergamo, 757.150/75.190, 940 m, S, 30°. S. portae, 18.6.1967. Felsiger Rasen.

137: nördlich Resegone di Lecco, Provinz Como, 757.400/82.160, 1430 m, NW, 30°. S. dubia, 26.6.1969, E. LANDOLT. Lichter Buchenwald, an Weg.

138: nördlich M. Bronzone, Provinz Bergamo, etwa 8 km nordwestlich Iseo, 1050 m, SSE, 20°. S. portae mit Merkmalen von S. gramuntia, 20.6.1967. Rasen beweidet, pH 6.

139: östlich Predore, Provinz Bergamo, etwa 3 km nordnordwestlich Iseo, 190 m, SE, 20°. S. gramuntia, 21.6.1967. Wohl Xerobromion, Vegetationsbedeckung 25%, pH 7.5, Boden kalkhaltig, Schutthang unter Felswand.

140: östlich Vigolo, Provinz Bergamo, etwa 6 km nördlich Iseo, 500 m, S, 25°. S. gramuntia, 20.6.1967. Lockere Strassenrandvegetation mit Chrysopogon gryllus, pH 7.

141: nordöstlich Bratto, Provinz Bergamo, etwa 10 km ostnordöstlich Clusone, 1140 m, SSE, 35°. S. portae, 22.6.1967. Seslerio-Mesobromion, Vegetationsbedeckung 50%, wohl gemäht, pH 7, Boden kalkhaltig, steinig-felsig, Strassenbord.

142: südlich Pizzo di Presolana, Provinz Bergamo, etwa 11 km nordöstlich Clusone, 1560 m, SSE, 30°. S. dubia, 19.6.1967. Seslerio-Mesobromion im Uebergang zu Seslerion variae, gelegentlich beweidet, pH 6, Boden nicht kalkhaltig.

143: südlich Pizzo di Presolana, Provinz Bergamo, etwa 11 km nordöstlich Clusone, 1900 m, SSE, 40°. S. dubia, 19.6.1967. Seslerion variae, kaum bewirtschaftet, pH 7.

144: südlich Passo di Vivione, Provinz Bergamo, etwa 11 km nordwestlich Breno, 1720 m, SE, 20°. S. dubia, 22.6.1967. Festuca paniculata-Rasen, pH 6, Boden nicht kalkhaltig.

145: Ausgang der Valle di Lorina, Provinz Trento, etwa 3 km ostsüdöstlich Storo, 600 m, eben. S. portae, 24.6.1967. Strassenrandvegetation.

146: nordöstlich Corteno, Provinz Brescia, 817.040/116.940, 920 m, S, 45°. S. gramuntia, 25.6.1967. E. LANDOLT, F. GROSSMANN. Trockenrasen, kaum bewirtschaftet, pH 7.5, Boden kalkhaltig, Strassenbord.

Oesterreich

147: östlich St. Michael, Bundesland Salzburg, etwa 17 km südsüdöstlich Radstätter Tauernpass, 1100 m, S, 50°. S. columbaria, 13.7.1969, M. HAUSER. Mesobromion, beweidet, stark zertreten, wechselfeucht.

BRD

148: westlich Vogtsburg (Kaiserstuhl), Bundesland Baden-Württemberg, etwa 17 km nordwestlich Freiburg im Breisgau, 420 m, NW, 20°. S. columbaria, 5.10.1967, A. GIGON, F. GROSSMANN. Mesobromion, Vegetationsbedeckung 100%, gemäht, pH 7.5 .

149: Küssaburg, Bundesland Baden-Württemberg, 668.800/272.760, 630 m, Exposition unbekannt. S. columbaria, 2.10.1967, E. LANDOLT. Bei Ruine.

150: nördlich Altenburg, Bundesland Baden-Württemberg, 687.110/280.270, 420 m, ESE, 35°. S. ochroleuca, 6.9.1967.

Mesobromion, Vegetationsbedeckung 70-90%, kaum bewirtschaftet, pH 6, Boden nicht kalkhaltig, Bord von Bahneinschnitt.

151: nördlich Altenburg, Bundesland Baden-Württemberg, 687.130/280.450, 420 m, E, 30°. S. columbaria, 6.9.1967. Mesobromion, Vegetationsbedeckung 90%, kaum bewirtschaftet, pH 7, Boden kalkhaltig, Bord.

152: östlich Hohentwiel, Bundesland Baden-Württemberg, 703.800/291.520, 480 m, SE, 20°. S. columbaria, 28.6.1968, E. LANDOLT. Xerobromion.

153: Heufurth, Bundesland Bayern, Region Grabfeld, etwa 30 km nördlich Schweinfurt, etwa 400 m, S, 40°. S. columbaria, 29.6.1968, E. LANDOLT. Lichter, wahrscheinlich aufgeforsteter Föhrenwald mit Pulsatilla vulgaris, Primula columnae, Carlina acaulis, Kalkhügel.

DDR

154: Kohnstein (bei Seega) Bezirk Halle, etwa 25 km südöstlich Nordhausen, etwa 200 m, S, 40°. S. columbaria, 5.7.1968, E. LANDOLT. Cirsio-Brachypodion, Muschelkalk.

155: Köllme, Bezirk Halle, etwa 10 km westlich Halle, etwa 100 m, Exposition unbekannt. S. ochroleuca, 3.7.1968, E. LANDOLT. Festucion vallesiacae, Boden feinerdereich, Muschelkalkhänge.

Grossbritannien

156: Monksdale, Grafschaft Derbyshire, westlich Sheffield, 30 m, SSW, 10°. S. columbaria, 17.9.1967, I.H. RORISON. Wiese, auf Kalk.

157: Lindrick, Grafschaft Yorkshire, östlich Sheffield, 40 m, eben. S. columbaria, 9.10.1963, I.H. RORISON. Wiese, auf Dolomit.

Dänemark

158: nördlich Marielyst, Amt Maribo, Ostküste der Insel Falster, 0 m, eben. S. columbaria, 11.8.1965, E. LANDOLT. Strandwiese, sandig, auf kalkhaltigem Untergrund.

Schweden

159: Sjöstorp, Verwaltungsgebiet Malmöhus, etwa 10 km östlich Lund, 60 m, E, 30°. S. columbaria, 5.5.1968, F. KLÖTZLI. Helictotrichon pratense-Trockenrasen, Vegetationsbedeckung 90%, gemäht, pH 5.

160: Vittemölla, Verwaltungsgebiet Kristianstad, bei Kivik, Ost-Schonen, 20 m, E, 5°. S. columbaria, 3.5.1968, F. KLÖTZLI. Koeleria-Trockenrasen, Vegetationsbedeckung 15%, beweidet, pH 6-7.

161: Sandby, Verwaltungsgebiet Kalmar, Nord-Öland, 10 m, eben. S. columbaria, 29.5.1968, F. KLÖTZLI. Koeleria glauca-Trockenrasen, Sandsteppe, Vegetationsbedeckung 35%, beweidet, pH 7.

Fundorte von S. canescens s.l. (Kreuzungsexperimente)

162: Forêt de Rotlaiblen, Departement Haut-Rhin, Frankreich, etwa 18 km nordnordöstlich Mulhouse, etwa 200 m, eben. S. canescens, 14.10.1967, A. GIGON, F. GROSSMANN. Quercion pubescenti-petraeae, pH 6, neben Waldstrasse.

163: westlich Vogtsburg (Kaiserstuhl), Bundesland Baden-Württemberg, BRD, etwa 17 km nordwestlich Freiburg im Breisgau, 380 m, SSE, 30°. S. canescens, 5.10.1967, A. GIGON, F. GROSSMANN. Xerobromion, Vegetationsbedeckung 80%, kaum bewirtschaftet, pH 7.5 .

164: südwestlich Neuhausen (Hegau), Bundesland Baden-Württemberg, BRD, 699.130/299.060, 500 m, SE, 5°. S. canescens, 7.9.1966. Mesobromion, in lichtem Föhrenwald, Vegetationsbedeckung 50%, Boden kalkhaltig, auf Hügel.

165: westlich Neuhausen (Hegau), Bundesland Baden-Württemberg, BRD, 699.470/299.470, 500 m, NNW, 5°. S. canescens, 7.9.1966. Mesobromion, Vegetationsbedeckung 90%, gelegentlich gemäht, pH 7, Boden kalkhaltig, auf Hügel.

166: Valle di Lorina, Provinz Trento, Italien, etwa 4 km südöstlich Storo, 820 m, N, 80°. S. vestina, 24.6.1967. Felsspalten-

vegetation mit Erica carnea, Rhododendron hirsutum, Horminum pyrenaicum, feuchte, bis fast senkrechte Kalk-Felswand.

167: Ausgang der Valle di Lorina, Provinz Trento, Italien, etwa 3 km ostsüdöstlich Storo, 610 m, S, 70°. S. vestina, 24.6.1967. Felsspaltenvegetation mit Erica carnea, kalkhaltiger Felsen, etwa 3 m über Fluss.

4. Herbarien

Um die Verbreitung bei zwei morphologischen Merkmalen abzuklären (siehe Kapitel III. H. 1.), wurden die Herbarbogen von S. columbaria s.l. folgender Sammlungen durchgesehen:

- Genève: Conservatoire et Jardin Botanique (G)
- Zürich: Botanischer Garten und Institut für Systematische Botanik der Universität Zürich (Z)
- Zürich: Institut für Spezielle Botanik der Eidgenössischen Technischen Hochschule (ZT)
- Zürich: Geobotanisches Institut der ETH, Stiftung Rübel (RUEB)
- Grenoble: Institut de Botanique et de Biologie Végétale de la Faculté des Sciences (GR)
- Firenze: Herbarium Universitatis Florentinae, Istituto Botanico (FI)
- Torino: Istituto Botanico della Università (TO)

Herbarmaterial aus den vorliegenden Untersuchungen ist am Institut für Spezielle Botanik der Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich deponiert.

B. UNTERSUCHTE MERKMALE

1. Wahl der Merkmale

Gesucht wurden Merkmale, die genetisch bedingte Unterschiede zwischen verschiedenen kultivierten Populationen erkennen lassen. Das Prüfen der Merkmale erfolgte (meist durch Messungen, manchmal aber nur beobachtend) an einigen Vergleichspopulationen, immer auch an Vertretern von S. lucidá und S. gramuntia. Dabei wurden die folgenden Grundsätze beachtet:

- Die Messungen sollen an allen Populationen ohne Schädigung der Pflanzen mit relativ geringem Aufwand und weitgehend ohne Laboruntersuchungen durchführbar sein.
- Zwischen den Populationen sollen deutliche Unterschiede auftreten.
- Die Ergebnisse sollen reproduzierbar sein: Die Unterschiede zwischen zwei möglichen Messungen an derselben Pflanze in Kultur (in verschiedenen Jahren, unter etwas abweichenden Umweltbedingungen oder an verschiedenen Trieben) sollen klein sein, verglichen mit den zwischen den Populationen vorkommenden Unterschieden.
- Bei deutlich korrelierten und verwandten Merkmalen soll nur dasjenige gewählt werden, das den obigen Grundsätzen am besten genügt.

2. Geprüfte Merkmale

a. Grösse der Pflanzen

Als Merkmale zur Charakterisierung der Höhe der Pflanzen wurden geprüft: die Gesamthöhe, die Längen von Stengel, Blütenkopfstiel und oberstem Internodium des grössten Haupttriebes, die Zahl der Blattpaare und das Verhältnis Blütenkopfstiel-Länge zu Stengel-

Länge. Diese Merkmale waren mehr oder weniger miteinander korreliert. Die deutlichsten Unterschiede zwischen den verschiedenen kultivierten Populationen zeigten Höhe der Pflanzen und Stengel-Länge (siehe Merkmale (e), (f), S. 39).

Verzweigungsmerkmale: Die grösste Verzweigungsordnung liess zur Zeit der Messung anderer Merkmale keine grossen Unterschiede erkennen. Erst gegen Ende der Vegetationsperiode konnten Populationen mit starker Verzweigung von solchen mit geringer Verzweigung unterschieden werden (Merkmal (i), S. 40).
Die Merkmale Zahl der Verzweigungen erster Ordnung, Winkel den diese zur Hauptachse bilden und Vorkommen gegenständiger Verzweigungen zeigten wenig deutliche Unterschiede und waren auch stark von Umweltbedingungen abhängig.

Die Ausbildung der Wurzeln konnte aus praktischen Gründen bei den kultivierten Pflanzen nicht systematisch überprüft werden. Proben zeigten, dass kaum deutliche Unterschiede zu erkennen sind, da die Form der Wurzeln sehr stark von Umweltbedingungen und vom Alter der Pflanze abhängt.

b. Behaarung

Gemessen wurden Dichte und Länge der Haare auf der Unter- und Oberseite von Rosettenblättern, auf der Unterseite ihres Blattstieles und auf den Blattscheiden beim untersten und obersten Stengelblattpaar, und vergleichsweise beobachtet wurde die Behaarung an Stengel und Blütenkopfstiel, an Stengelblättern und Hüllblättern. Die deutlichsten und sichersten Unterschiede ergaben sich bei der Dichte der Behaarung auf der Unterseite von Rosettenblättern (Merkmal (d), S. 39). Die übrigen gemessenen Behaarungs-Dichten zeigten ähnliche, aber etwas undeutlichere, zum Teil mehr zufallsbedingte, Unterschiede (die geringsten auf den Blattscheiden beim obersten Stengelblattpaar). Die Längen der Haare waren mit der Dichte korreliert, aber stärker umweltabhängig.
Die Behaarung an Blütenkopfstiel, Stengel- und Hüllblättern liess nur geringe Unterschiede erkennen, während die Behaarung am

Stengel grössere, aber unregelmässige Unterschiede zeigte.

c. Blatt-Teilung

Geprüft wurden die Längen-Breiten-Verhältnisse bei Seiten- und Endabschnitten des obersten Stengelblattpaares eines Haupttriebes und bei Seitenabschnitten des am stärksten geteilten Blattpaares, die Blatt-Teilungsordnung, die Art der Teilung beim untersten Stengelblattpaar und das Verhältnis der Gesamtlänge zur Länge des Endabschnittes beim obersten Rosettenblattpaar. Alle Längen-Breiten-Verhältnisse und die Blatt-Teilungsordnung waren deutlich miteinander korreliert. Die grössten und sichersten Unterschiede zeigten sich beim Längen-Breiten-Verhältnis der Seitenabschnitte beim obersten Stengelblattpaar (Merkmal (c), S. 38). Die geringsten Unterschiede ergaben sich bei den am untersten Stengelblattpaar und am obersten Rosettenblattpaar geprüften Merkmalen.

d. Blüten- und Fruchtköpfchen

Hüllblatt-Länge, -Breite und -Stellung zeigten nur geringe Unterschiede und waren stark von Umweltbedingungen abhängig. Länge, Form und Behaarung der Spreublätter waren sehr veränderlich und liessen kaum Unterschiede erkennen. Die Form der Fruchtköpfchen war meist uneinheitlich, nur vereinzelte Populationen hatten mehrheitlich deutlich längliche Fruchtköpfchen. Der Blütenkopfdurchmesser an primären Trieben war sehr stark von Umweltbedingungen abhängig, ebenso die damit mehr oder weniger korrelierten Randblütenmerkmale: Gesamt-Länge, Länge der Kronröhre, Länge und Breite des untersten Kronzipfels. Auch das Verhältnis der Hüllblatt-Länge zur Randblüten-Länge erwies sich als sehr stark umweltabhängig und zeigte kaum sichere Unterschiede. Bei den Griffeln und Staubblättern liess eine kurze Uebersicht kaum Unterschiede erwarten. Weibliche Blüten (bei denen die Staubblätter

nur noch verkümmert oder kaum mehr erkennbar sind) kamen bei vielen Populationen vereinzelt vor, etwas häufiger bei solchen von S. lucida. Das Auftreten war aber stark von Umweltbedingungen beeinflusst und konnte an derselben Pflanze örtlich und zeitlich wechseln. Bei der Blütenfarbe liessen sich (abgesehen von S. ochroleuca mit gelben Blüten) eindeutig Populationen mit rötlichen Blüten von den übrigen unterscheiden (Merkmal (h), S. 40).

An den Früchten wurden, neben Länge und Breite der Kelchborsten (Merkmale (a), (b), S. 37-38), auch Länge und Durchmesser der Frucht und die Länge des Aussenkelchsaumes gemessen. Bei der Länge der Frucht und des Aussenkelchsaumes ergaben sich ähnliche, aber etwas geringere Unterschiede wie bei der Kelchborsten-Länge, während der Frucht-Durchmesser sich stark von Umweltbedingungen beeinflusst zeigte und kaum Unterschiede erkennen liess. Das Auftreten eines Kiels auf der Innenseite am Grunde der Kelchborsten war bei allen Populationen mit relativ grosser Kelchborsten-Breite zu beobachten. Die Kelchborsten-Farbe war sehr veränderlich; deutliche Abweichungen (bräunliche Farbe) zeigten sich nur bei vereinzelten Populationen. Die Zahl der Nerven des Aussenkelchsaumes wie die Zahl der Früchte eines Köpfchens liessen kaum Unterschiede erkennen. Das Merkmal Kelchborsten-Länge zu Aussenkelchsaum-Länge, das in Floren häufig im Bestimmungsschlüssel zur Trennung von S. gramuntia von S. columbaria und S. lucida verwendet wird (zum Beispiel bei BINZ und BECHERER 1970), ist mit der Kelchborsten-Länge korreliert, zeigt aber geringere Unterschiede: So ergab sich für die Population 37 (S. gramuntia; Fundorte siehe S. 12-31) bei der Kelchborsten-Länge ein Mittelwert von 2.33 mm, beim Verhältnis ein solcher von 2.74; die Standardabweichung betrug bei beiden Merkmalen zwischen 17 und 18% des Mittelwertes. Die Population 103 (S. lucida) wies bei der Kelchborsten-Länge einen Mittelwert von 5.26 mm, beim Verhältnis einen solchen von 4.19 auf; die Standardabweichung betrug in beiden Fällen etwas mehr als 13% des Mittelwertes. Das heisst, bei S. lucida war die Kelchborsten-Länge um den Faktor 2.26, das Verhältnis Kelchborsten-Länge zu Aussenkelchsaum-Länge nur um den Faktor 1.53 grösser als bei S. gramuntia.

e. Chromosomenzahl

Die Chromosomenzahl wurde an einzelnen Pflanzen verschiedener Arten überprüft (Quetschpräparate von Wurzelspitzen und Blattachselknospen, mit Carnoy-Fixativ und Orcein-Essigsäure behandelt). Dabei wurde in Uebereinstimmung mit der Literatur (zum Beispiel LöVE und LöVE 1961 mit einer Zusammenstellung über S. ochroleuca, S. columbaria, S. gramuntia und S. lucida aus Mittel- und Nordwest-Europa oder FREY 1969 mit Angaben über S. ochroleuca, S. columbaria und S. lucida aus Ost-Europa) immer der Wert 2n = 16 gefunden (bei S. lucida aus dem Wallis [Fundort 5], S. columbaria aus der Nordschweiz [74], der Westschweiz [46 und 48], Grossbritannien [157] und Schweden [161], S. gramuntia aus dem Wallis [37] und S. ochroleuca aus der BRD, Grenzgebiet zur Nordschweiz [150]).

f. Entwicklung

Am einfachsten bestimmbar war der Blühbeginn (Merkmal (g), S. 40).

Der Keimungsverlauf wurde in einigen Versuchen mit S. lucida, S. columbaria, S. gramuntia, S. vestita und S. ochroleuca verfolgt. Es war nicht möglich, Unterschiede in Keimfähigkeit oder -geschwindigkeit zwischen den Arten festzustellen, da zuwenig einheitliches Samenmaterial zur Verfügung stand. Bei allen geprüften Arten (S. lucida, S. columbaria und S. gramuntia) zeigte sich aber am Licht eine viel bessere Keimfähigkeit als im Dunkeln, wie das auch KINZEL (1920) bei S. columbaria festgestellt hatte.

Das Absterben der Pflanzen war von vielen Zufälligkeiten beeinflusst und konnte nur zum Teil verfolgt werden. Allgemein lässt sich sagen, dass Pflanzen von S. gramuntia, S. candicans, S. ochroleuca, zum Teil von S. portae und S. vestita oft nach der ersten Vegetationsperiode, in der sie sich voll entwickelt hatten, abstarben. Pflanzen von S. lucida, S. columbaria, S. dubia, zum Teil auch von S. vestita und S. portae überlebten dagegen oft viele Jahre (mehr als die maximale Beobachtungszeit von 5 Jahren).

3. Messung und Auswertung

Die Messung der im folgenden Kapitel definierten Merkmale erfolgte an gut entwickelten (in der Regel im Vorjahr verpflanzten oder ausgesäten) Pflanzen nach dem Hauptwachstum (spätes Frühjahr und Sommer). Bei 7 Merkmalen wurden quantitative Messungen durchgeführt, bei 2 weiteren qualitative Beobachtungen gemacht.

Für die Auswertung wurden alle Messergebnisse in Klassen zusammengefasst, um statistisch zufällige Unterschiede zwischen den Populationen weitgehend auszuschalten. Die K l a s s e n - e i n t e i l u n g erfolgte nach statistischen Untersuchungen an etwa 60 kultivierten Populationen mit je mindestens 6 Einzelwerten. Die Klassenbreite wurde in der Regel so gewählt, dass bei einer Population mit 6 Einzelwerten die zufällig zu erwartende Abweichung des errechneten vom "wahren" Mittelwert mit etwa 95% Wahrscheinlichkeit kleiner als eine Klassenbreite ist. Die zufälligen Abweichungen der Einzelwerte sind dann, sofern sie aus einer Population mit durchschnittlicher Streuung stammen, in 95% der Fälle kleiner als etwa die doppelte Klassenbreite. Bei vielen Merkmalen sind die Einzelwerte erst nach einer Logarithmustransformation angenähert normal verteilt. Deshalb wurde dann die Klasseneinteilung nach einem logarithmischen Massstab durchgeführt. Die Richtung der Klasseneinteilung wurde so bestimmt, dass bei jedem Merkmal die extremsten Formen von S. gramuntia oder S. candicans zur ersten Klasse gehören.

4. Definition der verwendeten Merkmale

a. Kelchborsten-Länge

Länge der grössten Kelchborste (vergleiche Fig. 17, S. 114) an einer gut ausgebildeten Frucht nahe der Mitte eines primären, eventuell sekundären Köpfchens. Messung in 0.1 mm.

Klasse 1:	9.0 - 11.1	1/10 mm
2:	11.1 - 13.7	
3:	13.7 - 16.9	
4:	16.9 - 20.9	
5:	20.9 - 25.8	
6:	25.8 - 31.8	
7:	31.8 - 39.2	
8:	39.2 - 48.4	
9:	48.4 - 59.7	
10:	59.7 - 73.7	

b. Kelchborsten-Breite

Breite am Grunde der breitesten Kelchborste (vergleiche Fig. 17, S. 114) an der Frucht, bei welcher die Kelchborsten-Länge bestimmt wurde. Messung in Klassen der Breite von 0.05 mm.

Klasse 1:	0.05 - 0.10	mm
2:	0.10 - 0.15	
3:	0.15 - 0.20	
4:	0.20 - 0.25	
5:	0.25 - 0.30	

c. Relative Blattabschnitt-Länge

Längen-Breiten-Verhältnis des grössten primären Seitenabschnittes beim obersten Stengelblattpaar eines gut entwickelten Haupttriebes. Messung der Länge in mm, der Breite in 0.1 mm.

Klasse 1:	30.0 - 21.8
2:	21.8 - 15.8
3:	15.8 - 11.5
4:	11.5 - 8.3
5:	8.3 - 6.0
6:	6.0 - 4.4
7:	4.4 - 3.2

d. Behaarungs-Dichte

Zahl der Haare pro mm^2 auf der Blattunterseite bei einem der obersten Rosettenblattpaare unten am Stengel (Ansatzstelle weniger als 1 cm über Boden). Direkte Bestimmung der Dichte-Klassen auf einem mm^2 zwischen den Nerven im mittleren Bereich des Blattes.

Klasse 1:	64 - 32	Haare/mm^2
2:	32 - 16	
3:	16 - 8	
4:	8 - 4	
5:	4 - 2	
6:	2 - 1	
7:	0	

e. Höhe

Grösste Höhe der aufgerichteten, gestreckten Pflanze zur Zeit da primäre Fruchtköpfchen nahezu reif sind. Messung in cm.

Klasse 1:	181.3 - 131.6	cm
2:	131.6 - 95.6	
3:	95.6 - 69.4	
4:	69.4 - 50.4	
5:	50.4 - 36.6	
6:	36.6 - 26.6	
7:	26.6 - 19.3	
8:	19.3 - 14.0	

f. Stengel-Länge

Länge des Stengels vom Boden bis zur Ansatzstelle des obersten Blattpaares beim grössten Haupttrieb. Messung in cm.

Klasse 1:	90.0 - 39.3	cm
2:	39.3 - 17.1	
3:	17.1 - 7.5	
4:	7.5 - 3.3	
5:	3.3 - 1.4	
6:	1.4 - 0.6	

g. Blühbeginn

Datum an welchem bei mindestens der Hälfte der Pflanzen einer Population sich erstmals wenigstens eine Blüte öffnet. Klassenbreite ohne statistische Prüfung bestimmt.

Für 1966:	Klasse 1:	18. Juli - 9. Juli
	2:	8. Juli - 29. Juni
	3:	28. Juni - 19. Juni
	4:	18. Juni - 9. Juni
	5:	8. Juni - 30. Mai
	6:	29. Mai - 20. Mai
	7:	19. Mai - 10. Mai
	8:	9. Mai - 30. April

Wegen unterschiedlicher Witterungs- und Umgebungsbedingungen ergab sich in den folgenden Jahren eine mehr oder weniger grosse allgemeine Verspätung in den Aufblühdaten. In der Klasseneinteilung wurde mit folgenden Korrekturen gerechnet:

1967:	8	Tage Verspätung
1968:	6	
1969:	14	
1970:	16	

h. Blütenfarbe

Unterscheidung zwischen Populationen mit rötlichen Blüten und solchen mit normal gefärbten, violettblauen bis lilafarbenen, Blüten.

+ : vorwiegend rötliche Blüten

0 : vorwiegend normal gefärbte Blüten

i. Verzweigungsordnung

Unterscheidung zwischen Populationen mit unter günstigen Kulturbedingungen schwach, bis höchstens 4. Ordnung, verzweigten Pflanzen und solchen mit normal stark, das heisst bis mindestens 5. Ordnung, verzweigten Pflanzen.

+ : vorwiegend bis höchstens 4. Ordnung verzweigt

0 : vorwiegend normal verzweigt

5. Messungen an Herbarmaterial

Der Vergleich von Messungen an kultivierten Pflanzen mit solchen an Herbarmaterial von natürlichen Fundstellen ist erschwert, da alle Merkmale durch verschiedene Umweltfaktoren mehr oder weniger beeinflusst werden. Um Anhaltspunkte über den Umwelteinfluss zu erhalten, wurden Messungen an kultivierten Einzelpflanzen mit Messungen an im Vorjahr am natürlichen Wuchsort gepressten Trieben derselben Pflanzen verglichen. Die durchschnittlichen Unterschiede und deren Standardabweichungen bei 6 Merkmalen sind für S. lucida, S. columbaria und S. portae in Tabelle 1 zusammengestellt. Die Unterschiede, die durch das Pressen und Trocknen allein entstanden wären, sind in der Tabelle nicht mehr enthalten. Sie sind nur bei der Relativen Blattabschnitt-Länge wesentlich; sie wurden dort ausgeglichen durch Multiplikation der Verhältniszahlen der gepressten Pflanzen mit dem Faktor 0.85 (Durchschnittswert aus 20 Vergleichsmessungen).

Bei der Kelchborsten-Breite und der Relativen Blattabschnitt-Länge ergaben sich nur zufällige Unterschiede zwischen Kultur- und Feldbedingungen. Bei der Kelchborsten-Länge fielen die Klassenwerte unter Kulturbedingungen etwas höher aus, wobei die Abweichungen zwischen den Arten nur zufällig waren. Bei der Behaarungs-Dichte zeigten sich bei S. lucida keine Unterschiede, da alle Pflanzen unter beiden Bedingungen kahle Blätter hatten. Bei S. columbaria und S. portae war dagegen die Behaarungs-Dichte unter Kulturbedingungen deutlich geringer (der Klassenwert höher) als unter Feldbedingungen. Die Höhe aller Arten war unter Kulturbedingungen grösser (niedrigere Klassenwerte), wobei der Unterschied bei S. portae mit mehr als 99% Wahrscheinlichkeit (t-Test) grösser war als bei S. lucida und S. columbaria. Bei der Stengel-Länge wiesen S. lucida und S. columbaria unter Kulturbedingungen geringere Längen (höhere Klassenwerte) auf; bei S. portae war der Unterschied nur klein und sogar umgekehrt. Der Unterschied bei S. portae war mit mehr als 99.9% Wahrscheinlichkeit von jenem bei S. lucida und mit mehr als 95% Wahrscheinlichkeit von jenem bei

Tabelle 1 Vergleich von 6 morphologischen Merkmalen unter Kulturbedingungen und unter natürlichen Feldbedingungen bei denselben Pflanzen von Scabiosa columbaria s.l.

Vergleich Kultur-Feld	Art	K-L	K-B	L/B	H-D	Hö	St
Differenz in Klassen	S. lucida	0.5	0.1	0.1	0	-0.6	1.0
	S. columbaria	1.0	-0.5	-0.1	1.0	-0.8	0.6
	S. portae	0.5	0.1	-0.2	1.6	-1.8	-0.2
Standard-abweichung in Klassen	S. lucida	±0.7	±0.8	±1.2	0	±0.7	±1.0
	S. columbaria	±0.9	±1.3	±0.7	±1.1	±1.0	±1.1
	S. portae	±0.8	±0.5	±0.9	±0.5	±0.7	±0.6
Anzahl untersuchter Pflanzen	S. lucida	14	14	9	7	9	9
	S. columbaria	4	4	8	10	9	8
	S. portae	19	19	16	5	17	17

K - L : Kelchborsten-Länge

K - B : Kelchborsten-Breite

L / B : Relative Blattabschnitt-Länge

H - D : Behaarungs-Dichte

Hö : Höhe

St : Stengel-Länge

S. columbaria verschieden.

Die Messungen an Herbarmaterial von natürlichen Fundstellen wurden entsprechend den Werten in Tabelle 1 folgendermassen korrigiert:

Kelchborsten-Länge: +0.6 Klassen

Kelchborsten-Breite: 0

Relative Blattabschnitt-Länge: 0

Behaarungs-Dichte: +1 Klasse (bei Klasse 7 keine Korrektur; in der korrigierten Klasse 1 wurden Behaarungs-Dichten von über 64 Haaren/mm^2 und alle stark filzig behaarten Pflanzen zusammengefasst)

Nicht verwendet für Messungen an Herbarmaterial von natürlichen Fundstellen wurden die Merkmale Höhe und Stengel-Länge, da sie stark veränderlich und artabhängig sind, durch Bewirtschaftung oder andere Störungen noch stärker beeinflusst werden können als aus Tabelle 1 hervorgeht und da zudem beim Sammeln von Herbarmaterial oft eine Auslese stattfindet.

III. BEZIEHUNGEN ZWISCHEN MORPHOLOGIE UND OEKOLOGIE

In Tabelle 2 sind für alle kultivierten Populationen und für einige Populationen aus dem Gebiet des Wallis, welche nur am Fundort (in höchstens 4 Merkmalen) untersucht wurden, die Klassenwerte der morphologischen Merkmale[3] und Mess- oder Beobachtungswerte einiger ökologischer Faktoren (an den Fundorten) angegeben (Definition der Klassenwerte S. 37-40, Korrekturen bei Messungen am Fundort S. 43, Angaben über die Fundorte S. 12-31).

Oekologische Faktoren: Angegeben sind Höhe über Meer, Exposition und geschätzte Neigung in Grad. Unter "Vegetationsbedeckung" ist der Deckungsgrad mit d= 95-100%, m = 75-95%, l = <75% notiert.

Morphologische Merkmale: Angegeben sind die Klassenwerte für 9 verschiedene Merkmale, sofern mindestens 3 Messungen zur Verfügung standen. Die Zahl der gemessenen Pflanzen ist oft nicht für alle Merkmale gleich. In der Regel ist die kleinste Zahl angegeben. Klammern um einzelne Merkmalswerte bedeuten, dass beim betreffenden Merkmal nur 3-5 Pflanzen gemessen werden konnten.

---

[3] Mit "morphologischen Merkmalen" ("Morphologie") sind hier und im Folgenden alle untersuchten Merkmale gemeint, also auch jene, die keine Form beschreiben (Blühbeginn, Blütenfarbe).

Tabelle 2 Morphologische Merkmale und ökologische Faktoren bei Populationen von Scabiosa columbaria s.l.

Gebiet / Population		Ökologische Faktoren: Höhe über Meer m	Exposition	Neigung Grad	Vegetationsbedeckung	Anzahl Pflanzen	Morphologische Merkmale Klassenwert: K-L	K-B	L/B	H-D	Hö	St	Blü	B-F	Vzw
Schweiz															
Wallis															
1	◆	2760	S	40	m	6	-	-	-	6	-	-	-	-	-
2	*	2080	S	30	1	8	9	4	5	7	5	3	6	0	0
3	◆	2120	S	35	d	3	-	-	-	7	-	-	-	-	-
4	◆	2190	SSE	20	d	5	-	-	-	7	-	-	-	-	-
5		2370	SSE	45	1	23	9	4	5	7	5	4	7	0	0
6	◆	1980	ESE	40	1	6	-	-	-	7	-	-	-	-	-
7		1850	ENE	45	m	17	9	4	5	7	5	5	6	0	0
8		1740	W	10	-	8	9	4	5	7	5	4	7	0	0
9		1700	ESE	25	-	21	9	4	5	5	5	3	7	0	0
10	*	1700	W	15	-	3	10	4	5	6	5	4	6	0	0
11	◆	1690	W	40	-	4	-	-	-	6	-	-	-	-	-
12	◆	1680	NNE	45	-	9	-	-	-	7	-	-	-	-	-
13		2620	SW	45	m	7	9	5	5	5	7	5	6	0	+
14		1540	E	40	-	4	9	4	5	7	6	6	6	0	0
15	◆	1340	E	40	m	6	9	4	5	(6)	-	-	-	-	-
16	◆	1350	WSW	40	1	3	7	2	3	-	-	-	-	-	-
17	◆	1290	WSW	20	d	9	9	3	(5)	-	-	-	-	-	-
18	◆	1290	WSW	25	d	3	7	1	4	-	-	-	-	-	-
19	◆	1210	SSW	35	1	6	7	2	3	(3)	-	-	-	-	-
20	◆	1200	WNW	40	1	4	7	1	3	3	-	-	-	-	-
21	◆	1200	WNW	40	m	3	7	2	3	-	-	-	-	-	-
22	◆	1230	WNW	20	d	3	8	4	6	4	-	-	-	-	-
23		1570	SE	40	1	7	7	2	3	3	4	3	4	0	0
24	◆	1260	SE	40	1	10	6	1	3	(3)	-	-	-	-	-

Erklärungen am Schluss der Tabelle

Gebiet / Population		Ökologische Faktoren: Höhe über Meer m	Exposition	Neigung Grad	Vegetationsbedeckung	Anzahl Pflanzen	Morphologische Merkmale, Klassenwert: K-L	K-B	L/B	H-D	Hö	St	Blü	B-F	Vzw
25	*	1220	SE	5	-	8	7	1	3	4	4	4	4	0	0
26	◆	1250	SW	35	l	9	6	1	2	-	-	-	-	-	-
27	◆	1260	WSW	30	m	6	6	1	2	-	-	-	-	-	-
28	◆	1270	E	10	m	4	6	1	3	-	-	-	-	-	-
29	◆	1270	ENE	10	m	6	-	-	5	4	-	-	-	-	-
30	◆	1330	ENE	5	d	7	9	3	5	(4)	-	-	-	-	-
31		1340	E	25	d	9	8	4	5	4	5	3	7	0	+
32	◆	1500	ESE	50	l	6	6	1	(2)	-	-	-	-	-	-
33	◆	920	N	5	m	5	9	3	5	5	-	-	-	-	-
34		1030	SE	40	l	9	6	1	2	3	1	1	3	0	0
35	◆	840	SE	30	l	10	5	1	3	(3)	-	-	-	-	-
36	◆	760	E	5	d	3	-	-	-	5	-	-	-	-	-
37		500	ESE	45	l	7	5	1	1	3	1	1	2	0	0
38	*	500	NE	35	m	7	5	1	3	4	1	1	2	0	0
39		460	SW	40	-	4	6	2	1	5	2	1	2	0	0
W- und NW-Schweiz															
40	*	430	WSW	35	-	10	8	3	-	4	3	2	6	0	0
41		480	SW	25	-	3	6	2	3	-	2	1	1	0	0
42	*	400	.	0	-	6	8	3	3	5	3	2	5	0	0
43	*	500	SW	35	m	20	7	3	-	-	3	2	-	0	0
44		720	SSE	35	d	6	9	4	4	5	4	3	6	0	0
45		590	WSW	40	d	10	9	4	5	5	3	2	7	0	0
46	*	790	SSW	30	-	11	9	3	-	-	4	3	7	0	+
47		710	SSW	5	-	5	8	2	3	6	3	4	5	0	0
48		500	SE	25	-	7	7	2	1	6	3	2	4	0	0
49		900	W	45	-	3	8	3	5	7	5	4	6	0	+

Erklärungen am Schluss der Tabelle

Gebiet Population	Ökologische Faktoren: Höhe über Meer m	Exposition	Neigung Grad	Vegetationsbedeckung	Anzahl Pflanzen	Morphologische Merkmale Klassenwert: K-L	K-B	L/B	H-D	Hö	St	Blü	B-F	Vzw
S-Schweiz														
50 *	300	S	30	1	8	5	1	2	2	3	2	-	0	0
51	890	ENE	10	-	21	7	2	4	(4)	3	2	5	0	0
52	560	.	0	-	25	6	1	3	(3)	3	3	3	0	0
53	560	.	0	d	7	7	2	3	(4)	3	3	3	0	0
54	680	SE	5	-	7	7	2	4	3	3	2	8	0	+
55 *	340	SE	40	d	8	8	3	4	3	3	2	-	0	-
56	410	SSE	45	-	6	7	2	5	3	5	3	4	0	0
57	460	SSE	45	-	3	8	2	4	3	5	3	4	0	0
58	800	SE	10	-	21	7	2	5	3	2	2	7	0	0
59	800	NNE	30	-	5	8	2	4	4	3	2	6	0	0
60	820	SE	25	1	9	6	1	4	3	4	4	(3)	0	0
61	1300	WSW	35	-	9	8	2	4	3	4	3	4	+	0
62	1510	NW	20	-	5	8	2	4	3	4	3	4	0	0
63	1080	S	35	d	4	7	2	4	4	3	2	6	0	0
64 *	1520	S	15	-	4	8	2	4	4	5	4	4	0	0
65 *	280	S	10	-	10	6	2	4	4	3	1	(5)	0	0
66	400	S	30	-	10	7	2	4	4	4	-	8	-	0
67	360	SW	20	-	3	7	3	4	5	4	2	7	0	0
68	1260	WNW	40	m	8	10	4	4	7	4	4	6	0	0
69	1180	S	25	m	14	6	1	(2)	(4)	3	3	4	0	0
N-Schweiz														
70	720	ESE	20	-	16	7	3	3	6	2	2	4	0	0
71	500	SW	35	m	9	8	3	3	7	4	4	3	0	0
72	530	S	25	-	9	7	3	3	6	3	2	4	0	0
73	850	N	45	1	12	8	4	3	6	3	2	4	0	0
74	560	SSE	30	-	10	6	2	3	7	3	3	4	0	0
75	490	S	15	-	10	7	2	2	6	2	1	3	0	0

Erklärungen am Schluss der Tabelle

Gebiet / Population	Ökologische Faktoren: Höhe über Meer m	Exposition	Neigung Grad	Vegetationsbedeckung	Anzahl Pflanzen	Morphologische Merkmale Klassenwert: K-L	K-B	L/B	H-D	HB	St	BlG	B-F	Vzw
76 *	400	.	0	1	10	6	2	3	6	4	3	4	0	0
77	450	SSW	35	-	10	6	2	2	-	1	1	4	0	0
78	420	SSW	15	-	12	7	3	3	5	2	2	5	0	0
79 *	1200	S	30	-	16	7	3	4	7	5	5	3	0	0
80	810	SSE	20	m	16	7	3	3	7	3	3	4	0	0
N-Alpen														
81	1350	SE	30	-	18	8	3	4	7	3	2	5	0	0
82 *	430	S	35	1	6	8	3	4	5	3	2	3	0	0
83 *	570	SW	40	1	8	8	4	4	5	3	2	3	0	0
84	520	S	30	d	35	8	4	5	6	4	2	8	0	+
85	1210	S	50	1	18	8	3	5	7	2	1	4	0	0
86	1000	SSW	10	-	19	8	3	5	7	3	2	5	0	0
87	1070	SSE	30	m	5	8	3	4	7	5	5	4	0	0
88	1260	SE	35	-	3	8	4	5	7	4	3	7	0	0
89	1560	SSE	35	-	8	8	4	5	7	4	4	7	0	0
90	1940	SSE	45	-	6	9	5	5	7	5	5	7	0	0
91	2250	SE	45	-	8	9	5	5	7	7	5	7	0	+
Graubünden														
92	1890	S	30	-	8	9	4	5	5	5	5	6	0	0
93	1210	SSE	25	-	12	8	4	5	7	5	4	8	0	+
94	900	SE	10	-	6	7	3	4	(5)	3	2	6	0	0
95	2280	SSW	35	-	6	9	5	5	7	6	5	7	0	+
96	610	SSE	35	m	9	6	2	3	5	4	4	3	0	0
97	590	NW	5	-	11	7	3	3	6	4	4	3	0	0
98	2430	SE	25	-	14	9	5	6	7	8	5	7	0	+
99	2040	SSE	30	1	12	8	4	5	7	6	5	6	0	0

Erklärungen am Schluss der Tabelle

Gebiet Population	Ökologische Faktoren: Höhe über Meer m	Exposition	Neigung Grad	Vegetationsbedeckung	Anzahl Pflanzen	Morphologische Merkmale Klassenwert: K-L	K-B	L/B	H-D	HÖ	St	BÜ	B-F	VZW
100	1780	SSE	30	-	13	8	4	5	7	6	5	7	0	0
101	1620	SE	25	-	13	8	4	5	7	6	4	6	0	0
102	2460	S	40	-	15	9	5	5	7	6	5	7	0	0
103	1500	.	0	-	14	9	5	5	7	6	4	7	0	+
104	2100	E	30	1	5	9	5	5	7	5	4	6	0	0
105	1340	ESE	25	-	10	8	3	4	7	4	3	5	0	0
106	670	SE	30	-	12	7	2	3	5	2	2	3	0	0
107	630	E	10	-	4	7	4	5	5	3	2	6	0	0
108	1350	SE	35	-	14	6	1	2	(5)	2	-	4	-	0
Ausland														
Aethiopien														
109 *	3650	SE	5	m	20	9	2	6	6	5	3	-	0	0
Spanien														
110	1190	-	-	-	5	10	1	3	2	2	1	3	0	0
Frankreich														
111	500	.	0	1	6	1	1	(2)	(1)	3	2	2	0	0
112	90	.	0	1	14	2	1	2	2	3	2	2	0	0
113	120	NW	20	1	9	3	1	1	(2)	2	1	1	0	0
114	820	E	40	1	5	2	1	3	1	4	2	2	0	0
115	430	W	30	1	11	5	2	2	1	3	2	1	0	0
116	2520	SSE	35	1	6	10	4	4	2	5	3	6	+	0
117	1430	E	45	1	6	8	3	3	1	4	3	4	+	0
118	730	ESE	45	1	9	6	2	3	1	3	3	3	0	0
119	1240	S	30	1	10	7	2	3	1	4	3	3	+	0
120	1100	NW	30	1	12	6	2	3	1	4	3	3	0	0
121	2080	S	15	1	3	9	4	4	1	6	4	6	+	+

Erklärungen am Schluss der Tabelle

Gebiet Population	Ökologische Faktoren: Höhe über Meer m	Exposition	Neigung Grad	Vegetationsbedeckung	Anzahl Pflanzen	Morphologische Merkmale Klassenwert: K-L	K-B	L/B	H-D	Hö	St	Blü	B-F	Vzw
122	1850	WSW	30	1	4	8	3	4	-	6	6	4	+	0
123	2260	S	45	-	5	7	2	4	1	5	4	6	+	0
124	2300	S	30	-	6	8	2	3	1	6	5	6	+	+
125	2580	SE	30	-	15	8	5	5	7	6	6	8	(+)	0
126	2040	E	30	-	13	8	4	5	4	5	5	6	0	0
127	1470	SE	30	-	13	6	2	(3)	1	4	3	4	+	0
128	310	E	40	-	9	7	2	3	5	3	3	3	0	0
Italien														
129	910	SW	45	1	8	7	2	2	3	4	3	1	0	0
130	2560	SSW	40	1	15	9	4	6	5	7	5	7	0	+
131 ◆	2650	SSW	45	-	5	-	-	-	6	-	-	-	-	-
132	~50	.	0	-	4	7	2	7	-	2	1	3	0	0
133 *	250	NW	-	-	10	6	2	5	4	3	2	2	0	0
134 *	~400	-	-	-	10	7	2	6	4	3	3	2	0	0
135 *	400	-	-	-	7	7	2	2	4	1	1	3	0	0
136	940	S	30	-	7	6	2	3	(4)	2	1	5	0	0
137	1430	NW	30	-	13	8	4	7	4	5	4	4	0	-
138 *	1050	SSE	20	-	8	5	1	4	4	5	4	5	0	0
139	190	SE	20	1	8	4	1	3	3	2	1	4	0	0
140	500	S	25	-	3	4	1	-	-	2	1	2	0	0
141	1140	SSE	35	1	10	6	2	4	4	4	2	7	0	0
142	1560	SSE	30	-	12	9	4	6	3	5	5	6	+	+
143	1900	SSE	40	-	9	10	5	7	3	5	5	5	+	+
144	1720	SE	20	-	11	9	5	6	3	5	4	6	+	0
145 *	600	.	0	-	5	6	2	4	4	4	2	5	0	0
146	920	S	45	-	4	5	1	3	-	2	1	4	0	0
Oesterreich														
147	1100	S	50	-	5	7	3	4	7	5	4	6	0	-

Erklärungen am Schluss der Tabelle

Gebiet / Population	Ökologische Faktoren: Höhe über Meer (m)	Exposition	Neigung (Grad)	Vegetations-bedeckung	Anzahl Pflanzen	Morphologische Merkmale Klassenwert: K-L	K-B	L/B	H-D	Hö	St	Blü	B-F	Vzw
BRD														
148	420	NW	20	d	6	7	3	4	5	4	2	7	0	0
149 *	630	-	-	-	7	8	4	3	6	4	3	3	0	0
150 *	420	ESE	35	m	10	6	1	3	5	3	2	3	-	0
151	420	E	30	m	7	8	3	3	7	3	3	4	0	0
152	480	SE	20	-	4	-	-	3	5	3	2	4	0	0
153	~400	S	40	-	4	8	3	4	6	5	5	4	0	0
DDR														
154	~200	S	40	-	8	6	2	3	6	5	4	3	0	0
155	~100	-	-	-	5	7	1	2	4	3	3	3	-	0
Grossbritannien														
156 *	30	SSW	10	-	10	6	2	4	6	4	3	3	0	0
157 *	40	.	0	-	6	6	2	3	6	4	3	2	0	0
Dänemark														
158	0	.	0	-	18	6	2	2	5	2	2	4	0	0
Schweden														
159	60	E	30	m	6	7	2	3	6	4	3	4	0	0
160	20	E	5	1	3	7	2	4	-	4	-	-	0	0
161	10	.	0	1	3	7	2	3	5	3	2	3	0	0

Morphologische Merkmale: K-L: Kelchborsten-Länge K-B: Kelchborsten-Breite L/B: Relative Blattabschnitt-Länge H-D: Behaarungs-Dichte Hö: Höhe St: Stengel-Länge Blü: Blühbeginn B-F: Blütenfarbe Vzw: Verzweigungsordnung ( ): Nur 3-5 gemessene Pflanzen

Klasseneinteilung bei den ersten beiden Merkmalen proportional, bei den nächsten fünf umgekehrt proportional zu den Messgrössen

Vegetationsbedeckung: d = dicht, 95-100% m = mässig, 75-95%
l = locker, <75%

Population: Nummern nach Fundortliste, S. 12-31

◆ Merkmale am Fundort gemessen und auf Kulturbedingungen umgerechnet

* Pflanzen aus Samen gezogen

A. HOEHENLAGE

In den Figuren 3-9 ist für 7 quantitative morphologische Merkmale von kultivierten Populationen aus 5 Gebieten (1. Seealpen in Süd-Frankreich mit S. vestita und Uebergangsformen zu S. candicans, 2. Bergamasker Alpen in Nord-Italien mit S. portae, S. gramuntia und S. dubia, 3. Val Ferret im Wallis mit S. lucida, S. gramuntia und Uebergängen, 4. Prättigau/Davos in Graubünden mit S. lucida und S. columbaria, 5. Säntis in den Nord-Alpen, St. Gallen mit S. lucida und S. columbaria mit Merkmalen von S. lucida) die Beziehung zur Höhenlage des Fundortes dargestellt. In jedem Gebiet sind nur Fundorte mit ähnlicher Exposition, beziehungsweise Besonnungsdauer verglichen. Die Distanzen zwischen den Fundorten und ihre Höhenlage sind aus Figur 2 ersichtlich.

Aus den Figuren 3-9 geht hervor, dass bei allen Merkmalen eine mehr oder weniger enge Korrelation zwischen Klassenwert der kultivierten Population und Höhenlage des Fundortes besteht. Diese Beziehung zeigt sich deutlich bei den Merkmalen Kelchborsten-Länge, Kelchborsten-Breite, Relative Blattabschnitt-Länge, Höhe, Stengel-Länge und Blühbeginn. Beim Blühbeginn treten Unregelmässigkeiten auf; das Merkmal ist noch mit anderen Faktoren wie der Bewirtschaftung (siehe S. 63) korreliert. Bei der Behaarungs-Dichte ist nur eine geringe oder gar keine Korrelation mit der Höhenlage festzustellen. Einzig im Wallis besteht ein deutlicher Unterschied zwischen tief und hoch gelegenen Fundorten; die Aenderung des Merkmals ist aber nicht regelmässig.

Bei allen Merkmalen zeigt sich in mittleren Höhenlagen von etwa 1000 - 1700 m im Wallis und zum Teil in den Bergamasker Alpen ein steilerer Anstieg der Kurven; es gibt also dort zwei Gruppen von Populationen mit begrenztem Uebergangsgebiet.
Die deutlichsten Unterschiede zwischen Populationen hohen und tiefen Herkommens zeigen sich im Wallis, die kleinsten in den Seealpen (ausser bei der Kelchborsten-Länge und beim Blühbeginn) und am Säntis (ausser bei der Höhe und der Stengel-Länge). Am

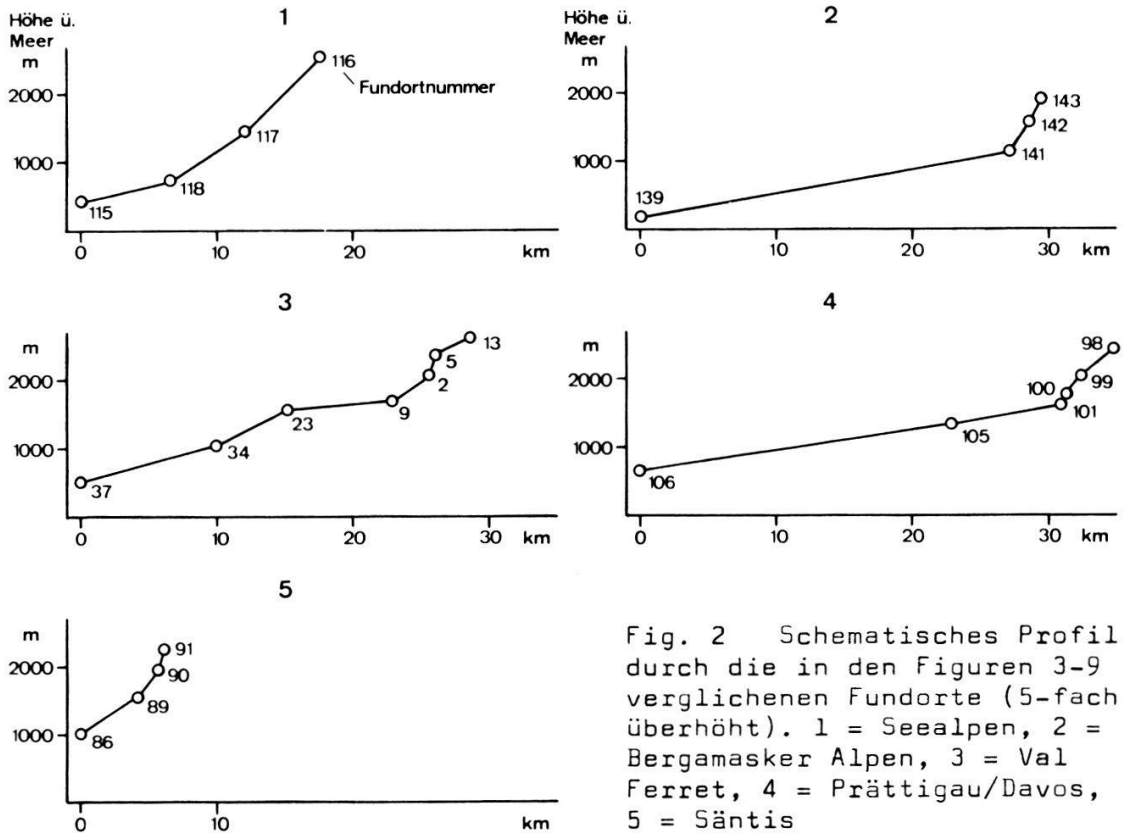


Fig. 2 Schematisches Profil durch die in den Figuren 3-9 verglichenen Fundorte (5-fach überhöht). 1 = Seealpen, 2 = Bergamasker Alpen, 3 = Val Ferret, 4 = Prättigau/Davos, 5 = Säntis

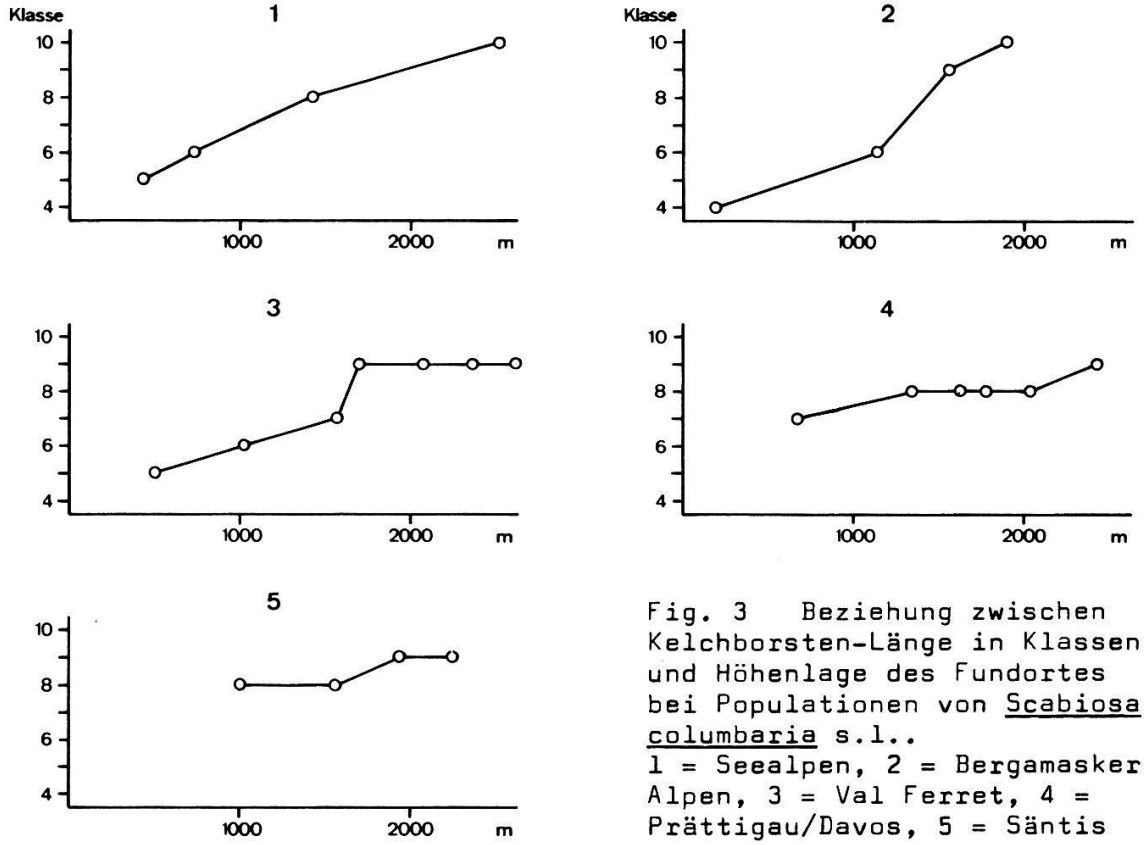


Fig. 3 Beziehung zwischen Kelchborsten-Länge in Klassen und Höhenlage des Fundortes bei Populationen von Scabiosa columbaria s.l..
1 = Seealpen, 2 = Bergamasker Alpen, 3 = Val Ferret, 4 = Prättigau/Davos, 5 = Säntis

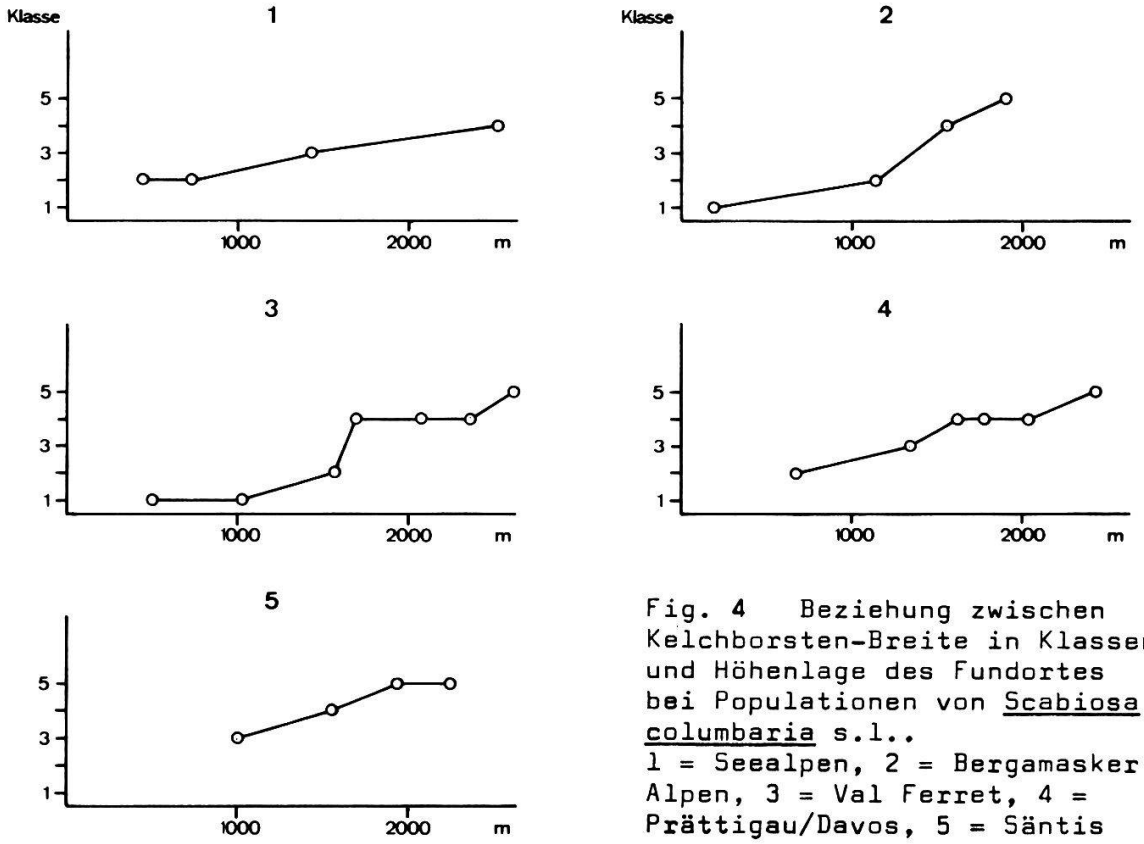


Fig. 4 Beziehung zwischen Kelchborsten-Breite in Klassen und Höhenlage des Fundortes bei Populationen von Scabiosa columbaria s.l..
1 = Seealpen, 2 = Bergamasker Alpen, 3 = Val Ferret, 4 = Prättigau/Davos, 5 = Säntis

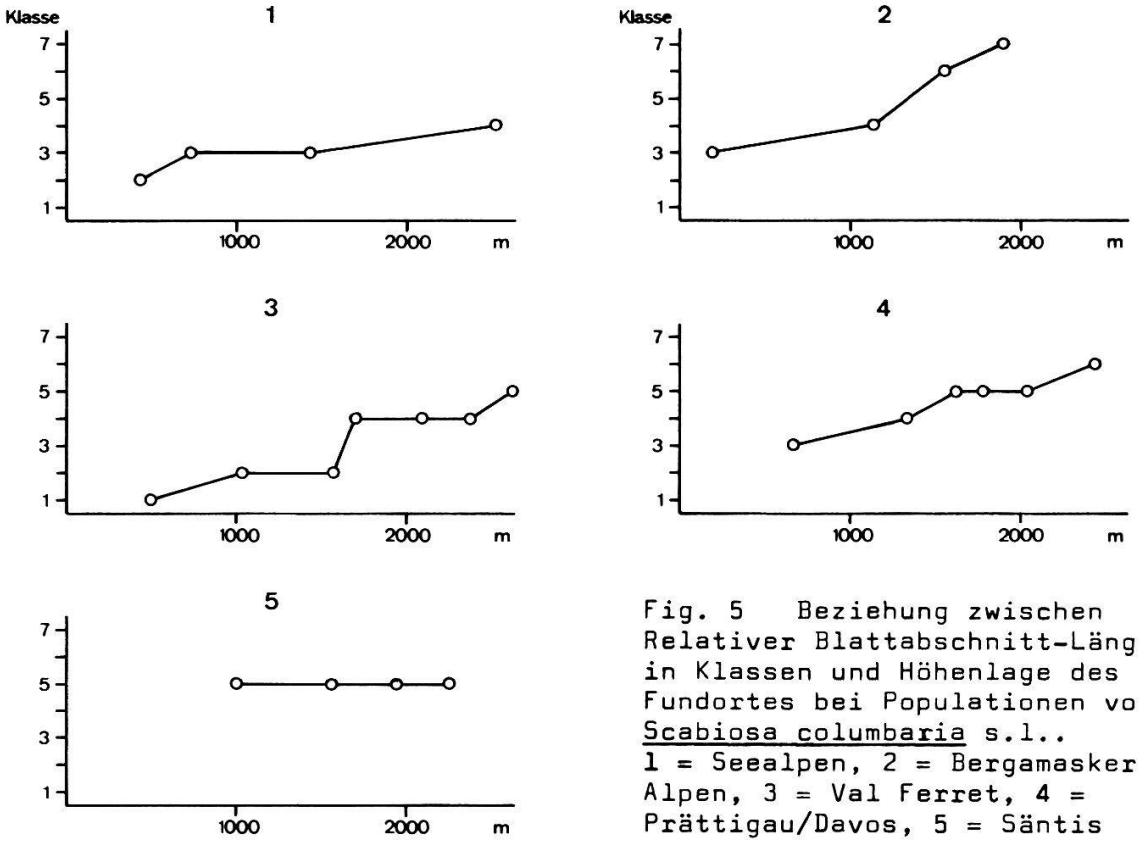


Fig. 5 Beziehung zwischen Relativer Blattabschnitt-Länge in Klassen und Höhenlage des Fundortes bei Populationen von Scabiosa columbaria s.l..
1 = Seealpen, 2 = Bergamasker Alpen, 3 = Val Ferret, 4 = Prättigau/Davos, 5 = Säntis

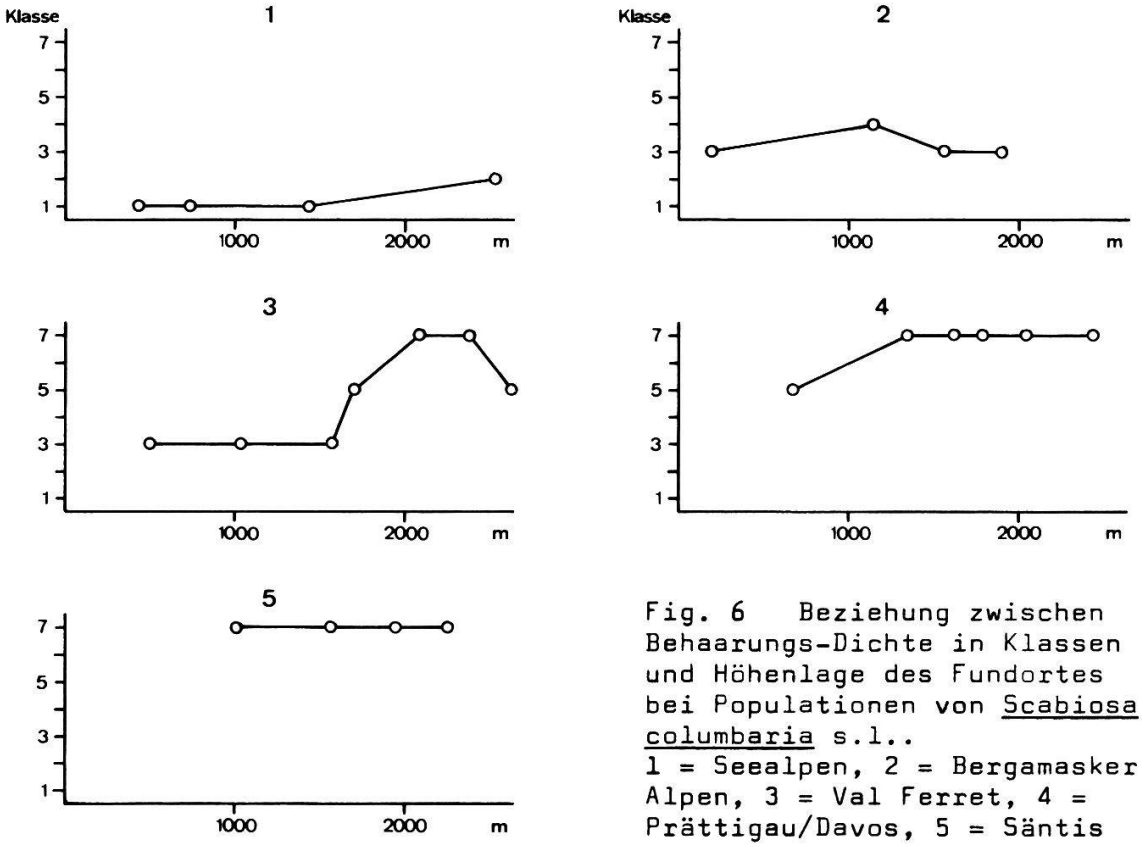


Fig. 6 Beziehung zwischen Behaarungs-Dichte in Klassen und Höhenlage des Fundortes bei Populationen von Scabiosa columbaria s.l..
1 = Seealpen, 2 = Bergamasker Alpen, 3 = Val Ferret, 4 = Prättigau/Davos, 5 = Säntis

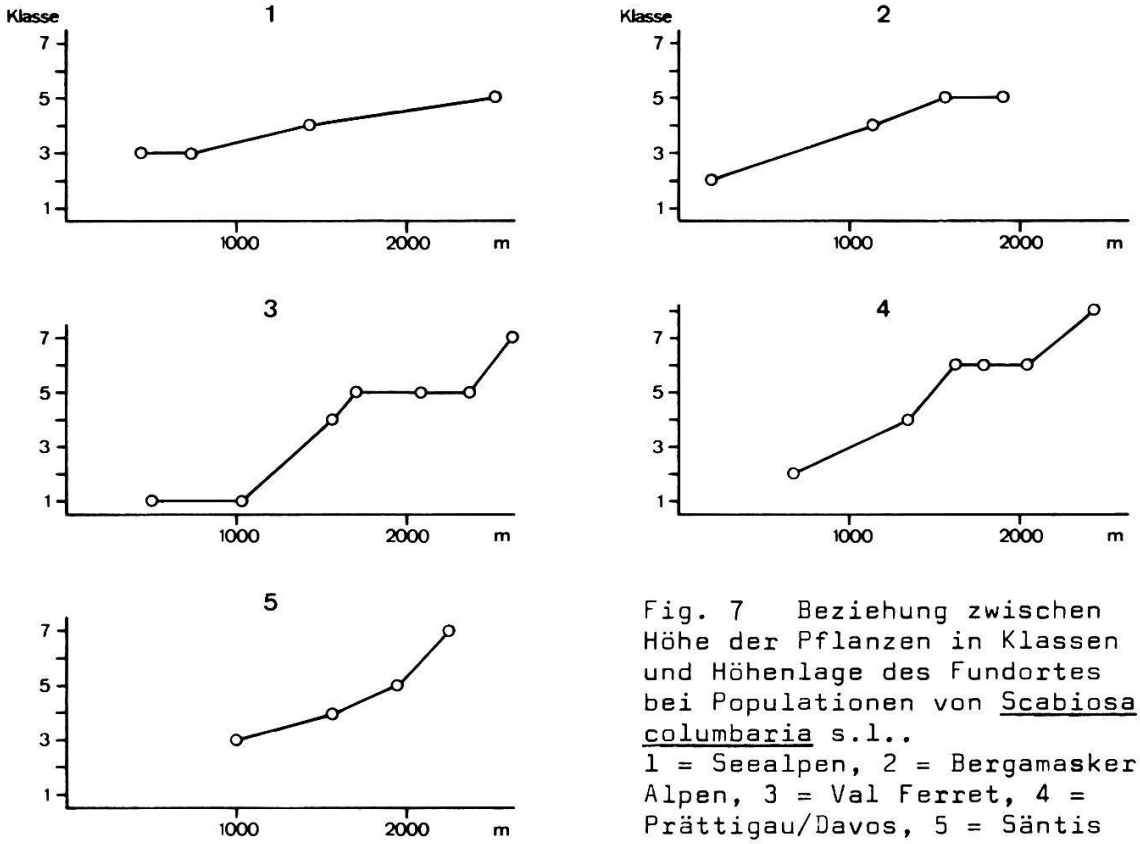


Fig. 7 Beziehung zwischen Höhe der Pflanzen in Klassen und Höhenlage des Fundortes bei Populationen von Scabiosa columbaria s.l..
1 = Seealpen, 2 = Bergamasker Alpen, 3 = Val Ferret, 4 = Prättigau/Davos, 5 = Säntis

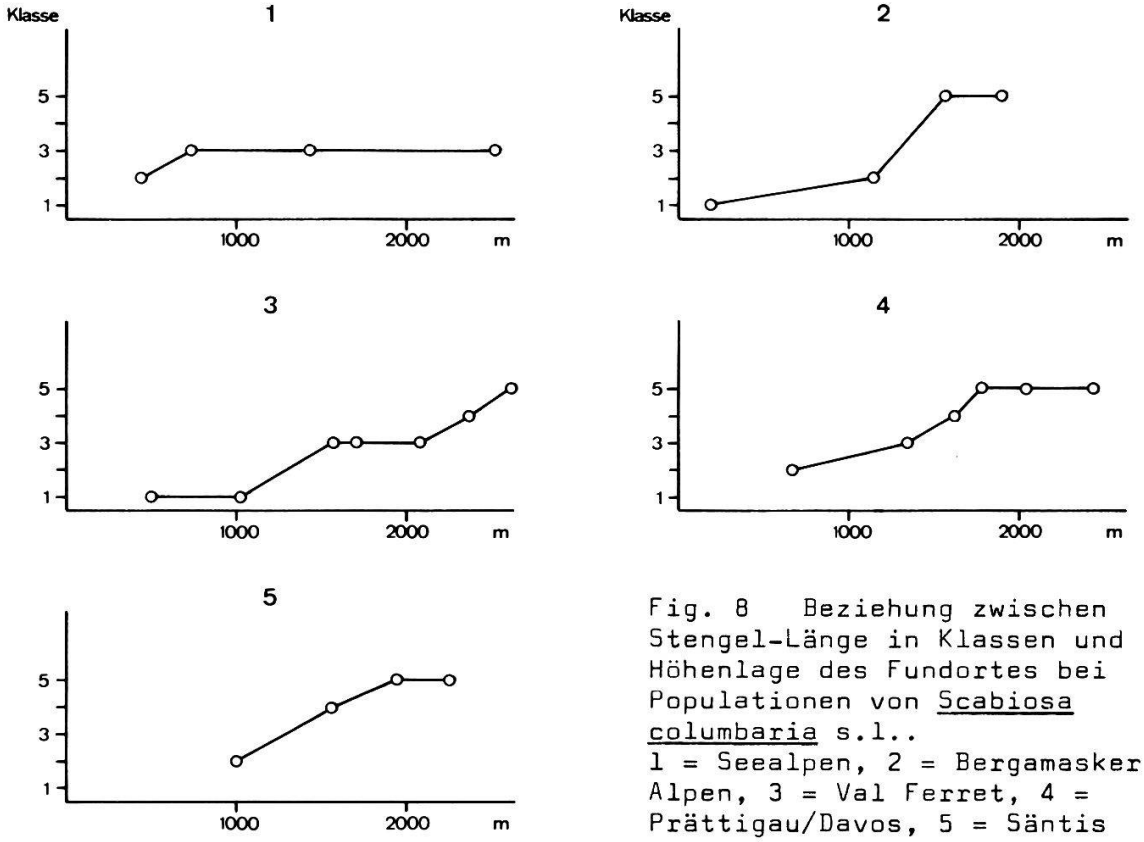


Fig. 8 Beziehung zwischen Stengel-Länge in Klassen und Höhenlage des Fundortes bei Populationen von Scabiosa columbaria s.l..
1 = Seealpen, 2 = Bergamasker Alpen, 3 = Val Ferret, 4 = Prättigau/Davos, 5 = Säntis

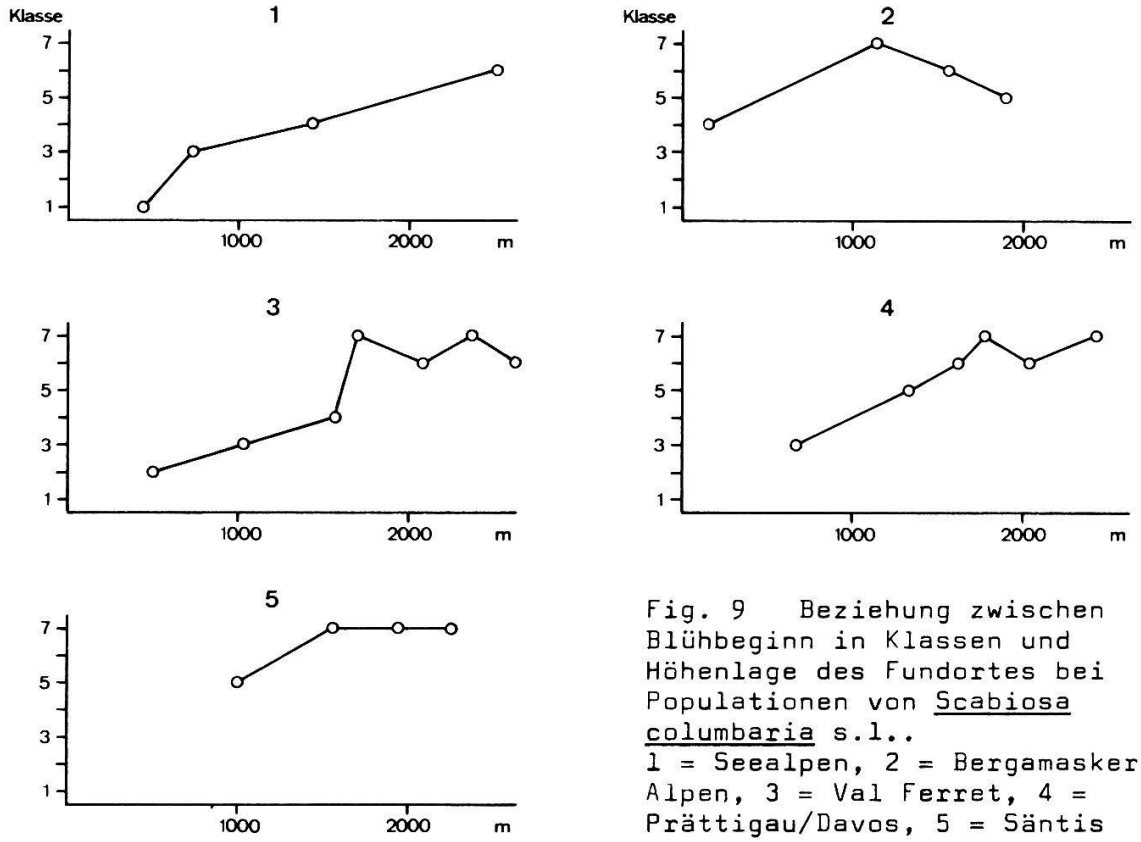


Fig. 9 Beziehung zwischen Blühbeginn in Klassen und Höhenlage des Fundortes bei Populationen von Scabiosa columbaria s.l..
1 = Seealpen, 2 = Bergamasker Alpen, 3 = Val Ferret, 4 = Prättigau/Davos, 5 = Säntis

Säntis ist allerdings die Höhendifferenz der verglichenen Fundorte viel geringer.

Beim Merkmal Blütenfarbe wurden nur bei 13 Populationen (von total 132, Tabelle 2, S.45-51) mehrheitlich rötliche Blüten gefunden: bei allen Populationen aus den Seealpen oberhalb 1200 m und dazu bei weiteren Populationen oberhalb 1200 m aus dem Mont Cenis-Gebiet, aus den Bergamasker Alpen und (einmal) aus dem Süd-Tessin.

Geringe Verzweigung wurde bei 16 (von total 133) Populationen aus verschiedenen Gebieten gefunden, 8 mal bei Populationen aus über 1900 m Höhe. Sie trat aber auch bei Populationen aus tiefen Lagen bis 520 m Höhe auf. Die Verzweigungsordnung scheint nur teilweise mit der Höhenlage korreliert zu sein (siehe auch "Bewirtschaftung", S. 63).

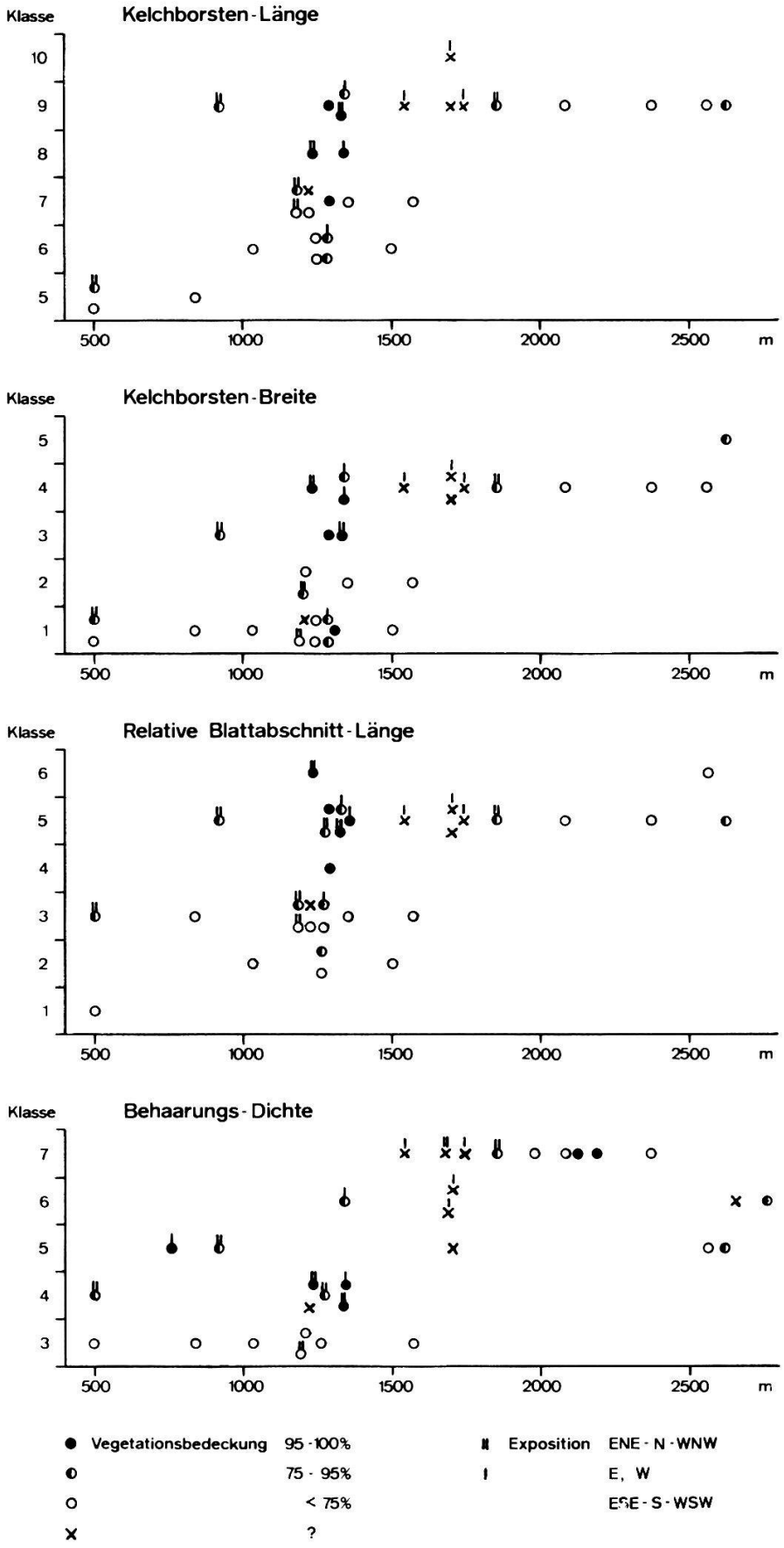
B. EXPOSITION

In Figur 10 ist die Beziehung zwischen 4 morphologischen Merkmalen (Kelchborsten-Länge, Kelchborsten-Breite, Relative Blattabschnitt-Länge, Behaarungs-Dichte) und der Exposition, der Vegetationsbedeckung und der Höhenlage für das Gebiet Martigny-Val Ferret im Wallis dargestellt (Fundorte 1-38, 130, 131 mit S. lucida, S. gramuntia und Uebergangsformen). Von den 40 erwähnten Fundorten haben 17 eine Exposition nach der nördlichen Richtung (von Westen über Norden bis Osten), 7 davon mit geringer Neigung von 5-15°, die restlichen 10 mit starker Neigung von 20-45°. 23 Fundorte haben eine Exposition nach der südlichen Richtung (von Westsüdwesten bis Ostsüdosten), 22 davon mit starker Neigung von 20-50°.

Bei allen 4 Merkmalen finden sich bei Populationen von Fundorten mit Exposition nach der nördlichen Richtung, bei starker wie bei geringer Neigung, im allgemeinen höhere Klassenwerte als bei Populationen von Fundorten mit Exposition nach der südlichen Richtung und ähnlicher Höhenlage. Diese Beziehung ist am deutlichsten bei der Relativen Blattabschnitt-Länge, am wenigsten ausgeprägt bei der Behaarungs-Dichte.

Unter den Fundorten aus den übrigen Gebieten sind nur 5 mit Exposition nach der nördlichen Richtung, welche sich vergleichen lassen mit Fundorten desselben Gebietes und ähnlicher Höhenlage mit Exposition nach der südlichen Richtung (Tabelle 2, S. 45-51). Bei 4 Populationen von "nördlich" exponierten Fundorten (51,59, 62,97), 2 davon mit nur geringer Neigung von 5 und 10°, sind die Unterschiede zu den Vergleichspopulationen äusserst klein, höchstens eine Merkmalsklasse. Bei einer (68 mit WNW-Exposition und starker Neigung von 40°) sind dagegen die Klassenwerte bei allen 7 quantitativen Merkmalen um 1-4 Klassen höher als bei der Vergleichspopulation (69 mit S-Exposition und 25° Neigung).

Fig. 10 Beziehung zwischen morphologischen Merkmalen in Klassen und Höhenlage, Exposition und Vegetationsbedeckung bei Populationen von Scabiosa columbaria s.l. im Gebiet Martigny-Val Ferret (Wallis)


Klasse
Kelchborsten-Länge
10
9
8
7
6
5
500
1000
1500
2000
2500
m
Klasse
Kelchborsten-Breite
5
4
3
2
1
500
1000
1500
2000
2500
m
Klasse
Relative Blattabschnitt-Länge
6
5
4
3
2
1
500
1000
1500
2000
2500
m
Klasse
Behaarungs-Dichte
7
6
5
4
3
500
1000
1500
2000
2500
m
Vegetationsbedeckung 95-100%
75 - 95%
< 75%
?
Exposition ENE - N - WNW
E, W
ESE - S - WSW

C. VEGETATIONSBEDECKUNG

In Figur 10 ist die Beziehung zwischen 4 morphologischen Merkmalen (Kelchborsten-Länge, Kelchborsten-Breite, Relative Blattabschnitt-Länge, Behaarungs-Dichte) und der Vegetationsbedeckung, der Exposition und der Höhenlage für das Gebiet Martigny-Val Ferret im Wallis dargestellt (Fundorte 1-38, 130, 131 mit S. lucida, S. gramuntia und Uebergangsformen).

Bei allen 4 Merkmalen weisen Populationen von Fundorten mit starker Vegetationsbedeckung (>95%) im allgemeinen höhere Klassenwerte auf als solche von Fundorten mit geringer Vegetationsbedeckung (<75%) und ähnlicher Höhenlage. Besonders deutlich ist die Beziehung bei der Relativen Blattabschnitt-Länge und allgemein in Lagen unterhalb etwa 1500 m. In höheren Lagen, vor allem oberhalb etwa 1800 m, sind die morphologischen Unterschiede gering; die Vegetationsbedeckung scheint keinen Einfluss auf die Merkmale zu haben.

Bei den Populationen aus den übrigen Gebieten (Tabelle 2, S. 45-51) lässt sich aus den wenigen Angaben über die Vegetationsbedeckung keine Beziehung zur Morphologie erkennen.

D. BEWIRTSCHAFTUNG

Die Bewirtschaftung ist bei den meisten Fundorten nur sehr extensiv oder hat ganz aufgehört (siehe Fundortliste S. 12-31). Den stärksten Einfluss erfahren wohl jene Pflanzen, die noch regelmässig 1-2 mal im Jahr (das erste Mal im Frühsommer) gemäht werden (Mähwiesen). Beim Sammeln der Pflanzen wurden im Gebiet der Schweiz 14 Fundorte (33, 36, 45, 51, 54, 56, 58, 63, 65, 66, 67, 71, 74, 84) mit S. lucida mit Merkmalen von S. gramuntia, mit S. columbaria, zum Teil mit Merkmalen von S. lucida und mit S. portae sicher als Mähwiesen erkannt. Da keine geeigneten Vergleichspaare von Populationen gemähter und nicht gemähter Fundorte zur Verfügung stehen, werden für die Gesamtheit der Populationen der erwähnten Mähwiesen die morphologischen Merkmale mit jenen der Gesamtheit der Populationen von sicher seit vielen Jahren nicht gemähten (und auch kaum beweideten) Fundorten in ähnlicher Höhenlage im Gebiet der Schweiz (35, 37, 38, 39, 50, 73, 76, 77, 80, 82, 83, 96) verglichen.

Die grösste Differenz zwischen Populationen von gemähten und nicht gemähten Fundorten zeigt sich beim Blühbeginn. 12 Populationen von Mähwiesen haben einen Klassendurchschnitt von 6.0, 10 Vergleichspopulationen einen solchen von 3.1 . Die Mähwiesenpopulationen blühten also unter Kulturbedingungen 29 Tage früher als die Vergleichspopulationen. Auch bei der Relativen Blattabschnitt-Länge ergibt sich eine deutliche Differenz. Der Klassendurchschnitt ist bei 13 Mähwiesenpopulationen 4.2, bei 12 Vergleichspopulationen 2.7 . Bei den übrigen quantitativen Merkmalen (Kelchborsten-Länge, Kelchborsten-Breite, Behaarungs-Dichte, Höhe, Stengel-Länge) sind die Unterschiede unbedeutend (höchstens eine Klasse). Bei der Blütenfarbe gibt es gar keine Unterschiede. Bei 2 von 12 Mähwiesenpopulationen, aber keiner der 11 Vergleichspopulationen, tritt geringe Verzweigung auf.

E. pH-WERT IM OBERBODEN

Der Boden im Bereich der Oberfläche ist an den meisten Fundorten mehr oder weniger kalkhaltig und weist einen pH-Wert von 7 oder etwas mehr auf (siehe Fundortliste S. 12-31). Bei 14 von 75 untersuchten Fundorten (4, 8, 54, 61, 62, 63, 84, 116, 117, 138, 142, 144, 150, 159) mit S. lucida, S. columbaria, S. portae, Uebergang von S. portae zu S. gramuntia, S. vestita, S. ochroleuca und S. dubia wurde allerdings mit "Hellige-Bodenindikator" ein pH-Wert zwischen 5 und 6 festgestellt. Die Populationen von diesen schwach sauren Böden liessen sich morphologisch nicht von vergleichbaren von neutralen bis basischen Böden unterscheiden. Offenbar kann S. columbaria s.l. bei sonst günstigen Bedingungen sehr gut auf schwach sauren Böden bis etwa pH 5 wachsen, was auch aus Kulturversuchen mit S. columbaria s.str. aus England (RORISON 1960) und mit S. lucida aus Graubünden (GIGON 1971) hervorgeht.

F. STICKSTOFFVERSORGUNG

An Bodenproben aus etwa 1-6 cm Tiefe von 10 Fundorten aus dem Wallis mit S. lucida, S. gramuntia und Uebergangsformen und von 3 Fundorten aus dem Tessin mit S. lucida, S. portae und S. gramuntia wurde die Akkumulation von Nitrat- (NO_3) und Ammonium-Stickstoff (NH_4) während 6 Wochen Bebrütung in der Feuchtkammer und zum Teil auch am Fundort im Freiland bestimmt (Methoden zum Beispiel bei GIGON 1968).

Im Folgenden ist die Nettoakkumulation von Nitrat- und Ammonium-Stickstoff bei 6 Fundorten aus dem Wallis angegeben. Die Proben wurden am 23.6.1969 gestochen, gesiebt (4 mm) und für 6 Wochen in Bechern am Fundort vergraben:

Fundort	Art	mg N/100 g trockenen Boden	
		(NO_3)	(NH_4)
37	S. gramuntia	4.6	0
34	S. gramuntia	2.2	0
24	S. gramuntia	6.5	0
33	S. lucida*	5.2	0
31	S. lucida*	6.0	2.3
4	S. lucida	0	8.4

* mit Merkmalen von S. gramuntia

Bei den übrigen Fundorten wurden nur in der Feuchtkammer Proben bebrütet. Bei Proben vom 20.8.1968 wurden nach 6 Wochen folgende Werte gefunden:

Fundort	Art	mg N/100 g trockenen Boden	
		(NO_3)	(NH_4)
24	S. gramuntia	7.6	0
31	S. lucida*	4.2	0
9	S. lucida*	3.4	0
59	S. portae	8.8	0
69	S. gramuntia	5.2	0
68	S. lucida	2.0	0

* mit Merkmalen von S. gramuntia

Da keine Dichtebestimmungen gemacht wurden, können die Analysenwerte (in mg Stickstoff/100 g trockenen Boden) nicht in Beziehung zu Volumen oder Oberfläche des Bodens gebracht werden. Wenn man eine scheinbare Dichte von 1 g/cm^3 annimmt und den meist sehr grossen Skelettanteil im Oberboden berücksichtigt, kann man doch sagen, dass die Stickstoffversorgung bei den untersuchten Populationen relativ mangelhaft ist. Sie dürfte von ähnlicher Grössenordnung wie im Mesobromion sein: GIGON (1968) fand dort ein Jahresangebot an mineralischem Stickstoff von 0.2-0.3 kg/Are.

Die Werte bei den Proben aus der Feuchtkammer wichen nicht stark von jenen der Freilandproben ab (bei den zuerst angegebenen 6 Fundorten zwischen -1.9 und + 1.7 mg Nitrat-Stickstoff und um -2.3 mg Ammonium-Stickstoff pro 100 g trockenen Boden). Der Stickstoffgehalt der Frischproben war meist praktisch null. Nur zweimal wurden Werte erhalten, die über der Messgenauigkeit von 0.4 mg (ANTONIETTI 1968) lagen: beim Fundort 37 1.3 mg, beim Fundort 3 0.5 mg Nitrat-Stickstoff pro 100 g trockenen Boden. Messbare Mengen von akkumuliertem Ammonium-Stickstoff wurden einzig bei den oben angegebenen Fundorten 31 und 4 gefunden. Bei Nummer 4 war der pH-Wert gegenüber den meisten Fundorten relativ tief (5.8).

Aus diesen Ergebnissen lässt sich kein Zusammenhang zwischen der Ausbildung morphologischer Merkmale und dem Stickstoffangebot erkennen. Dieses liegt an Fundorten von S. lucida und von S. gramuntia etwa im selben Bereich.

G. EXPONENTIELLES TEMPERATURMITTEL IM OBERBODEN

In den Jahren 1967-1969 wurden bei insgesamt 23 Fundorten von S. lucida, S. columbaria, S. portae und S. gramuntia in den Kantonen Wallis, Tessin und Zürich während der Zeit von Mitte Juni bis Mitte August im Boden exponentielle Temperaturmittel nach der Zuckerinversions-Methode von PALLMANN, EICHENBERGER und HASLER (1940) bestimmt. Die Berechnung erfolgte nach SCHMITZ (1964). Mit dieser Methode ist innerhalb einer Mess-Serie (hier innerhalb eines Jahres) eine Genauigkeit von $\pm 0.1^{o}C$ zu erreichen. Die Ampullen mit der Zuckerlösung wurden bei jedem Fundort an mehreren Stellen unmittelbar neben einer Scabiosa-Pflanze in etwa 5 cm und etwa 1 cm Tiefe in ein seitlich gebohrtes Loch eingepasst. Beim Ausgraben wurde die Tiefe nochmals gemessen. Dabei ergaben sich Abweichungen von etwa ± 1 cm, selten von ± 2 cm. Um diese Abweichungen näherungsweise auszugleichen, wurden die in etwa 5 cm und etwa 1 cm Tiefe gemessenen Temperaturen durch lineare Inter- oder Extrapolation auf die Standardtiefen von 5 cm und 1 cm umgerechnet.

Die exponentiellen Temperaturmittel in etwa 1 cm Tiefe streuten sehr stark, bis $10^{o}C$ Unterschied zwischen den Messstellen eines Fundortes. In etwa 5 cm Tiefe schwankten die Werte zwischen den Messstellen eines Fundortes um $1-3^{o}C$, selten bis $5^{o}C$. Zum Vergleich der verschiedenen Fundorte sind deshalb in Tabelle 3 nur die auf 5 cm Bodentiefe berechneten Ergebnisse zusammengestellt. Bei 12 Fundorten wurden in einem zweiten oder dritten Jahr an neuen Messstellen in beiden Tiefen Wiederholungen gemacht. Die durchschnittlichen Jahres-Unterschiede betrugen in 5 cm Tiefe meist weniger als $2^{o}C$, maximal $3.2^{o}C$ (Fundort 34). In Tabelle 3 sind die exponentiellen Temeraturmittel für die verschiedenen Fundorte in Klassen von $2^{o}C$ Breite angegeben. Die Zufälligkeiten der einzelnen Messstellen und der verschiedenen Jahre dürften so in der Rangfolge der Fundorte nur Unsicherheiten von einer Klasse bedingen.

Die exponentiellen Mitteltemperaturen in 5 cm Bodentiefe sind von vielen Faktoren abhängig. Einen starken Einfluss haben Dichte,

Tabelle 3 Exponentielle Temperaturmittel von Mitte Juni bis Mitte August* in 5 cm Bodentiefe an Fundorten von Scabiosa lucida, S. columbaria, S. portae und S. gramuntia

Exponentielles Temperaturmittel	Fundort	Messung in den Jahren△	Anzahl Messstellen	Kanton	Höhe ü.M. m	Exposition▲	Neigung▲ Grad
11-13°C	4	1969	5	Wallis	2190	SSE	15
13-15°C	7	1969	6	Wallis	1850	ENE	45
	6	1969	9	Wallis	1980	ESE	40
	5	1969	6	Wallis	2370	SSE	25
	68	1968	4	Tessin	1260	WNW	35
15-17°C	2	1969	6	Wallis	2080	S	30
	9	1967(1968)1969	6	Wallis	1700	ESE	25
	31	1968	4	Wallis	1340	E	25
	62	1968	4	Tessin	1510	NNW	20
17-19°C	38	1967 1968	5	Wallis	500	NNE	35
	33	1969	6	Wallis	920	ENE	5
	77	1967 1968	2	Zürich	450	SW	30
	75	1967	4	Zürich	490	S	20
19-21°C	78	1967 1968	4	Zürich	430	S	5
	70	1967 1968	7	Zürich	720	ESE	15
	58	1967 1968	3	Tessin	800	SSE	15
	59	1967(1968)	5	Tessin	800	NNE	25
	69	1967(1968)	4	Tessin	1180	SSE	20
	53	1967(1968)	7	Tessin	560	-	0
21-23°C	24	1968	7	Wallis	1260	SSE	35
	54	1967(1968)	7	Tessin	680	-	0
23-25°C	37	1967 1968	6	Wallis	500	E	10
	34	1967 1968(1969)	4	Wallis	1030	SSE	20

*Zwischen 9. und 16. Juni bis zwischen 12. und 20. August; 56-70 Tage

△In den Jahren in Klammern lag das Mittel eine Temperaturklasse tiefer.

▲Exposition und Neigung sind Durchschnittswerte aus Messungen an den einzelnen Temperaturmessstellen und nicht identisch mit den Werten unter "Oekologische Faktoren" bei den betreffenden Populationen in Tabelle 2, S. 45-51.

Höhe und Art der Vegetation (an praktisch vegetationsfreien Stellen kommen die weitaus höchsten Temperaturen vor). Weitere Einflüsse haben Exposition, Neigung, Horizontbegrenzung, Bodenbeschaffenheit, Niederschläge, Bewölkung, Wind und allgemeine Lufttemperatur. Diese Faktoren sind aber zum Teil auch von der Höhenlage des Fundortes abhängig. In Tabelle 3 erkennt man auch eine gewisse Beziehung zwischen exponentieller Mitteltemperatur und Höhenlage.

In Figur 11 ist die Beziehung zwischen 7 morphologischen Merkmalen (Tabelle 2, S. 45-51) und der exponentiellen Mitteltemperatur (Tabelle 3) dargestellt. Bei allen Merkmalen (Kelchborsten-Länge, Kelchborsten-Breite, Relative Blattabschnitt-Länge, Behaarungs-Dichte, Höhe, Stengel-Länge und Blühbeginn ist deutlich eine negative Korrelation zwischen Merkmalsklassen und Temperaturklassen zu erkennen. Beim Blühbeginn und der Relativen Blattabschnitt-Länge gilt diese Beziehung nur für die Fundorte aus dem Wallis (vergleiche auch Einfluss der Bewirtschaftung, S. 63). In den extremen Temperaturklassen (23-25°C und 13-15°C) kommen bei allen Merkmalen nur 1-2 Merkmalsklassen vor, es besteht also eine starke Korrelation. Bei den mittleren Temperaturen ist die Korrelation dagegen gering, es kommen 3-5 Merkmalsklassen in einer Temperaturklasse vor. Die morphologischen Merkmale sind also mit der exponentiellen Mitteltemperatur (von Mitte Juni bis Mitte August in 5 cm Bodentiefe) in ähnlichem Grade, manchmal sogar noch stärker, korreliert wie mit der Höhenlage (Kapitel III.A.).

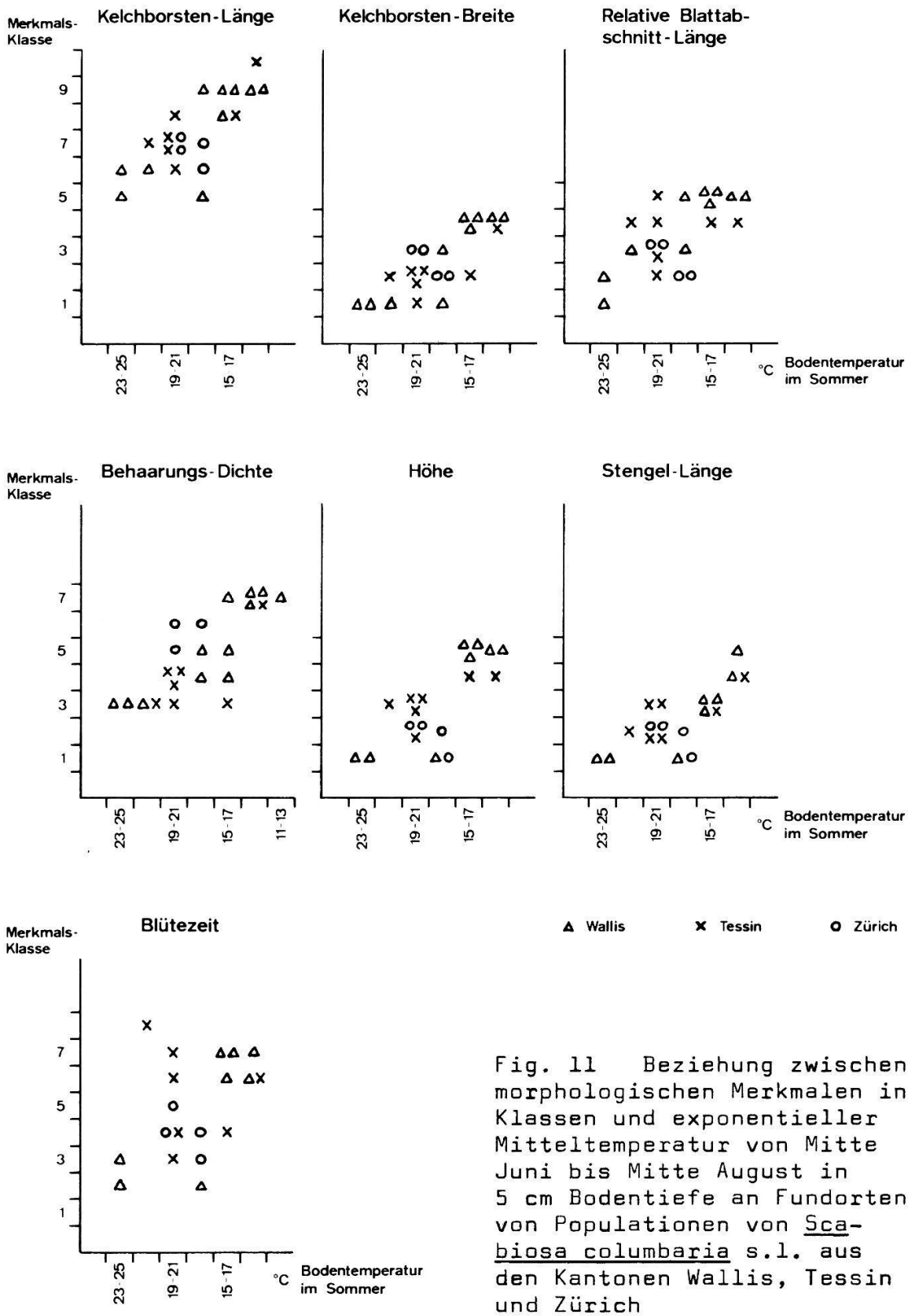


Fig. 11 Beziehung zwischen morphologischen Merkmalen in Klassen und exponentieller Mitteltemperatur von Mitte Juni bis Mitte August in 5 cm Bodentiefe an Fundorten von Populationen von Scabiosa columbaria s.l. aus den Kantonen Wallis, Tessin und Zürich

H. GEOGRAPHISCHE VERBREITUNG

1. Morphologische Merkmale

Im Folgenden ist für das Untersuchungsgebiet (siehe Einleitung und Fig. 12, S. 73) für jedes morphologische Merkmal die grobe geographische Differenzierung (nach Tabelle 2, S. 45-51) angegeben. Bei den Merkmalen Kelchborsten-Länge und Behaarungs-Dichte sind zudem noch Herbaruntersuchungen einbezogen.

a. Kelchborsten-Länge

Zur genaueren Abgrenzung der Verbreitung von kurzen Kelchborsten im Untersuchungsgebiet wurde das Material verschiedener Herbarien (S. 31) durchgesehen (Korrekturen bei Herbarmessungen S. 43). Da es sich dabei um Einzelpflanzen handelt, welche unter unbekannten Bedingungen wuchsen, ist der Vergleich mit den Ergebnissen von kultivierten Populationen erschwert. Deshalb wurden nur sehr kurze Kelchborsten bis zur Klasse 3 als "kurz" notiert. So darf angenommen werden, dass bei einer kultivierten Population vom selben Ort mit grosser Wahrscheinlichkeit ein Klassenwert von nicht mehr als 5 erhalten worden wäre.

Leider hatten nur relativ wenige Herbarpflanzen zur Messung geeignete Kelchborsten. Aus folgenden Gebieten wurden kurze Kelchborsten (bei Herbarpflanzen bis höchstens Klasse 3, bei kultivierten Populationen bis höchstens Klasse 5) gefunden:
Frankreich: Departemente: Bouche du Rhône (Gebiet des Arc), Var (bei Toulon, Gebiet des Argens), Alpes Maritimes (küstennahe Gebiete, Täler des Var und der Roya), Vaucluse (Gebiet der Ouvèze), Basses Alpes (Gebiet des Var), Hautes Alpes (Gebiet des Buech, Durancetal im Gebiet des Queyras).
Schweiz: Kantone: Wallis (Haupttal und tiefere Lagen von Seitentälern), Tessin (Luganersee, untere Leventina), Graubünden (Unterengadin).
Italien: Provinzen: Torino (bei Torino), Bergamo (Lago d'Iseo), Brescia (Brescia), Bolzano (Val Venosta, Valle dell' Isarco).

Die Verbreitung kurzer Kelchborsten beschränkt sich also nach diesen sehr lückenhaften Untersuchungen auf die Täler der südwestlichen Alpen vom Mittelmeer bis etwa zu den Cottischen Alpen, auf den Alpenfuss und das Vorland am Rande gegen die Poebene und auf einige inneralpine Täler. Sehr wahrscheinlich kommt das Merkmal auch im Aostatal vor.

Bei längeren Kelchborsten stehen nur die Ergebnisse von den kultivierten Populationen zur Verfügung: Solche Populationen (ab Klasse 6) fanden sich in fast allen Gebieten (in den Nord-Alpen allerdings erst ab Klasse 8), mit Klasse 9 und 10 aber nur in Gebieten wo auch die alpine Vegetationsstufe vorkommt.

b. Kelchborsten-Breite

Schmale Kelchborsten (Klasse 1) wurden nur bei Populationen aus Süd-Frankreich, aus Gebieten südlich der Alpen und aus den Zentralalpen, dazu noch bei S. ochroleuca gefunden. Die übrigen Klassen (2-5) fanden sich bei Populationen aus fast allen Gebieten (im Süd-Tessin nur bis Klasse 3), Klasse 5 aber nur aus Gebieten mit alpiner Vegetationsstufe.

c. Relative Blattabschnitt-Länge

Die kleinsten Relativen Blattabschnitt-Längen (Klasse 7) wurden bei Populationen aus dem Gebiet Comersee-Bergamasker Alpen gefunden. Klasse 6 fand sich ausserdem bei Populationen aus verschiedenen Gebieten mit alpiner Vegetationsstufe. Die grösseren Verhältnisse (Klassen 5-1) traten bei Populationen aus fast allen Gebieten auf (aus den Nord-Alpen allerdings nur die Klassen 4 und 5; die Klasse 5 nicht aus dem Mittelland und aus Süd-Frankreich; die Klasse 1 nur noch vereinzelt aus Süd-Frankreich, aus dem Wallis und aus der Nordwest-Schweiz).

d. Behaarungs-Dichte

Bei der Behaarungs-Dichte zeigten sich die grössten geographischen Unterschiede. In Figur 12 ist die Verbreitung von stark und mässig

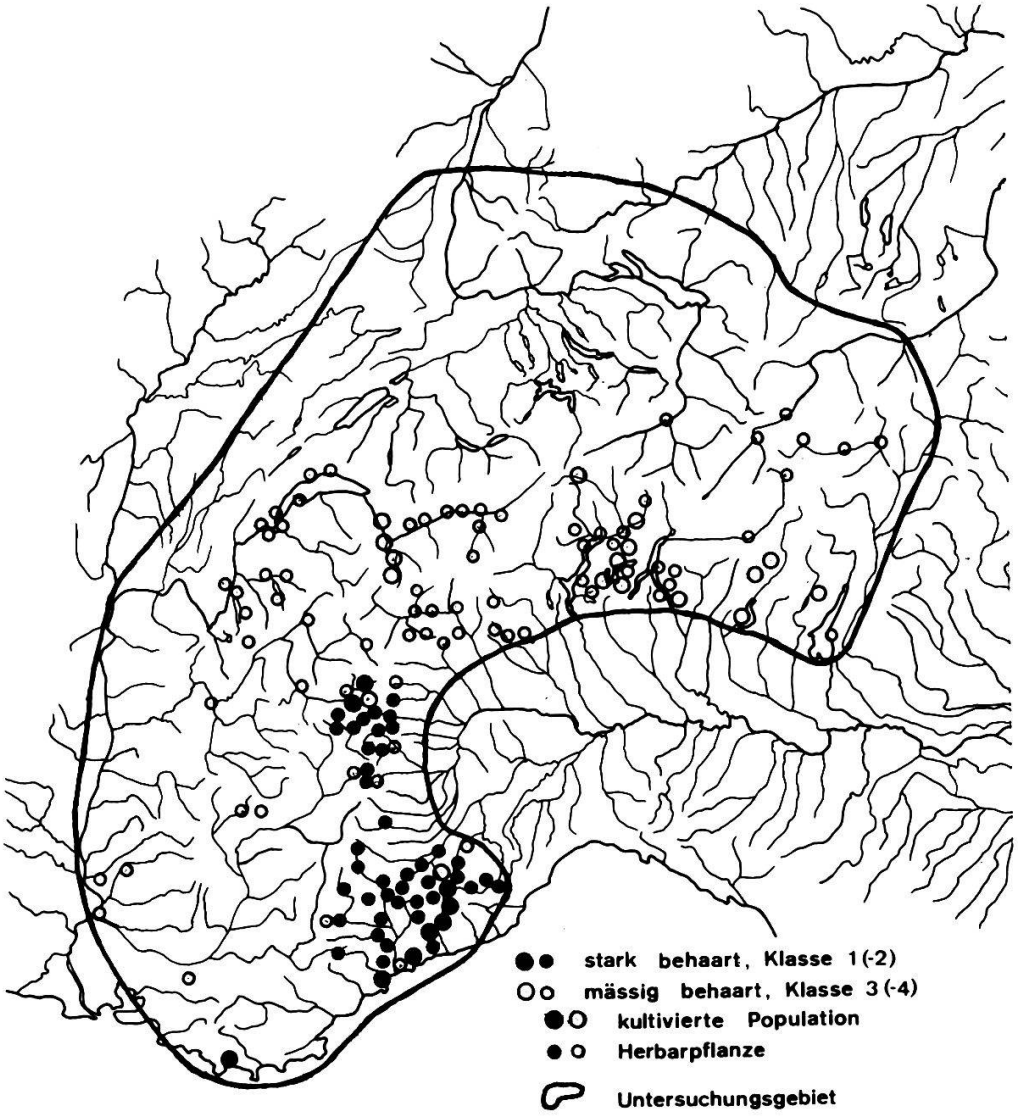


Fig. 12 Verbreitung von stark und mässig behaarten Formen von Scabiosa columbaria s.l. im Untersuchungsgebiet. Nach Herbarmaterial und kultivierten Populationen

behaarten Pflanzen von kultivierten Populationen und von Herbarmaterial aus dem Untersuchungsgebiet dargestellt (Herbarien S. 31, Korrekturen bei Herbarmessungen S. 43). Als stark behaart wurden bezeichnet bei den kultivierten Populationen die Klassen 1 und 2, bei den Herbarmessungen die Klasse 1 (2, aber filzig behaart). Mässig behaarte Pflanzen umfassten bei den kultivierten Populationen die Klassen 3 und 4, bei den Herbarmessungen die Klasse 3 (2, aber nicht filzig behaart). So kann mit grosser Wahrscheinlichkeit angenommen werden, dass die Ergebnisse der Herbarmessungen jenen entsprechen, die mit kultivierten Populationen erhalten worden wären.

Starke Behaarung kommt in den Südwestalpen vom Mittelmeer bis ins Mont Cenis-Gebiet vor. In den Seealpen tritt fast nur starke Behaarung auf. Mässige Behaarung ist weit verbreitet. Ihre Nordgrenze verläuft etwa vom Genfersee-Gebiet durch die inneralpinen Täler nach Osten. Im Süden kommt sie wohl zum Teil bis nahe ans Mittelmeer vor. Im Departement Alpes Maritimes fehlt sie aber fast völlig. Die grossen Lücken innerhalb des Gebietes mit mässiger Behaarung sind wohl nur auf die zu geringe Zahl der zur Messung verwendbaren Herbarbogen (mit Rosettenblättern) zurückzuführen. Pflanzen mit schwacher oder fehlender Behaarung (Klassen 5-7) wurden am Herbarmaterial nicht näher untersucht. Doch wurde festgestellt, dass solche Formen im Departement Alpes Maritimes praktisch fehlen und erst im Grenzgebiet zum Departement Basses Alpes, am Oberlauf des Var, vereinzelt auftreten. Von da an nordwärts dürften schwach behaarte Formen in höheren Lagen (mindestens ausserhalb des Gebietes der stark behaarten) häufig vorkommen. Die kultivierten Populationen zeigten, dass diese Formen in den Gebieten nördlich der Alpen auch im Tiefland allgemein verbreitet sind.

e. Höhe

Bei der Höhe wurden nur unbedeutende geographische Unterschiede gefunden. Allerdings waren die geringsten Höhen (Klassen 6-8) auf Populationen aus Gebieten mit alpiner Vegetationsstufe beschränkt.

f. Stengel-Länge

Bei der Stengel-Länge liessen sich keine geographischen Unterschiede erkennen. Die kürzesten Stengel (Klassen 5-6) traten nur bei Populationen aus Gebieten mit alpiner Vegetationsstufe auf.

g. Blühbeginn

Späte Blüte (Klassen 1-2) trat bei Populationen aus Süd-Frankreich, aus der Provinz Cuneo und aus dem Wallis mit angrenzendem Gebiet auf. Die übrigen Klassen (3-8) kamen bei Populationen aus fast allen Gebieten vor, allerdings keine sehr früh blühenden aus dem Mittelland (Klassen 6-8) und aus Süd-Frankreich (Klassen 7-8).

h. Blütenfarbe

Rötliche Blütenfarbe trat bei allen Populationen ab 1200 m Höhe aus den Seealpen (S. vestita), bei den S. vestita-Populationen aus dem Mont Cenis-Gebiet und den S. dubia-Populationen aus den Bergamasker Alpen auf. Ausserdem hatten noch eine weitere Population aus dem Mont Cenis-Gebiet (S. lucida) und eine Population aus dem Süd-Tessin (S. portae) mehrheitlich rötliche Blüten.

i. Verzweigungsordnung

Geringe Verzweigung trat bei einzelnen Populationen aus fast allen Gebieten auf.

k. Andere Gebiete

Bei den Populationen von ausserhalb des Untersuchungsgebietes (Aethiopien, Spanien, Apennin, Oesterreich, BRD, DDR, Grossbritannien, Dänemark, Schweden) traten bei allen Merkmalen (ausser Behaarungs-Dichte) meist Klassenwerte auf, die im Untersuchungsgebiet allgemein verbreitet sind.

Ausnahmen: Bei Population 110 aus Spanien wurde bei der Kelchborsten-Länge der hohe Klassenwert von 10 festgestellt, der sonst nur bei Populationen aus dem alpinen Bereich vorkam. Bei der

Kelchborsten-Breite trat dagegen der Extremwert 1 auf, der somit an die südliche Verbreitung im Untersuchungsgebiet anschliesst. Bei den Populationen 132-135 aus dem Apennin-Gebiet war die von 5 auf meist 1-3, zum Teil bis 0 reduzierte Kelchborsten-Zahl auffällig (S. uniseta!). Als weitere Besonderheit traten sehr kleine Relative Blattabschnitt-Längen (bis Klasse 7) auf, wie sie sonst nur noch im Gebiet Comersee-Bergamasker Alpen gefunden wurden. Der Blühbeginn war ziemlich spät, vergleichbar mit jenem von Populationen aus Süd-Frankreich. Ebenso spät blühten auch die Populationen aus Grossbritannien.

Die Behaarung war bei der Population aus Spanien stark (wie in Süd-Frankreich), bei den Populationen aus dem Apennin mässig (wie auf der Alpensüdseite und im Wallis) und bei den übrigen aus Aethiopien, Oesterreich, der BRD, der DDR, Grossbritannien, Dänemark und Schweden schwach (wie in den nördlichen Alpen und deren Vorland).

2. Arten

Die Artzugehörigkeit der Populationen wurde unter Benützung der morphologischen Messungen und unter Berücksichtigung des geographischen Herkommens nach der auf S. 8 angegebenen Literatur bestimmt. Die Grenzziehung und die Bezeichnung von Uebergangsformen waren auch durch die vorliegende, zum Teil sehr lückenhafte, Auswahl von Populationen beeinflusst. Die Abgrenzung der Arten lässt sich aus den Figuren 13-15 und aus Tabelle 4 erkennen (vergleiche auch den Schlüssel, S. 112-113).

In den Figuren 13-15 sind für alle Populationen (ausser jenen von S. ochroleuca, S."Aethiopien", S. uniseta und S. tomentosa) die 4 Merkmale Kelchborsten-Länge, Kelchborsten-Breite, Relative Blattabschnitt-Länge und Behaarungs-Dichte dargestellt. Es handelt sich immer um Populationsdurchschnitte, die auf ganzzahlige Klassenwerte gerundet sind. Die Artzugehörigkeit ist durch eine besondere Signatur angegeben.

In Tabelle 4 sind für die in den Figuren 13-15 dargestellten Arten die Intervalle der Merkmalsklassen und des Indexes (= Summe der 4 Klassenwerte von Kelchborsten-Länge, Kelchborsten-Breite, Relativer Blattabschnitt-Länge und Behaarungs-Dichte) angeführt.

a. Scabiosa lucida

Die Populationen von S. lucida stammen vorwiegend aus den Nord- und Zentral-Alpen, dazu eine Population aus dem Nord-Tessin und eine aus dem Mont Cenis-Gebiet. Sie sind in geographischem Kontakt mit Populationen von S. columbaria in den Nord-Alpen, von S. portae und S. gramuntia im Tessin, von S. gramuntia im Wallis und von S. vestita im Mont Cenis-Gebiet. Aus Figur 13 und Tabelle 4 wird deutlich, dass mindestens bei den 4 dargestellten Merkmalen S. lucida und S. columbaria stetig ineinander übergehen, wobei sich die einzelnen Merkmalsbereiche stark überschneiden (bei der Behaarungs-Dichte besteht gar kein Unterschied). Von den übrigen geographisch benachbarten Arten (S. portae, S. gramuntia

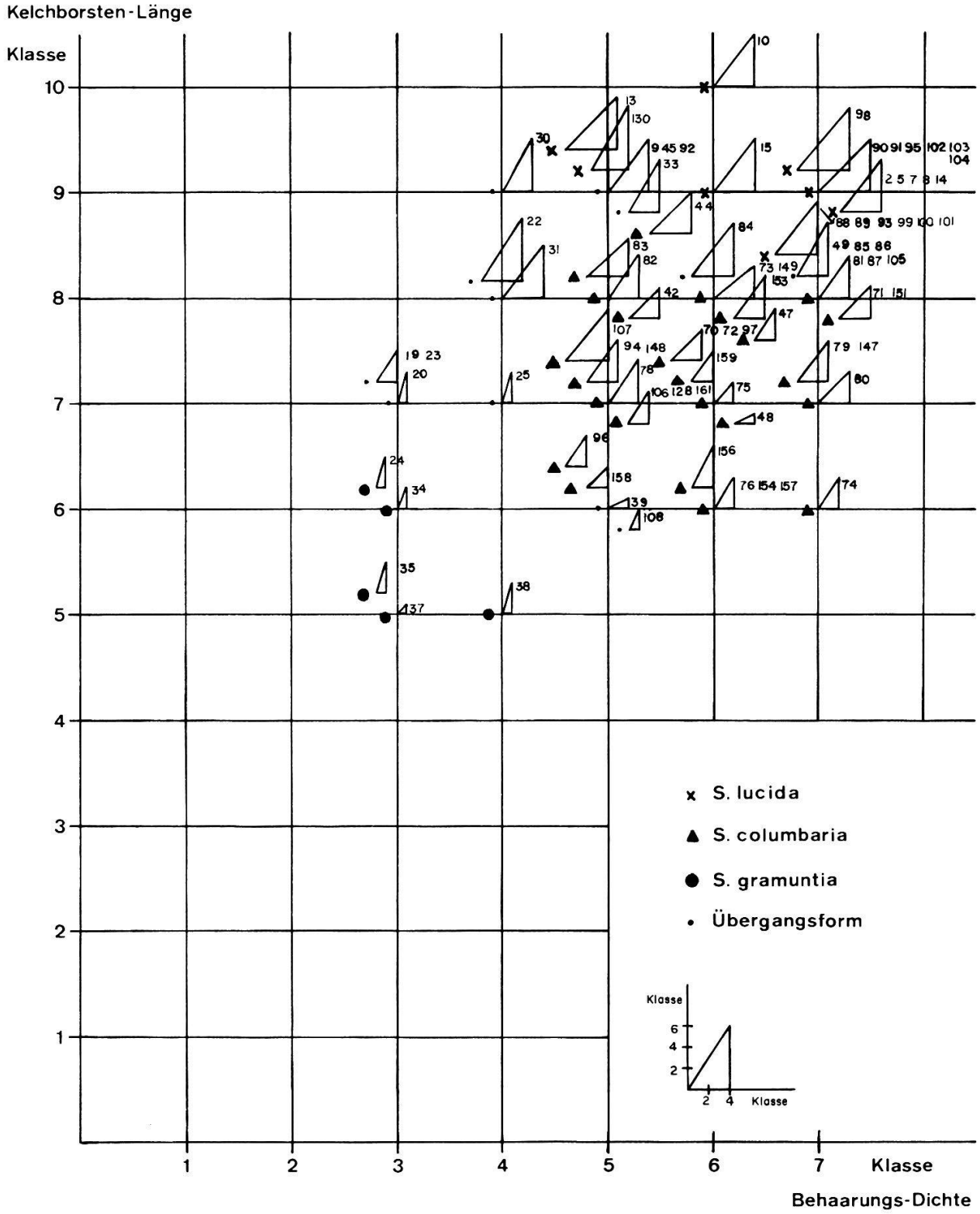


Fig. 13 Arten und Kombination von 4 Merkmalen bei Populationen von Scabiosa columbaria s.l. aus dem Gebiet von den Zentral-Alpen bis nach Nord- und West-Europa. Dreiecke mit Fundortnummern: Abszisse = Kelchborsten-Breite, Ordinate = Relative Blattabschnitt-Länge

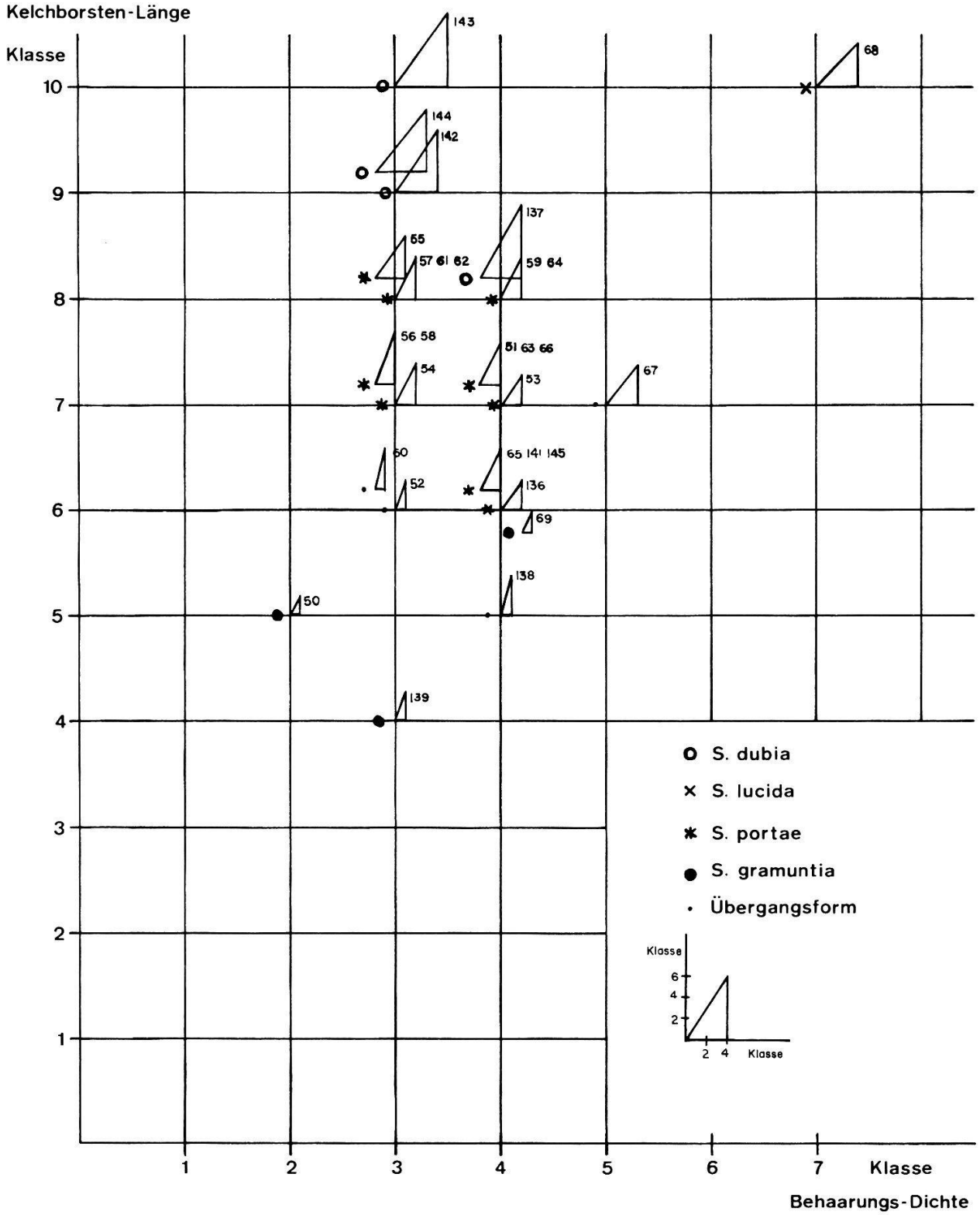


Fig. 14 Arten und Kombination von 4 Merkmalen bei Populationen von Scabiosa columbaria s.l. aus dem Gebiet der Süd-Alpen vom Tessin bis zum Gardasee. Dreiecke mit Fundortnummern: Abszisse = Kelchborsten-Breite, Ordinate = Relative Blattabschnitt-Länge

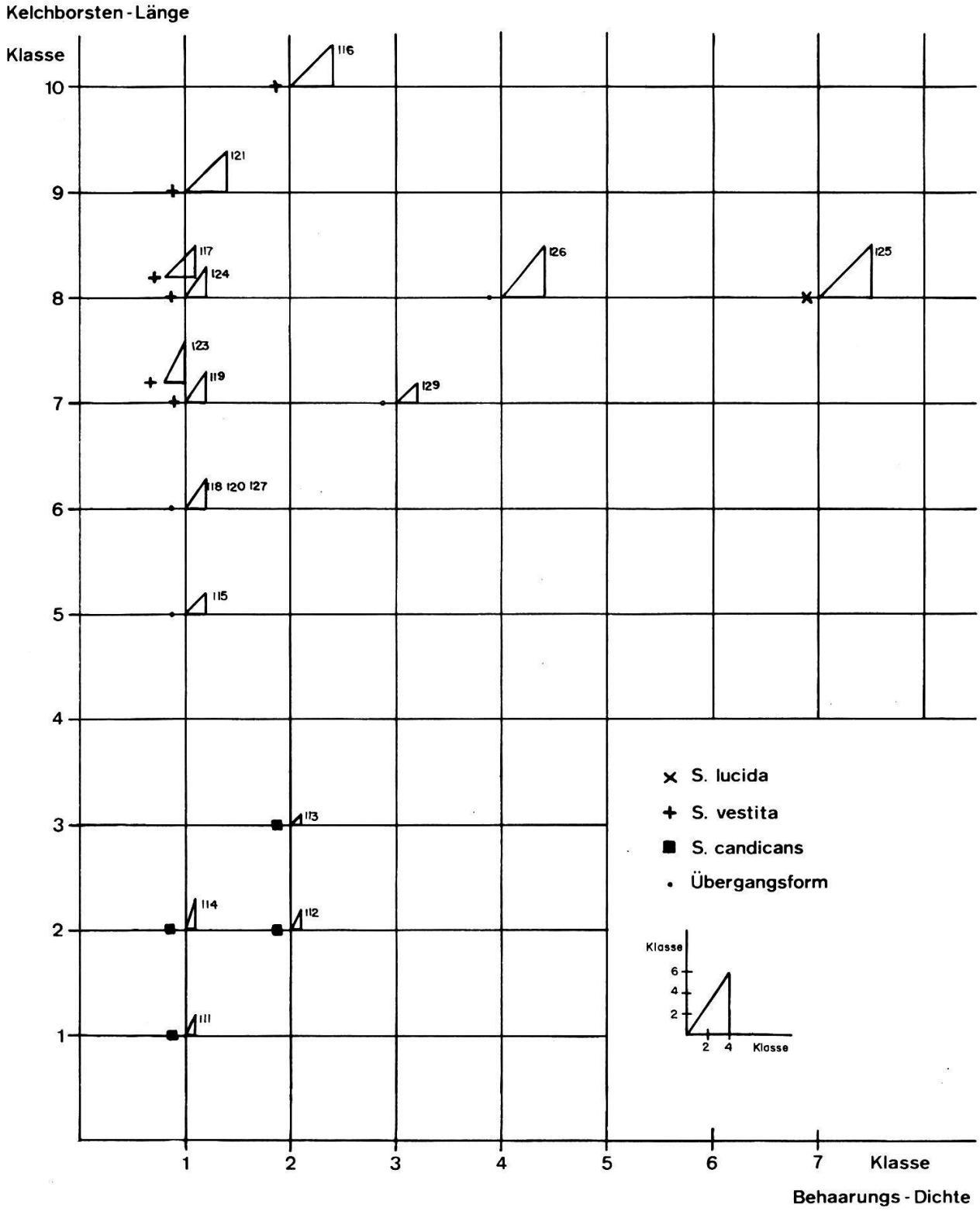


Fig. 15 Arten und Kombination von 4 Merkmalen bei Populationen von Scabiosa columbaria s.l. aus dem Gebiet der Südwest-Alpen vom Mont Cenis-Gebiet bis zum Mittelmeer. Dreiecke mit Fundortnummern: Abszisse = Kelchborsten-Breite, Ordinate = Relative Blattabschnitt-Länge

Tabelle 4 Intervalle der Merkmalsklassen bei den in den Figuren 13-15 dargestellten Arten von Scabiosa columbaria s.l.

Art	Anzahl Populationen	Intervall (Minimum - Maximum) in Klassen				
		K - L	K - B	L / B	H - D	Index
S. lucida	23	8 -10	4 - 5	4 - 6	5 - 7	24-27
S. columbaria	36	6 - 9	2 - 4	1 - 5	5 - 7	15-22
S. portae	17	6 - 8	2 - 3	3 - 5	3 - 4	15-19
S. gramuntia	8	4 - 6	1	1 - 3	3 - 4	10-13
S. vestita	6	7 -10	2 - 4	3 - 4	1 - 2	13-20
S. candicans	4	1 - 3	1	1 - 3	1 - 2	5- 7
S. dubia	4	8 -10	4 - 5	6 - 7	3 - 4	22-25

K - L : Kelchborsten-Länge

K - B : Kelchborsten-Breite

L / B : Relative Blattabschnitt-Länge

H - D : Behaarungs-Dichte

Index : Summe der 4 Klassenwerte der obigen Merkmale

Anmerkung: Die Klassenwerte der Population 52 fallen alle noch in den oben für S. gramuntia angegebenen Bereich. Sie wurde aber in Figur 14 als Uebergangsform zu S. portae bezeichnet, da Blattform und -teilung ähnlich wie bei S. portae waren (Klassenwert der Relativen Blattabschnitt-Länge nahezu = 4).

und S. vestita) unterscheidet sich S. lucida deutlich durch die Behaarungs-Dichte, von S. portae und S. gramuntia auch durch die Kelchborsten-Breite und von S. gramuntia auch durch die Kelchborsten-Länge und die Relative Blattabschnitt-Länge.

b. Scabiosa columbaria

Die Populationen von S. columbaria stammen aus den tieferen Lagen von den Nord-Alpen bis nach Nord- und West-Europa. Sie sind in geographischem Kontakt mit S. lucida im Alpengebiet und mit S. gramuntia im Gebiet zwischen Nord- und Zentral-Alpen. Von S. gramuntia unterscheiden sie sich deutlich durch die Behaarungs-Dichte und die Kelchborsten-Breite, während bei der Kelchborsten-Länge und der Relativen Blattabschnitt-Länge sich die Merkmalsbereiche überschneiden.

c. Scabiosa portae

Die Populationen von S. portae stammen aus den Süd-Alpen vom Tessin bis zum Gardasee. Sie sind in geographischem Kontakt mit Populationen von S. lucida, S. gramuntia und S. dubia. Von S. gramuntia unterscheiden sie sich in der Kelchborsten-Breite, etwas weniger deutlich in der Kelchborsten-Länge und in der Relativen Blattabschnitt-Länge und gar nicht in der Behaarungs-Dichte. Gegenüber S. dubia sind Kelchborsten-Breite und Relative Blattabschnitt-Länge gute Unterscheidungsmerkmale, etwas weniger gut ist die Kelchborsten-Länge, während die Behaarungs-Dichte keine Unterschiede zeigt.

d. Scabiosa gramuntia

Die Populationen von S. gramuntia stammen aus den Zentral- und Süd-Alpen. Sie sind in geographischem Kontakt mit S. lucida, S. columbaria, S. portae und S. dubia. Von S. dubia unterscheiden sie sich sehr deutlich in den Merkmalen Kelchborsten-Länge, Kelchborsten-Breite und Relative Blattabschnitt-Länge. In der Behaarungs-Dichte besteht kein Unterschied.

e. Scabiosa vestita

Die Populationen von S. vestita stammen aus dem Mont Cenis-Gebiet und aus den Seealpen in Süd-Frankreich. Sie sind in geographischem Kontakt mit S. lucida und S. candicans. Von S. candicans unterscheiden sie sich deutlich in der Kelchborsten-Länge und in der Kelchborsten-Breite. Bei der Relativen Blattabschnitt-Länge bestehen nur geringe, bei der Behaarungs-Dichte keine Unterschiede. Auch beim Merkmal Blütenfarbe besteht ein deutlicher Unterschied: Alle 6 Populationen von S. vestita hatten mehrheitlich rötliche Blüten, während bei den 4 Populationen von S. candicans immer mehrheitlich violettblaue bis lilafarbene Blüten beobachtet wurden.

f. Scabiosa candicans

Die Populationen von S. candicans stammen aus tieferen Lagen in Süd-Frankreich. Sie sind in geographischem Kontakt mit S. vestita.

g. Scabiosa dubia

Die Populationen von S. dubia stammen aus subalpinen bis montanen Lagen im Gebiet Comersee-Bergamasker Alpen. Sie sind in geographischem Kontakt mit S. portae und S. gramuntia.

h. Uebergangsformen

Zwischen fast allen miteinander in geographischem Kontakt stehenden Arten wurden auch mehr oder weniger deutliche Uebergangsformen gefunden (Figuren 13-15). Einzig zwischen S. dubia und S. portae, beziehungsweise S. gramuntia konnte keine Uebergangsform festgestellt werden, was aber wohl darauf zurückzuführen ist, dass im fraglichen Gebiet (Bergamasker Alpen) nur ganz wenige Populationen untersucht wurden.

Bei Arten mit relativ geringen morphologischen Unterschieden (S. lucida und S. columbaria und, wenn auch weniger untersucht, S. portae und S. gramuntia) wurden fast lückenlos alle Uebergangs-

formen gefunden. Die zu S. lucida ähnlichsten S. columbaria-Populationen und die Uebergangsformen stammen zum grössten Teil aus dem Gebiet der Nord-Alpen, die am deutlichsten von S. lucida verschiedenen S. columbaria-Populationen dagegen aus Nord- und West-Europa, dem Schweizerischen Mittelland und der Nord-Schweiz. Die Grenzziehung zwischen S. lucida und S. columbaria und die Bezeichnung als Uebergangsform bleibt so weitgehend Ermessenssache.

Bei morphologisch deutlich verschiedenen Arten (S. lucida und S. gramuntia) waren die Uebergangsformen in bezug auf die Indexzahl meist in der Nähe der einen oder anderen Art; es zeigten sich also bei einzelnen Merkmalen Genintrogressionen der zweiten Art (siehe Uebergangsformen in Figur 13 mit Behaarungs-Dichten von Klasse 3 und 4, alle aus dem Wallis).

Es ist anzunehmen, dass in Kontaktgebieten dreier Arten (zum Beispiel S. lucida, S. columbaria und S. gramuntia zwischen Nord- und Zentral-Alpen) auch Uebergangsformen zwischen allen drei Arten auftreten. Da aber die drei Arten nicht allseitig deutlich getrennt sind, ist es kaum möglich, innerhalb der untersuchten Populationen solche Formen eindeutig festzustellen.

J. ZUSAMMENFASSUNG DER BEZIEHUNGEN ZWISCHEN MORPHOLOGIE UND OEKOLOGIE

Die 9 an kultivierten Populationen untersuchten morphologischen Merkmale hängen in verschiedener, zum Teil ähnlicher Weise von mehreren der untersuchten, meist miteinander verknüpften, ökologischen Faktoren an den Fundorten und von der geographischen Lage ab.

Bei den 7 quantitativen Merkmalen nehmen im allgemeinen die Klassenwerte mit ansteigender Höhenlage und abnehmendem exponentiellen Temperaturmittel im Oberboden zu. Bei nördlicher Exposition und starker Vegetationsbedeckung treten schon in niedrigen Höhenlagen die höchsten Klassenwerte auf (nur bei Kelchborsten-Länge, Kelchborsten-Breite, Relativer Blattabschnitt-Länge und Behaarungs-Dichte untersucht). Die tiefsten Klassenwerte werden nur in den südlichen Teilen des Untersuchungsgebietes, auf der Alpensüdseite und in den Zentralalpen erreicht. Diese Beziehungen gelten im allgemeinen für Kelchborsten-Länge und Kelchborsten-Breite. Bei der Behaarungs-Dichte überwiegt dagegen die geographische Differenzierung zwischen südlichen und nördlichen Gebieten. Umgekehrt ist die geographische Differenzierung bei Höhe und Stengel-Länge unbedeutend gegenüber den anderen Beziehungen. Bei der Relativen Blattabschnitt-Länge und beim Blühbeginn zeigen neben diesen Beziehungen Populationen von Mähwiesen deutlich höhere Klassenwerte.

Rötliche Blütenfarbe scheint auf bestimmte südliche Gebiete von den Seealpen bis zu den Bergamasker Alpen und auf Höhen oberhalb 1200 m beschränkt zu sein. Geringe Verzweigung tritt vor allem in höheren Lagen oder auf Mähwiesen auf.

Die beiden im Oberboden untersuchten Faktoren pH-Wert und Stickstoffversorgung lassen keine Beziehung zur Morphologie erkennen. Dagegen dürften wohl noch andere Faktoren, die nicht direkt untersucht werden konnten, wie Wasser, beziehungsweise Trockenheit, einen Einfluss auf die morphologischen Merkmale haben.

Die kultivierten Populationen (mit Ausnahme jener von S. ochroleuca, S. "Aethiopien", S. uniseta und S. tomentosa) wurden mit 4 Merkmalen dargestellt und 7 Arten zugeordnet (S. lucida, S. columbaria, S. portae, S. gramuntia, S. vestita, S. candicans, S. dubia). Diese Arten sind geographisch mehr oder weniger getrennt, treten aber in vielen Gebieten miteinander und mit Uebergangspopulationen in Kontakt. Bei morphologisch deutlich verschiedenen Arten (S. lucida und S. gramuntia, im Wallis) sind die Uebergangspopulationen meist der einen der beiden Arten ähnlich.

IV. KREUZUNGSEXPERIMENTE

A. VERSUCHTE KREUZUNGEN UND KEIMUNGSERFOLG

Kreuzungen wurden versucht einerseits zwischen möglichst vielen verschiedenen Sippen von Scabiosa columbaria s. l. und andererseits zwischen den Artengruppen S. columbaria s.l. und S. canescens s.l., sowie vergleichsweise innerhalb der S. canescens s.l.. Folgende Sippen wurden verwendet (in Klammern die Fundortnummern, siehe Liste S. 12-31):

S. columbaria s.l.

aus dem Untersuchungsgebiet (siehe Fig. 12, S. 73)

- S. lucida (5, 8, 68, 98, 99, 101, 102, 125)
  - mit Merkmalen von S. gramuntia (9, 31)
  - mit Merkmalen von S. vestita (126)
- S. columbaria (70, 73, 74, 75, 78, 79, 106, 151)
  - mit Merkmalen von S. lucida (84, 85)
- S. portae (53, 54, 58, 59)
  - mit Merkmalen von S. gramuntia (52)
- S. gramuntia (34, 37, 69, 140)
  - mit Merkmalen von S. lucida (23)
- S. vestita (123)
  - mit Merkmalen von S. gramuntia (127)
  - mit Merkmalen von S. candicans (118)
- S. candicans (111, 113)
- S. ochroleuca (150, 155 [ausserhalb Gebiet])
- S. dubia (144)

aus anderen Gebieten

- S. columbaria Schweden (159, 160)
- S."Aethiopien" (109)
- S. uniseta (132, 135)
- S. tomentosa (110)

S. canescens s.l.

- S. canescens (162, 163, 164, 165)
- S. vestina (166,167)

Die Sippen mit Merkmalen einer anderen Sippe verhielten sich im allgemeinen wie die reinen Sippen. Sie sind im Folgenden nur extra erwähnt, wenn Unterschiede festgestellt wurden.

Ausgeführt wurden die Kreuzungen meist im Gewächshaus in den Jahren 1966 - 1969. Um Selbstbestäubung auszuschliessen, wurden die Staubblätter gleich nach Oeffnung der einzelnen Blüten entfernt, wie auch Knospen des gleichen Köpfchens, die sich erst nach einigen Tagen geöffnet hätten. Die Anzahl der bei den einzelnen Kreuzungsversuchen bestäubten Blüten schwankte stark (von einigen wenigen bis über 100).

1. Kreuzungen zwischen *Scabiosa columbaria* s.l. und *Scabiosa canescens* s.l.

Insgesamt wurden 27 Kreuzungsversuche von *S. canescens* s.str. mit der Gruppe von *S. columbaria* (mit *S. lucida*, *S. columbaria*, *S. gramuntia*, *S. vestita*, *S. ochroleuca*) oder reziprok und 7 Kreuzungsversuche von *S. vestina* mit dieser Gruppe (mit *S. columbaria*, *S. gramuntia*, *S. vestita*) oder reziprok ausgeführt, dabei aber nie Früchte erhalten. Innerhalb der Artengruppe der *S. canescens* wurden aber bei 4 von 5 Kreuzungen *S. canescens* x *S. vestina* Keimlinge (und dann fertile Pflanzen) erhalten, bei 2 Kreuzungen *S. vestina* x *S. canescens* dagegen keine.

2. Kreuzungen innerhalb *Scabiosa columbaria* s.l.

Bei den Kreuzungen innerhalb der Gruppe von *S. columbaria* s.l. entwickelte sich meist ein grosser Teil der bestäubten Blüten zu normalen Früchten. Vereinzelte Misserfolge kamen neben Erfolgen bei den verschiedensten Bastardtypen vor und waren wohl durch Bestäubung zur falschen Zeit oder ungünstige Umweltbedingungen (Temperatur, Feuchtigkeit, Schädlingsbefall) verursacht. Im Folgenden werden nur noch Kreuzungsversuche erwähnt, bei denen mindestens 1 mehr oder weniger normal ausgebildete Frucht erhalten wurde.

Die Kreuzungen zwischen 11 Sippen von S. columbaria s.l. und ihr Erfolg sind in Tabelle 5 zusammengestellt. Bei 45 von 55 Kreuzungskombinationen zwischen den 11 Sippen (mit 101 von 135 einzelnen Kreuzungen) keimte ein mehr oder weniger grosser Teil der Früchte. Die 34 Kreuzungen, bei denen keine Früchte keimten, verteilen sich auf 24 Kombinationen mit allen 11 Sippen.

Mit einer weiteren Sippe aus dem Untersuchungsgebiet (S. dubia) konnten nur an einer geschwächten Pflanze 2 Kreuzungen (mit S. portae und S. gramuntia) versucht werden. Dabei wurden 11 Früchte erhalten, welche nicht keimten.

Die Keimungsrate der Früchte bei den einzelnen Kreuzungen schwankte stark (0-100%, bei sehr unterschiedlicher Anzahl ausgesäter Früchte). In Tabelle 5 ist für jede Kreuzung mit Keimlingen und mehr als 10 ausgesäten Früchten angegeben, ob die Keimung relativ gut (+, das heisst mehr als 50%) oder relativ schlecht (-, das heisst weniger als 50%) war. Gute Keimung war nicht häufig, kam aber bei ganz verschiedenen Kreuzungskombinationen vor. Schlechte Keimung war bei fast allen Kombinationen häufig.

Die Ergebnisse lassen also keine genetischen Hindernisse bei den Kreuzungen zwischen den untersuchten Sippen von S. columbaria s.l. erkennen. Auch bei starken morphologischen Unterschieden waren Kreuzungen möglich (Beispiele: S. lucida x S. vestita, S. columbaria x S. "Aethiopien", siehe Tabelle 5). Man darf annehmen, dass die meisten oder sogar alle möglichen Kreuzungskombinationen zwischen den untersuchten Sippen unter günstigen Umständen lebensfähige Bastarde ergeben.

Tabelle 5 Kreuzungen und Keimungserfolg bei Versuchen mit 11 Sippen von Scabiosa columbaria s.l.. Zahl der Kreuzungen bei denen Keimlinge erhalten wurden

♀ \ ♂	luci	colu	port	gram	vest	cand	ochr	colS	Aeth	unis	tome
luci	---- 5 (7)	-- 3 (4)		---- 5 (10)	-- 3 (4)			- 1 (2)			
colu	++ - 4 (4)	---- 4 (4)	- 1 (1)	++ - 3 (5)	++ - 4 (4)		1 (4)	- 1 (1)	- 1 (1)		
port	+ ---- 5 (5)	+ - 2 (2)	-- 2 (2)	- 1 (2)							
gram	+++ ---- 10 (10)	---- 4 (6)	+ 1 (3)	--- 3 (4)		- 1 (1)	- 1 (1)	- 1 (1)	- 1 (1)	0 (1)	
vest	1 (1)	++ -- 4 (4)			+ -- 3 (3)	-- 2 (2)			- 1 (1)		- 1 (1)
cand	0 (1)			- 1 (1)	- 1 (1)					0 (1)	- 1 (1)
ochr		1 (2)		+ 1 (1)			++ -- 4 (4)				
colS	- 1 (1)	+ 1 (1)		+ - 2 (2)				- 1 (1)			
Aeth				0 (1)			0 (1)		-- 2 (2)		
unis	0 (1)			-- 2 (3)		-- 2 (2)				- 1 (2)	
tome				0 (1)	0 (1)	0 (1)				0 (1)	

+,- Kreuzung mit Keimlingen bei der mehr (+) oder weniger (-) als 50% von mindestens 10 Früchten keimten

luci: S. lucida colu: S. columbaria port: S. portae
gram: S. gramuntia vest: S. vestita cand: S. candicans
ochr: S. ochroleuca colS: S. columbaria Schweden
Aeth: S."Aethiopien" unis: S. uniseta tome: S. tomentosa

B. FERTILITAET DER BASTARDE

Die Bastardkeimlinge wurden im Gewächshaus grossgezogen und dann wie die Populationen von natürlichen Fundorten im Freiland (als Bastardpopulationen) kultiviert (siehe S. 9). Bei allen Kreuzungen entwickelte sich der grössere Teil der Keimlinge zu blühenden Pflanzen.

1. Pollenfertilität

Die Pollenfertilität wurde durch Auszählen von mindestens 100 unbehandelten Pollenkörnern bestimmt. Alle zusammengeschrumpften Körner wurden als steril bezeichnet. Wenn die Fertilität kleiner als 90% war, wurden 200-300 Körner ausgezählt. Die Zählungen wurden an etwa 1-10 (-21) Pflanzen bei vielen Bastard- und Elterpopulationen und an einigen Elterpflanzen ausgeführt. Mehrfachzählungen innerhalb von Pflanzen zeigten, dass die Fertilität nicht nur zufällig schwankt, sondern auch noch von unbestimmten Umwelteinflüssen abhängig ist. Bei vielen Populationen von Eltern wie Bastarden gab es immer wieder einzelne Pflanzen, deren Pollenfertilität stark vom Durchschnitt abwich. In Tabelle 6 sind deshalb nur die Ergebnisse von Populationen (von S. columbaria s.l.) mit mindestens 5 untersuchten Pflanzen zusammengestellt.

Elter- und Bastardpopulationen unterscheiden sich nicht wesentlich. Bei beiden Gruppen bilden über 90% der Populationen Pollen mit einer Fertilität von mehr als 75%. In den restlichen Fällen liegt die Fertilität im Mittel immer über 50%.

Bei den Elterpopulationen sind Zählungen bei S. lucida, S. columbaria, S. gramuntia, S. vestita, S. candicans, S. ochroleuca, S. uniseta und S. tomentosa zusammengefasst. Etwas erniedrigte Fertilität (weniger als 90%) kommt bei einem Teil der Populationen von S. lucida, S. columbaria und S. uniseta vor.

Von den 19 Bastardpopulationen mit mehr als 90% Pollenfertilität sind 8 Kreuzungen innerhalb von Sippen (S. columbaria, S. portae, S. gramuntia, S. vestita, S. ochroleuca, S. columbaria

Tabelle 6 Pollenfertilität bei Elter- und Bastardpopulationen von Scabiosa columbaria s.l.. Durchschnitt von mindestens 5 Pflanzen

	Zahl der Populationen mit Pollenfertilität von		
	90-100%	75-90%	50-75%
Elterpopulationen	8 (57%)	5 (36%)	1 (7%)
Bastardpopulationen	19 (48%)	18 (45%)	3 (7%)

Schweden, S. "Aethiopien", S. uniseta). Die restlichen 11 Populationen sind Kreuzungen zwischen verschiedenen Sippen (S. lucida, S. columbaria, S. portae, S. gramuntia, S. candicans, S. ochroleuca, S. columbaria Schweden, S. uniseta). Von den 21 Bastardpopulationen mit weniger als 90% Pollenfertilität sind nur 3 Kreuzungen innerhalb von Sippen (S. lucida, S. portae, S. "Aethiopien"). Die übrigen 18 Populationen sind Kreuzungen zwischen verschiedenen Sippen (S. lucida, S. columbaria, S. portae, S. gramuntia, S. vestita, S. "Aethiopien"). Die Zählungen an der unregelmässigen, nicht symmetrischen Auswahl von Bastardpopulationen lassen aber keine sicheren Schlüsse zu.

Die Pollenfertilität der Bastarde dürfte auch stark von jener der Mutterpflanze abhängen. Doch war es nicht mehr möglich, dies in entscheidenden Fällen nachzuprüfen. Es kann deshalb kein Einfluss des Bastardtyps auf die Pollenfertilität nachgewiesen werden. Es ist aber möglich, dass bei einem Teil der Kreuzungen zwischen verschiedenen Sippen eine geringe Reduktion der Pollenfertilität (wie sie aber auch in Populationen von natürlichen Fundorten vorkommen kann) eintritt.

2. Fruchtfertilität

Von verschiedenen Bastardpflanzen, die im Garten bei freier Insektenbestäubung wuchsen, wurden je 40-50 Früchte gesammelt. Ausserdem wurden mit einigen Bastardpflanzen im Gewächshaus Kreuzungsversuche mit verschiedenen Sippen (meist einer Eltersippe) durchgeführt.

Bei 12 von 14 untersuchten ganz verschiedenen Bastardtypen (in 18 von 22 Versuchen mit Insektenbestäubung und in 9 von 12 Versuchen mit künstlicher Kreuzung) entwickelten sich fertile Früchte. Die wenigen erfolglosen Versuche sind nicht auffällig, denn die Keimungsrate war meist gering und immer kleiner als 50%. Aehnlich geringe oder gar keine Keimung wurde auch in Parallelversuchen mit Früchten von Populationen von natürlichen Fundorten von S. lucida, S. columbaria, S. portae und S. gramuntia beobachtet.

Die Keimlinge der Bastardnachkommen entwickelten sich wie Nichtbastarde zu normalen, blühenden und fruchtenden Pflanzen. Es darf deshalb angenommen werden, dass alle innerhalb der S. columbaria s.l. hergestellten Bastardtypen normal entwickelte Nachkommen haben könnten.

C. MORPHOLOGIE DER BASTARDE

1. Abnormitäten

Alle Bastardpflanzen und ein grosser Teil der kultivierten Nichtbastarde wurden geprüft, um auffällige morphologische Abnormitäten an Blättern, Stengeln, Blüten und Früchten festzustellen. Ganz verschiedene Abnormitäten wurden gefunden wie unregelmässige, "hügelige" Blattoberflächen, verdickte oder verdrehte Blütenkopfstiele, stark zusammengedrängte Verzweigungen, Verwachsungen in Köpfchen und Blüten, Blütenkopftriebe an Stelle von Blüten, gefüllte Blüten, stark vergrösserte Spreublätter oder Aussenkelchsäume. Alle diese Abnormitäten waren relativ selten oder wenig ausgeprägt. Sie kamen bei den Bastarden und grösstenteils auch bei ganz vereinzelten Pflanzen der Nichtbastarde vor.

Eine einzige Abnormität trat relativ oft bei einem Teil der Bastardpopulationen auf, konnte aber bei Nichtbastarden nie beobachtet werden. Es handelt sich um eine unregelmässige, asymmetrische Form des Aussenkelchsaumes, wobei dieser in einer Richtung deutlich länger als normal ausgebildet ist. Die Asymmetrie kann verschieden stark ausgeprägt sein und tritt nur bei einem Teil der Früchte eines Köpfchens auf. In Tabelle 7 ist das Vorkommen dieser Abnormität für alle Bastardpopulationen mit mindestens 5 beobachteten Pflanzen zusammengestellt.

Eine deutliche Tendenz lässt sich erkennen: Beim überwiegenden Teil der Bastardpopulationen zwischen den Gruppen S. portae und S. gramuntia einerseits und S. lucida und S. columbaria andererseits tritt diese Abnormität meist häufig auf (bei mehr als 25% der Pflanzen). Sie kommt nur bei 2 von 17 Bastardpopulationen zwischen den erwähnten Gruppen gar nicht vor. Bei beiden handelt es sich, im Gegensatz zu den anderen Kreuzungen zwischen diesen Gruppen, um Kreuzungen mit einer atypischen S. lucida, welche sich in der Behaarungs-Dichte kaum von S. gramuntia oder S. portae unterscheidet (vergleiche die Uebergangsformen 31 in Fig. 13 und 126 in Fig. 15, S. 78, 80). Bei Bastarden

Tabelle 7 Abnormer Aussenkelchsaum bei Bastardpopulationen von Scabiosa columbaria s.l. mit mindestens 5 Pflanzen. Anteil der Populationen bei denen mindestens bei 25% der Pflanzen teilweise abnormer, unregelmässiger Aussenkelchsaum auftrat

♀ \ ♂	luci	colu	port	gram	vest	cand	ochr	colS	Aeth	unis
luci	0 (1)	0 (1)		0 (1)*	0 (2)					
colu	0 (3)	0 (2)	1 (1)	2 (3)*	0 (3)				0 (1)	
port	1 (2)	1 (1)	0 (2)	0 (1)						
gram	6 (7)	2 (2)	0 (1)	0 (2)		0 (1)			0 (1)	
vest		0 (3)			0 (2)				0 (1)	
cand										
ochr				0 (1)*			0 (4)			
colS		0 (1)		0 (1)*				0 (1)		
Aeth									0 (2)	
unis				0 (2)		0 (1)				0 (1)

* Population bei der die Abnormität vereinzelt (bei weniger als 25% der Pflanzen) auftrat.

luci: S. lucida colu: S. columbaria port: S. portae
gram: S. gramuntia vest: S. vestita cand: S. candicans
ochr: S. ochroleuca colS: S. columbaria Schweden
Aeth: S."Aethiopien" unis: S. uniseta

innerhalb der erwähnten Gruppen kommt die Abnormität nie vor. Ganz vereinzelt tritt sie auch bei den Bastarden S. ochroleuca x S. gramuntia und S. columbaria Schweden x S. gramuntia auf.

2. Vererbung morphologischer Merkmale

a. Quantitative Merkmale

Die Vererbung der auf den Seiten 37-40 definierten 7 quantitativen morphologischen Merkmale wurde bei allen Bastardpopulationen von S. columbaria s.l. geprüft, bei denen mindestens 6 Messwerte zur Verfügung standen und deren Eltern sich im betreffenden Merkmal deutlich unterschieden. Der minimale Unterschied zwischen den Eltern wurde für die Kelchborsten-Länge auf 2 Klassen, für die übrigen 6 Merkmale (Kelchborsten-Breite, Relative Blattabschnitt-Länge, Behaarungs-Dichte, Höhe, Stengel-Länge, Blühbeginn) auf 3 Klassen festgesetzt. Er wurde gewählt nach Vergleichen von Messungen aus 2 verschiedenen Jahren bei etwa 10-20 Elterpflanzen. Bei 90-95% der Pflanzen hatten sich dabei für die Kelchborsten-Länge Unterschiede bis zu 0.9 Klassen, für die anderen 6 Merkmale von bis zu 1.3 bis gegen 2.0 Klassen ergeben.

In Tabelle 8 ist für die 7 Merkmale angegeben, wie weit die einzelnen Bastardpopulationen vom Elter mit dem grösseren Klassenwert (in % des Unterschiedes zwischen den Eltern) entfernt sind. Es bedeuten also:

0%: Bastarde im Mittel wie der Elter mit dem grösseren Klassenwert;

50%: Bastarde im Mittel mit genau intermediärem Klassenwert;

100%: Bastarde im Mittel wie der Elter mit dem kleineren Klassenwert.

Bei der Kelchborsten-Länge ist die Vererbung nicht völlig intermediär. Der Durchschnitt von 36% in Tabelle 8 ist nach dem t-Test mit fast 99% Wahrscheinlichkeit von 50% (intermediär) verschieden. Das bedeutet, dass der Klassenwert von Bastarden im Durchschnitt näher beim Klassenwert des Elter mit den län-

Tabelle 8 Vererbung von 7 Merkmalen bei Bastardpopulationen von Scabiosa columbaria s.l., deren Eltern sich deutlich unterscheiden (siehe Text) und bei denen 6 Messwerte gemittelt werden konnten. Differenz zwischen dem in Klassen grösseren der beiden Elterwerte und dem Bastardmittelwert in % der Differenz zwischen den beiden Elterwerten

Bastardtyp	$100 \cdot \frac{\text{grösserer Elterwert - Bastardmittelwert}}{\text{grösserer Elterwert - kleinerer Elterwert}}$ (in Klassen)						
	K-L	K-B	L/B	H-D	Hö	St	Blü
luc♀ x col♂	30						
♂ x ♀	9	23			37		
♂ x ♀	59	60			61		
luc♂ x por♀		40			9		40
luc♀ x gra♂	52	87	61		50	74	41
♂ x ♀	27	62			63		37
♂ x ♀	17	74					
♂ x ♀	66	76					
♂ x ♀	22						
luc♀ x ves♂	32	53		33			
col♀ x col♂	45						
♀ x ♂	45						
col♀ x gra♂	19						67
♂ x ♀			59				
col♀ x ves♂				45			40
gra♀ x gra♂	29					62	
ves♀ x ves♂							67
uni♀ x uni♂			55				
uni♀ x gra♂			45				
(gra x col)♀ x gra♂	54						
(gra x col)♀ x can♂							64
Mittelwert	36*	59	55	39	44	68	51

* Nach t-Test mit mehr als 95% Wahrscheinlichkeit von 50 verschieden

K-L: Kelchborsten-Länge K-B: Kelchborsten-Breite

L/B: Relative Blattabschnitt-Länge H-D: Behaarungs-Dichte

Hö: Höhe St: Stengel-Länge Blü: Blühbeginn

luc: S. lucida col: S. columbaria por: S. portae gra: S. gramuntia

ves: S. vestita can: S. candicans uni: S. uniseta

geren Kelchborsten liegt, dass sich also lange Kelchborsten gegenüber kurzen teilweise dominant vererben. Für die absoluten Längen (ohne Klasseneinteilung) ist die Abweichung von genau intermediärer Vererbung geringer. Der Durchschnitt liegt noch bei 41%.

Bei der Kelchborsten-Breite sind die Bastarde im Durchschnitt 59% vom Elter mit den breiteren Kelchborsten entfernt. Die Abweichung von 50% ist aber nicht gesichert. Allerdings ist bei diesem Merkmal die Messunsicherheit bei den Eltern sehr gross (1 Klasse). Bei den hier fraglichen Messungen der Eltern dürften allfällige Ungenauigkeiten vorwiegend zu Klassenwerten geführt haben, die etwas zu klein sind. Wenn man dies berücksichtigt, müsste der Durchschnitt der Bastarde grösser als 59% sein und sehr wahrscheinlich gesichert von 50% abweichen. Wahrscheinlich sind also schmale Kelchborsten gegenüber breiten teilweise dominant.

Bei den restlichen 5 Merkmalen stehen viel zu wenig Bastardpopulationen zum Vergleich zur Verfügung. Alle vorkommenden Abweichungen können zufällig oder durch Ungenauigkeit bedingt sein.

Alle Merkmale scheinen sich also mehr oder weniger intermediär (mit höchstens teilweiser Dominanz) zu vererben. Die Ausprägung der Merkmale dürfte durch mehrere Gene gesteuert sein. So wurden durch Kreuzungen mit einer Vielzahl verschiedener Eltern bei jedem quantitativen Merkmal fast alle denkbaren Zwischenformen erhalten.

b. Blütenfarbe

Rötliche Blütenfarbe (Definition S. 40) trat nur bei 3 Bastardpopulationen mit wenigstens 6 Pflanzen bei mindestens der Hälfte der Pflanzen auf: bei S. vestita mit Merkmalen von S. gramuntia (Fundort 127) x S. columbaria (74), bei S. lucida mit Merkmalen von S. vestita (126) x S. vestita mit Merkmalen von S. gramuntia (127) und bei S. columbaria (74) x S. lucida mit Merkmalen von S. vestita (126). Die Blütenfarbe der Eltern ist nicht sicher bekannt. Doch lassen Beobachtungen bei anderen Kreuzungen vermuten, dass beide Eltern Gene für "rötliche Blütenfarbe" haben

müssen, damit die Farbe bei den Nachkommen sichtbar wird; das heisst, sie dürfte sich mehr oder weniger rezessiv vererben.

Dagegen erschien die Blütenfarbe bei den Bastarden zwischen S. ochroleuca und S. gramuntia qualitativ intermediär. Sie war blass gelblich, gemischt mit blassem Violett. Die violetten Töne zeigten sich vor allem an den Staubbeuteln und auch, besonders bei den Randblüten, an den Kronzipfeln, während Röhre und Schlund der Kronen vorwiegend gelblich erschienen.

D. ZUSAMMENFASSUNG DER KREUZUNGSEXPERIMENTE

Innerhalb der Gruppe der S. columbaria s.l. konnten mit allen für die Kreuzungsexperimente verwendeten Sippen Bastarde erhalten werden (mit Ausnahme der nur zweimal geprüften S. dubia). Samenbildung und Keimung bei den einzelnen Kreuzungen hingen stark von verschiedenen äusseren Umständen ab. Die Fertilität von Pollen und Früchten war bei den verschiedenen Bastardtypen nicht wesentlich anders als bei den Nichtbastarden. Es fanden sich keine eindeutigen Hinweise auf genetische Hindernisse bei Kreuzungen zwischen den untersuchten Sippen von S. columbaria s.l.. Bei Kreuzungen zwischen den Gruppen S. lucida und S. columbaria einerseits und S. portae und S. gramuntia andererseits trat oft teilweise eine kleine Abnormität (unregelmässiger, asymmetrischer Aussenkelchsaum) auf, die aber wohl kaum eine wesentliche Bedeutung für Entwicklung und Fortpflanzung hat.

Die 8 untersuchten Merkmale vererben sich meist mehr oder weniger intermediär. Bei einigen (Kelchborsten-Länge, Kelchborsten-Breite, Blütenfarbe) konnte eine teilweise Dominanz festgestellt oder vermutet werden. Bei den übrigen (Relative Blattabschnitt-Länge, Behaarungs-Dichte, Höhe, Stengel-Länge, Blühbeginn) sind die genauen Untersuchungen zu wenig zahlreich, um allfällige Dominanz zu erkennen. Durch Kreuzungen mit einer Vielzahl verschiedener Eltern wurden bei jedem Merkmal fast alle möglichen Zwischenformen erhalten.

Zahlreiche Kreuzungen zwischen den Gruppen S. columbaria s.l. und S. canescens s.l. führten nie zu einem Erfolg. Innerhalb von S. canescens s.l. konnten aber auch Bastarde (S. canescens s.str. x S. vestina) hergestellt werden.

V. DISKUSSION

A. MORPHOLOGIE UND OEKOLOGIE

Einige der untersuchten ökologischen Faktoren sind mehr oder weniger voneinander abhängig, und deshalb ergaben sich bei diesen ähnliche Beziehungen zu den genetisch bedingten morphologischen Merkmalen[4]. 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

---

[4]Die 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 Uebergangsgebiet 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 Behaarungs-Dichte 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 Behaarungs-Dichte 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 Klassenwerte[5], 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.

---

[5]Die 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 Aussenkelche 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

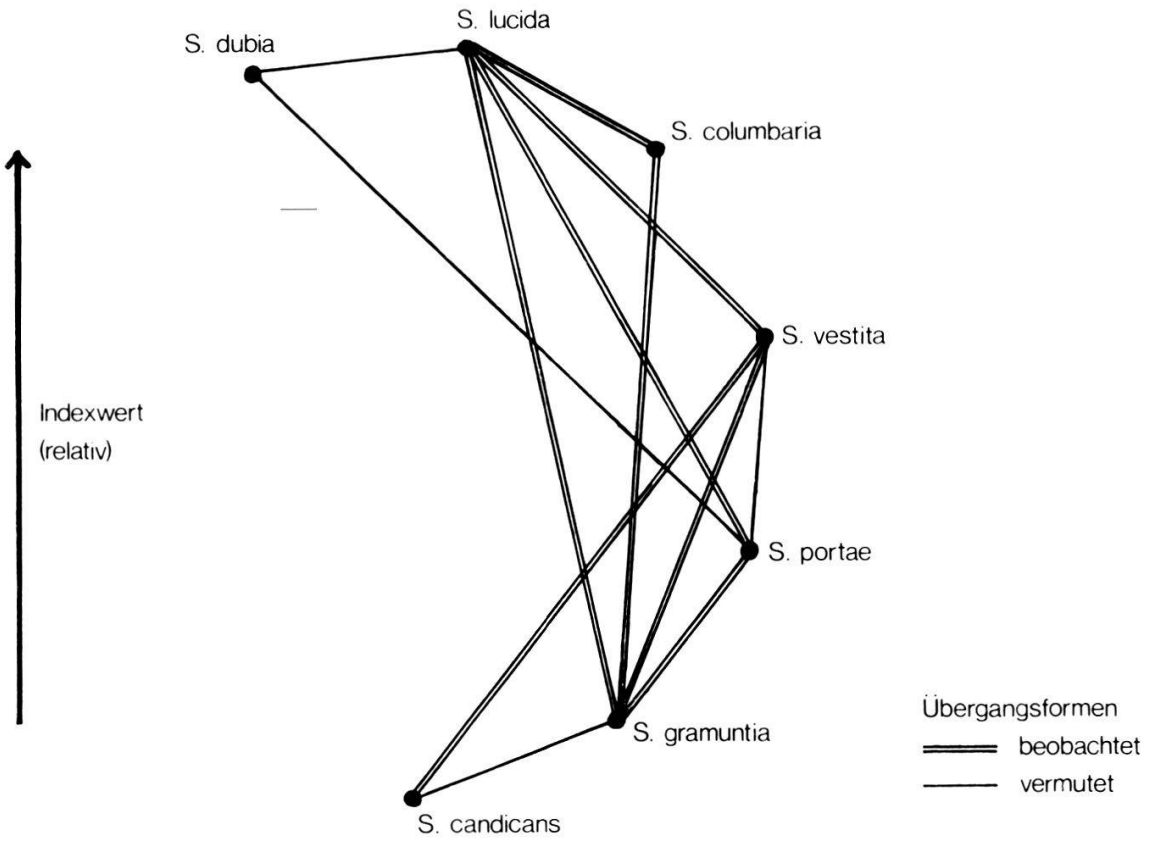


Fig. 16 Stark vereinfachte Verwandtschaftsbeziehungen bei 7 Arten von Scabiosa columbaria s.l. (Erklärung siehe Text)

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 Alpensüdseite 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 reliktartige 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 Umweltbedindingungen 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/mm^2. 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/mm^2.

5. Kelchborsten-Länge 4-6 mm, Kelchborsten-Breite 0.2-0.3 mm, Relative Blattabschnitt-Länge 5-8. Behaarungs-Dichte 0-4 Haare/mm^2. 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/mm^2. 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/mm^2, 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/mm^2. Nordschweiz, kollin. S. ochroleuca

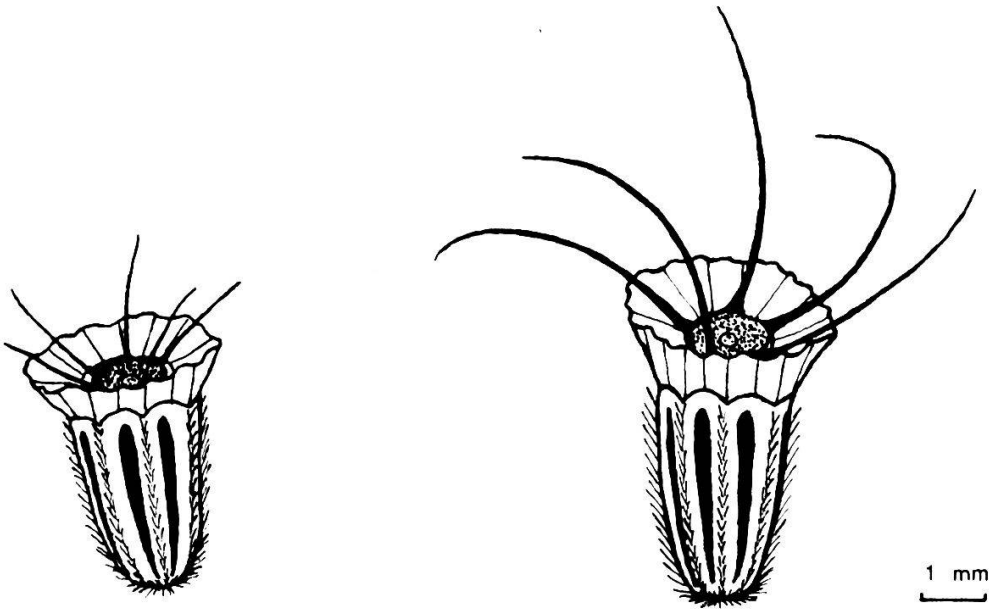


Fig. 17 Früchte mit Kelchborsten. Links Scabiosa gramuntia, rechts S. lucida

Z U S A M M E N F A S S U N G

Untersucht wurden die folgenden S i p p e n von Scabiosa columbaria L. s.l. aus dem mittleren und westlichen Alpengebiet: Scabiosa lucida Vill., S. columbaria L. s.str., S. portae A. Kerner, S. gramuntia L., S. vestita Jordan, S. candicans Jordan und S. dubia Vel. (Untersuchungsgebiet siehe Fig. 12, S. 73). Einzelne Vertreter von S. tomentosa Cav. aus Spanien, von S. uniseta Savi aus dem Apennin, von S.columbaria s.str. und S. ochroleuca L. aus Nord- und West-Europa und eine Sippe aus Aethiopien wurden auch einbezogen (S. 8).

Zahlreiche Pflanzen von den untersuchten Populationen wurden im Versuchsgarten kultiviert und in ihren M e r k m a l e n verglichen. 7 quantitative und 2 qualitative Merkmale wurden für nähere Untersuchungen ausgewählt (S. 32-40).

Die C h r o m o s o m e n z a h l e n , welche an Vertretern verschiedener Sippen von S. columbaria überprüft wurden, stimmen mit der Literatur überein: Alle untersuchten Pflanzen erwiesen sich als diploid mit 2n = 16 (S. 36).

Die natürlichen Fundorte von S. columbaria s.l. wurden ö k o l o g i s c h untersucht; auch einige pflanzensoziologische Beobachtungen wurden gemacht (S. 12-31 und 65-68).

Die Ergebnisse lassen vielfältige B e z i e h u n g e n zwischen Oekologie und Morphologie innerhalb der Gruppe der Scabiosa columbaria erkennen. Die meisten quantitativen morphologischen Merkmale waren mit der Höhenlage, der Bodentemperatur, der Exposition und dem Deckungsgrad der Vegetation korreliert. Dies zeigte sich deutlich bei Länge und Breite der Kelchborsten, bei der relativen Länge der Blattabschnitte des obersten Stengelblattpaares, bei der Höhe der Pflanzen und bei der Stengel-Länge. Die erwähnten ökologischen Faktoren waren auch mit dem Blühbeginn korreliert. Andererseits schienen weder Stickstoff-Versorgung

noch pH-Wert im Oberboden auf die morphologischen Merkmale von S. columbaria s.l. einzuwirken (S. 53-70).

Der Einfluss der B e w i r t s c h a f t u n g auf die Differenzierung innerhalb von S. columbaria s.l. zeigte sich vor allem beim Blühbeginn: Die kultivierten Mähwiesen-Populationen blühten im Durchschnitt etwa 4 Wochen vor den Vergleichs-Populationen von nicht gemähten Wiesen. Ausserdem war bei den Mähwiesen-Populationen die relative Länge der Blattabschnitte kleiner als bei den Vergleichs-Populationen (S. 63).

Beziehungen zwischen g e o g r a p h i s c h e r Verbreitung und Morphologie waren deutlich bei der Behaarungs-Dichte von Rosettenblättern, welche von Norden nach Süden zunahm. Dies war das einzige quantitative Merkmal, das nur schwach mit ökologischen Faktoren korreliert war. Bei den 6 übrigen quantitativen Merkmalen war es umgekehrt: Es zeigte sich keine oder nur eine schwache geographische Differenzierung; dagegen war die Korrelation mit ökologischen Faktoren, wie erwähnt, relativ deutlich (S. 71-76).

Die V e r b r e i t u n g s g e b i e t e der untersuchten Sippen berühren sich und überschneiden sich teilweise. In den Kontaktgebieten wurden zahlreiche Uebergangsformen gefunden, welche anscheinend durch Bastardierungen und Genintrogressionen entstanden sind. Dies betrifft vor allem Scabiosa lucida und S. columbaria s.str. auf der Alpennordseite, sowie S. portae und S. gramuntia auf der Alpensüdseite (S. 77-84).

Zahlreiche K r e u z u n g s e x p e r i m e n t e zwischen verschiedenen Vertretern der Gruppe der S. columbaria wurden ausgeführt. Es wurden keine Hinweise auf genetische Hindernisse zwischen den untersuchten Sippen gefunden: Samenkeimung wie Fertilität der Bastarde waren fast immer normal. Die Merkmale der Bastarde waren mehr oder weniger intermediär; bei einzelnen Merkmalen konnte jedoch eine teilweise Dominanz festgestellt werden (S.87-100).

Innerhalb der G a t t u n g scheint Scabiosa columbaria s.l. eine isolierte Gruppe zu sein. Trotz zahlreicher Versuche konnten keine Bastarde erhalten werden zwischen verschiedenen Vertretern

von S. columbaria und solchen von S. canescens Waldst. et Kit. s.l., der wahrscheinlich mit S. columbaria nächst verwandten Gruppe (S. 88).

Die nahe V e r w a n d t s c h a f t zwischen den Sippen von Scabiosa columbaria s.l. wird diskutiert. Es ergeben sich deutliche Hinweise, dass die weit verbreitete S. columbaria s.str. nacheiszeitlich aus Bastardierungen zwischen S. lucida und S. gramuntia hervorgegangen ist und sich insbesondere nach der Waldrodung durch den Menschen verbreiten konnte: Experimentelle Bastarde und natürliche Uebergangsformen zwischen S. lucida und S. gramuntia liessen sich manchmal nicht von S. columbaria unterscheiden; diese Sippe ist vorwiegend auf vom Menschen geschaffene Standorte beschränkt. S. portae dürfte sich ähnlich entwickelt haben, allerdings mit stärkerem Einfluss von S. gramuntia. Bastardierungen, Introgressionen und Genaustausch dürften bei der Evolution der ganzen formenreichen Gruppe von S. columbaria eine wesentliche Rolle gespielt haben (S. 107-111).

Ein S c h l ü s s e l zur Gruppe der S. columbaria im Untersuchungsgebiet grenzt 8 Arten ab (S. 112-113).

R É S U M É

Le travail présent traite de la morphologie et de l'écologie de l'espèce collective Scabiosa columbaria L. dans la région des Alpes centrales et de l'ouest. Les t a x a suivants ont été examinés: Scabiosa lucida Vill., S. columbaria L. s.str., S. portae A. Kerner, S. gramuntia L., S. vestita Jordan, S. candicans Jordan et S. dubia Vel. (région examinée voir fig. 12, p. 73). Quelques représentants de S.tomentosa Cav. d'Espagne, de S. uniseta Savi des Apennins, de S. columbaria s.str. et de S. ochroleuca L. du Nord et de l'Ouest de l'Europe ainsi qu'un taxon d'Éthiopie ont également été pris en considération (p. 8).

De nombreuses plantes des populations examinées ont été cultivées dans un jardin expérimental, et on en a comparé certains c a r a c t è r e s . On a retenu 7 caractères quantitatifs et 2 caractères qualitatifs pour des analyses plus détaillées (p. 32-40).

Les n o m b r e s c h r o m o s o m i q u e s observés chez quelques représentants de plusieurs taxa de S. columbaria concordent avec les données de la littérature: toutes les plantes examinées se sont révélées être diploides avec 2n = 16 (p. 36).

L' é c o l o g i e des stations naturelles de S. columbaria s.l. a été examinée et quelques observations phytosociologiques ont été faites (p. 12-31 et 65-68).

Les résultats indiquent des r e l a t i o n s complexes entre l'écologie et la morphologie dans le groupe de Scabiosa columbaria. La plupart des caractères morphologiques quantitatifs ont été corrélés avec l'altitude, la température du sol, l'exposition et l'état de la couverture végétale. Une corrélation étroite a été observée avec: la longueur et la largeur des soies calicinales, la longueur relative des segments des feuilles les plus hautes de la tige, la hauteur des plantes et la longueur de la tige. Les facteurs écologiques mentionnés ont aussi été corrélés

avec le début de la floraison. En outre ni l'approvisionnement en azote, ni la valeur du pH dans l'horizon superficiel du sol n'ont paru influencer la morphologie de S. columbaria s.l. (p. 53-70).

L' influence de l' e x p l o i t a t i o n sur la différentiation de S. columbaria s.l. s'est manifestée surtout dans la floraison: en culture les populations des prés fauchés ont fleuri en moyenne environ 4 semaines avant les populations comparables des prés non fauchés. En outre la longueur relative des ségments des feuilles a été plus petite dans les populations des prés fauchés que dans celles des prés non fauchés (p. 63).

En ce qui concerne les relations entre la distribution g é o - g r a p h i q u e et la morphologie, la densité de la pubescence des feuilles de rosette augmente clairement du Nord au Sud. C' est le seul caractère quantitatif qui n'ait eu qu'une faible corrélation avec des facteurs écologiques. Pour les 6 autres caractères quantitatifs étudiés, on a constaté l'inverse. Ils ne se sont que peu ou pas du tout différenciés géographiquement et la corrélation avec des facteurs écologiques, comme mentionné, a été relativement étroite (p. 71-76).

Les a i r e s d e d i s t r i b u t i o n des taxa examinés se superposent partiellement. Dans les régions de contact de nombreuses formes intermédiaires ont été trouvées. Apparemment elles représentent des produits d'hybridations et d'introgressions. Ceci concerne surtout Scabiosa lucida et S. columbaria s.str. dans la partie septentrionale des Alpes comme aussi S. portae et S. gramuntia dans la partie méridionale (p. 77-84).

De nombreuses e x p é r i e n c e s d e c r o i s e m e n t entre divers représentants du groupe de S. columbaria ont été effectuées. On n'a pas trouvé d'indications de barrières d'incompatibilité entre les taxa examinés. Le pourcentage de germination ainsi que la fertilité des hybrides ont presque toujours été normaux. Les hybrides ont représenté un type intermédiaire entre les parents; toutefois une dominance partielle de quelques caractères a pu être observée (p. 87-100).

Scabiosa columbaria s.l. semble être un groupe isolé dans le genre Scabiosa. Malgré de nombreux essais, aucun hybride n' a été obtenu entre différents représentants de S. columbaria et de S. canescens Waldst. et Kit. s.l., le groupe probablement le plus proche de S. columbaria (p. 88).

L'existence d'une parenté étroite entre les taxa de S. columbaria s.l. est examinée. Il y a des indications claires que S. columbaria s.str., qui est très répandue, soit le produit d'hybridations entre S. lucida et S. gramuntia après l'époque glaciaire. Par la suite, pariculièrement après le défrichement des forêts, elle a pu se répandre. Les hybrides expérimentaux et les formes intermédiaires naturelles entre S. lucida et S. gramuntia ne se sont pas toujours différenciés de S. columbaria; ce taxon se trouve surtout sur des stations modifiées par l'homme. S. portae semble avoir une origine semblable, mais avec une influence plus forte de S. gramuntia. L' hybridation, l' introgression et l' échange génétique ont sûrement joué un rôle essentiel dans l' évolution de tout le groupe polymorphe de S. columbaria (p. 107-111).

On présente une clef pour les 8 espèces de S. columbaria s.l. de la région examinée (p. 112-113).

S U M M A R Y

The present paper deals with morphology and ecology of the collective species Scabiosa columbaria L. from the central and western Alps. The following t a x a of this group were studied: Scabiosa lucida Vill., S. columbaria L. s.str., S. portae A. Kerner, S. gramuntia L., S. vestita Jordan, S. candicans Jordan and S. dubia Vel. (studied area see fig. 12, p. 73). In addition representatives of S. tomentosa Cav. from Spain, S. uniseta Savi from the Apennins, S. columbaria s.str. and S. ochroleuca L. from northern and western Europe as well as some material from Ethiopia, were investigated (p. 8).

Numerous plants from the studied populations were kept in the experimental field and their c h a r a c t e r s were scored. Subsequently, 7 quantitative and 2 qualitative characters were chosen for a more detailed analysis (p.32-40).

The c h r o m o s o m e n u m b e r s studied in representatives of various taxa of S. columbaria stay in agreement with the data from the literature: all examined plants proved to be diploid with 2n = 16 (p. 36).

The natural habitats of S. columbaria s.l. were investigated in respect to their e c o l o g y ; some phytosociological observations were also made (p. 12-31 and 65-68).

The results point to complexe r e l a t i o n s between ecology and morphology within the group of Scabiosa columbaria. Most of the quantitative morphological characters were correlated with altitude, soil temperature, exposure and degree of the vegetation cover. Clear correlation was observed with: length and breath of the calyx bristles, relative length of the leaf segments in the uppermost pair of stem leaves, height of the plants and length of their stems. The ecological factors mentioned above were also correlated with the beginning of flowering. On the other hand,

neither the nitrogen supply nor pH values in the topsoil seemed to cause any specific morphological variation within the group of S. columbaria (p. 53-70).

The influence of m a n a g e m e n t on the differentiation within S. columbaria s.l. manifested itself chiefly in some fluctuations of the beginning of flowering: on the average, cultivated meadow populations began to flower about 4 weeks earlier than the control samples from not mown grasslands. In addition to this, in meadow plants the relative length of leaf segments was smaller than in the control samples (p. 63).

As to the relations between the g e o g r a p h i c a l distribution and morphology, the density of the pubescence of the rosette leaves increased clearly along a north-south gradient. It should be noted that this was the only quantitative character which showed only a low degree of correlation with the ecological factors. For the other 6 quantitative characters the pattern was the opposite: there was no or only weak geographical differentiation and, as already mentioned, relativly strong correlation with ecological factors (p. 71-76).

The d i s t r i b u t i o n a r e a s of the studied taxa are partially overlapping. In the regions where some of them come into contact, various intermediate forms were found; they apparently represent products of hybridization and introgression. This concerns mainly Scabiosa lucida and S. columbaria s.str. on the northern side and was also the case with S. portae and S. gramuntia on the southern side of the Alps (p. 77-84).

Numerous e x p e r i m e n t a l c r o s s e s between various representatives of the S. columbaria group were performed. There was no indication of incompatibility barriers occurring between the investigated taxa: seed germination as well as fertility of the hybrids proved to be nearly always normal. The hybrids represented mostly an intermediate type between the parents; sometimes, however, a partial dominance of some characters could be seen (p. 87-100).

Within the g e n u s , Scabiosa columbaria s.l. seems to be an isolated group. Despite numerous attempts, no hybrids were obtained from crosses between various representatives of S. columbaria and those of S. canescens Waldst. et Kit. s.l., the group supposed to be the nearest relative of S. columbaria (p. 88).

The close r e l a t i o n s h i p occurring between the taxa of Scabiosa columbaria s.l. is discussed. There is a strong indication that the widely distributed S. columbaria s.str. has originated after the glaciations from crosses between S. lucida and S. gramuntia and could spread mainly after man had cleared the forests: experimental hybrids and natural intermediates between S. lucida and S. gramuntia were sometimes not at all different from S. columbaria; this taxon is mainly restricted to man-made habitats. S. portae seems to have originated in a similar way but with a stronger influence from S. gramuntia. Hybridization, introgression and gene flow were apparently of great importance in the evolution of the whole polymorphic group of S. columbaria (p. 107-111).

A k e y to the 8 species of S. columbaria s.l. in the studied area is presented (p. 112-113).

L I T E R A T U R

ANTONIETTI, A., 1968: Le associazioni forestali dell'orizzonte submontano del Cantone Ticino su substrati pedogenetici ricchi di carbonati. Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchswes. 44, 81-226.

BINZ, A. u. A. BECHERER, 1970: Schul- und Exkursionsflora für die Schweiz. 14. Aufl., Basel, 421 S.

BURNAT, E., 1892-1916: Flore des Alpes Maritimes. 6 Bde., Genève.

CLAUSEN, J. und W.M. HIESEY, 1958: Phenotypic expression of genotypes in contrasting environments. Scott. Plant Breed. Stat. Rep., 41-51.

EHRENDORFER, F., 1962: Cytotaxonomische Beiträge zur Genese der mitteleuropäischen Flora und Vegetation. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 75, 137-152.

FIORI, A., 1923-1929: Nuova Flora Analitica d'Italia. 2 Bde., Firenze.

FREY, L., 1969: Chromosome numbers in the genus Scabiosa L.. Fragm. Flor. Geobot. 15, 179-184.

GIGON, A., 1968: Stickstoff- und Wasserversorgung von Trespen-Halbrockenrasen (Mesobromion) im Jura bei Basel. Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich, 38, 28-85.

- 1971: Vergleich alpiner Rasen auf Silikat- und auf Karbonatboden. Veröff. Geobot. Inst. Rübel, Zürich, 48, 159 S.

HESS, H.E., E. LANDOLT u. R. HIRZEL, 1967-1972: Flora der Schweiz. 3 Bde., Basel.

KINZEL, W., 1920: Frost und Licht als beeinflussende Kräfte bei der Samenkeimung. Nachtrag II. Stuttgart, 187 S.

KRENDL, F., 1967: Cytotaxonomie der Galium mollugo-Gruppe in Mitteleuropa. Oesterr. Bot. Z. 114, 508-549.

LANDOLT, E., 1967: Gebirgs- und Tieflandsippen von Blütenpflanzen im Bereich der Schweizer Alpen. Bot. Jb. 86, 463-480.

- 1970: Mitteleuropäische Wiesenpflanzen als hybridogene Abkömmlinge von mittel- und südeuropäischen Gebirgssippen und submediterranen Sippen. Feddes Repert. 81, 61-66.

- 1971: Oekologische Differenzierungsmuster bei Artengruppen im Gebiet der Schweizerflora. Boissiera 19, 129-148.

LöVE, A. u. D. LöVE, 1961: Chromosome numbers of Central and Northwest European plant species. Opera Bot. 5, 581 S.

OBERDORFER, E., 1970: Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Süddeutschland und die angrenzenden Gebiete. 3. Aufl., Stuttgart, 987 S.

PALLMANN, H., E. EICHENBERGER und A. HASLER, 1940: Eine neue Methode der Temperaturmessung bei ökologischen oder bodenkundlichen Untersuchungen. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 50, 337-362.

RORISON, I.H., 1960: The Calcicole- calcifuge Problem. II. The Effects of Mineral Nutrition on Seedling Growth in Solution Culture. J. Ecol. 48, 679-688.

SCHMITZ, W., 1964: Messprobleme bei reaktionskinetischen Untersuchungen mit dem Kreispolarimeter, dargestellt am Beispiel der reaktionskinetischen Temperaturmessung. Zeiss-Mitt. Fortschr. Techn. Optik 3, 227-249.

WILLKOMM, M. u. J. LANGE, 1870-1880: Prodromus Florae Hispanicae. 3 Bde., Stuttgart.