

Zeitschrift:	Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Tech. Hochschule, Stiftung Rübel, in Zürich
Herausgeber:	Geobotanisches Institut, Stiftung Rübel (Zürich)
Band:	87 (1986)
Artikel:	Einfluss der Bewirtschaftung auf die Entwicklung und Struktur der "Cardamine"-Populationen auf dem Urnerboden (Schweizer Alpen) = The influence of management upon development and structure of "Cardamine" populations at Urnerboden (Swiss Alps)
Autor:	Zimmerli, Stephan
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-308777

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: 18.01.2026

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

**Einfluss der Bewirtschaftung auf die Entwicklung und Struktur
der *Cardamine*-Populationen auf dem Urnerboden
(Schweizer Alpen)**

The influence of management upon development and
structure of *Cardamine* populations at Urnerboden
(Swiss Alps)

von

Stephan ZIMMERLI

1. EINLEITUNG

Im Jahr 1971 wurde auf Exkursionen zur Materialsammlung von Cardamine pratensis L. s.l. für zytotaxonomische Untersuchungen (LANDOLT und URBANSKA 1971) auf dem Urnerboden am Klausenpass eine grosse hybridogene Population von Cardamine gefunden. Zytotaxonomische Untersuchungen ergaben, dass die beiden Elternarten C. amara und C. rivularis diploid waren und der Bastard C. rivularis x C. amara 8 Chromosomen von C. amara und 16 von C. rivularis aufwies (URBANSKA und LANDOLT 1972). Später wurde im gleichen Gebiet eine Population autoallohexaploider Individuen der Gat-

tung Cardamine L. gefunden, die den doppelten Chromosomensatz des triploiden Bastards aufwies. URBANSKA (1977b) beschrieb den triploiden Bastard als Cardamine x insueta hybr. novum und die Autoallohexaploide als Cardamine schulzii spec. nova. Weitere Untersuchungen befassten sich mit der Pollensegregation und Reproduktion von Cardamine insueta sowie den Reproduktionsstrategien im gesamten Hybridenkomplex; in demographischen, bodenkundlichen und pflanzensoziologischen Untersuchungen wurde die Einischung der vier Cardamine-Taxa genauer studiert (URBANSKA 1977a, 1978, 1979, 1980; URBANSKA und LANDOLT 1974a,b, 1978).

Es lassen sich zwei Phasen der erfolgreichen natürlichen Hybridisierung unterscheiden. Erstens die Entstehung und zweitens die Etablierung des Bastards. Ziel unserer Untersuchungen war es, die Bedeutung von menschlichem Einfluss über die Bewirtschaftung auf die Etablierung des Bastards sowie auf die Struktur der Cardamine-Populationen auf dem Urnerboden abzuklären.

VERDANKUNGEN

Die vorliegende Arbeit entstand in den Jahren 1982 und 1983 am Geobotanischen Institut der ETH Zürich unter Leitung von Herrn Prof. Dr. E. Landolt und Frau Prof. Dr. K.M. Urbanska, denen ich hiermit meinen herzlichen Dank ausspreche. Bei allen Institutsangehörigen, die mir in irgendeiner Weise bei dieser Arbeit geholfen haben, bedanke ich mich herzlich. Herr Graf vom statistischen Beratungsdienst der ETH verdient einen herzlichen Dank für seine Beratung.

2. DAS UNTERSUCHUNGSGEBIET UND SEINE GESCHICHTE

Das Untersuchungsgebiet liegt zwischen Altdorf im Kanton Uri und Linthal im Kanton Glarus am Westrand der Glarner Alpen. Das Dorf Urnerboden liegt auf 1372 m ü.M. Der Fätschbach, der das Tal in die Linth entwässert, liegt beim Stauwehr, bevor er ins Tal fällt, auf 1310 m ü.M. Die umliegenden Gebirgsformationen bestehen aus kalkhaltigen Sedimentgesteinen des Jura (Malm, Dogger und Lias). Ende April, anfangs Mai apert die Wiesen im Urnerboden aus. Doch ist Schneefall im Mai oder sogar im Juni keine Seltenheit.

Das engere Untersuchungsgebiet, die Riedrüten, liegt in landwirtschaftlich genutzter Zone, nordöstlich des Weilers Argseeli in ebener

Lage (1310 m ü.M.). Im Norden wird es durch die Klausenstrasse begrenzt. Jenseits der Klausenstrasse liegt offene Viehweide, die sich zur Argseeliplanggen erstreckt. Bis auf wenige Reste ist an diesem südost-exponierten Hang der Wald gerodet. Die natürliche Waldgrenze liegt auf ca. 1850 m ü.M.

Im Süden zieht der Fätschbach mit seinem Schwemmland eine natürliche Grenze im Gelände. Darüber erhebt sich der Wängiswald. Der westliche Teil des Untersuchungsgebietes wird vom Spitzplanggenbach durchflossen, der teils von Quellwasser, teils von Schmelz- und Regenwasser aus der Viehweide des Südosthangs gespiesen wird. Im östlichen Teil fliesst der Bach Kalter Brunnen, der weiter unten in den Fätschbach mündet. Gut die Hälfte des Areals wird gemistet und gemäht, ein knappes Viertel wird als Streuland genutzt und ein kleiner Teil entlang der Klausenstrasse dient als offene Viehweide.

Die Alp Urnerboden wird seit Jahrhunderten bewirtschaftet. Die Kooperation Uri, die das Land verwaltet, ist älter als die Eidgenossenschaft. Obwohl auf der Glarner Seite des Klausenpasses gelegen, gehört der Urnerboden zum Kanton Uri. Den Bewohnern des "Bodens" blieb bis zum 19. Jahrhundert der ganzjährige Verbleib jenseits des Passes verboten. Es passte offenbar der Urner Regierung nicht, dass sich Schächen- und Reusstaler auf der Glarner Seite absondernten. Sie wurden demzufolge jedes Jahr gezwungen, bis spätestens zum Weihnachtstag hinunter ins Urner Tal zu kommen. Als in der revidierten Bundesverfassung von 1874 die Niederlassungsfreiheit garantiert wurde, handelten die Bauern vom Boden rasch. Sie schrieben dem Bundesrat und taten ihm ihr Begehren kund. Dieser entschied zugunsten der sesshaften Bewohner. Im Winter 1877/78 blieben die Aelpler erstmals ganzjährig auf dem Urnerboden. Später wurden von kirchlicher Seite Bedenken gegen den mehrmonatigen Aufenthalt in vollkommener Abgeschiedenheit angebracht, weil im Winter kein Kaplan auf dem Boden weilte. Um diesem Missstand abzuhelpfen, wurde der Bau einer Kirche beschlossen. Finanziert wurde das Unternehmen unter anderem durch Landverkauf. Die Kooperation Uri trat Landparzellen im Untersuchungsgebiet an Private ab. Die Kaufverträge zweier Parzellen datieren aus den Jahren 1901 und 1905. Im Jahre 1914 wurde der Kirchenbau vollendet.

3. METHODEN UND ERGEBNISSE

Das Sammeln von Angaben über die Bewirtschaftung der einzelnen Grundstücke im Untersuchungsgebiet erwies sich als recht komplex. Der Verlauf der Zäune im Feld stimmte nicht mit der Parzellierung auf dem Grundbuchplan überein, Parzellen waren durch Erbteilung aufgesplittert und Grundstückbesitzer und Bewirtschafter waren nicht immer identisch.

Es wurden möglichst viele Aelpler und Bauern an Ort und Stelle mehrmals befragt und die Ergebnisse durch eigene Feldbeobachtungen ergänzt. Die Befragung verfolgte verschiedene Ziele:

1. Die allgemeine Bewirtschaftungsform (Nutzungstyp), die durch die dominierenden Faktoren Schnitt, Düngung und Beweidung charakterisiert wird, für das ganze engere Untersuchungsgebiet möglichst weit zurückzuverfolgen.
2. Genaue Angaben über die Bewirtschaftung in den letzten zwei bis drei Jahren für diejenigen Parzellen zusammenzutragen, in denen Probeflächen für die Analyse der Populationsstruktur ausgesteckt wurden.
3. Bewirtschaftungsänderungen, Umzäunungen und Ähnliches mehr für die letzten zehn Jahre zu erfassen.

Vier Parzellen im engeren Untersuchungsgebiet erfuhren zwischen 1900 und 1910 eine Änderung in der Nutzungsform. Seit Jahrhunderten als offene Viehweide und zum Teil als Streuland genutzt, ging das ursprüngliche Kooperationsland in Privatbesitz über, wurde eingezäunt und im folgenden gemistet und gemäht. Diese Bewirtschaftungsänderung könnte für die Etablierung des Bastards Cardamine insueta von entscheidender Bedeutung gewesen sein. Tatsächlich liegt der heutige Schwerpunkt des Vorkommens von C. insueta in diesen eingezäunten Mähwiesen.

Drainagearbeiten beschränkten sich im Untersuchungsgebiet auf die Einzelinitiative der Bauern, die immer wieder kleine Entwässerungsgräben ausstachen. Die Böden sind nass und torfig, was zur Folge hat, dass keine Maschinen eingesetzt werden. Das Gras wird mit der Sense geschnitten, das Heu von Hand gewendet und eingebracht.

Die Bewirtschaftung der Mähwiesen variiert stark und hängt unter anderem vom Wetter im betreffenden Jahr ab. Im allgemeinen erfolgt der erste Schnitt Mitte Juli. Sofern es Zeit und Wetter erlauben, wird Ende August anfangs September an günstigen Stellen nochmals gemäht. Mist wird meist nur einmal im Jahr ausgetragen, im Frühjahr oder Herbst.

Im Untersuchungsgebiet lassen sich drei landwirtschaftliche Nutzungsformen unterscheiden: offene Viehweide, Streuland und eingezäunte Mähwiesen.

Der Uebergang zwischen offener Viehweide und Streuland ist fliessend. Vom Streuland wird jährlich im September ein von Jahr zu Jahr unterschiedlich grosser Anteil geschnitten. Von den Mähwiesen wird bei Regen Mist ins Streuland ausgeschwemmt, so dass Nährstoffgradienten entstehen. In der offenen Viehweide gedeihen Cardamine rivularis und C. insueta, letztere eher spärlich und vor allem entlang der Strasse. An Bachufern, sowohl im Streuland als auch in der offenen Viehweide, wächst C. amara. Im niederwüchsigen Streuland ist fast ausschliesslich C. rivularis zu finden, im Ueberschwemmungsgebiet des Fätschbaches zudem C. amara. In und entlang von Gräben, die das Streuland in den Fätschbach entwässern, hat sich vor allem C. schulzii durchgesetzt. Stellenweise kommen auch C. amara und C. insueta vor. Im unmittelbar an die Gräben anschliessenden Streuland kommen C. rivularis, C. insueta und C. schulzii in direkter Nachbarschaft vor. Die Mähwiesen sind, oft sehr kleinflächig, heterogen strukturiert. Als weitaus häufigste und meist einzige Cardamine-Art tritt in ihnen C. insueta auf. An wenigen Stellen wurde C. amara gefunden, allerdings mit geringer Vitalität. Am Rande zum Streuland wurde vereinzelt C. schulzii angetroffen.

Da die Populationsstruktur mit der Fortpflanzungs- und der ganzen Lebensstrategie einer Pflanzenart verbunden ist, wurde versucht, eventuelle Unterschiede in der Populationsstruktur der einzelnen Cardamine-Taxa an unterschiedlichen Standorten zu erfassen. Dazu wurden sechs Dauerflächen ausgesteckt, je zwei in der offenen Viehweide (VW1, VW2), im Streuland quer über Entwässerungsgräben (SL1, SL2) und in zwei Mähwiesen (MW1, MW2). Zu Vergleichszwecken wurde die Populationsstruktur auf sieben Probeflächen durch einmaliges Auszählen ermittelt (PMW1 bis PMW7). Dazu wurden verschiedene Mähwiesenaspekte ausgesucht.

Für die demographischen Untersuchungen wurde ein quadratischer Raster mit einem Meter Seitenlänge verwendet, der durch elastische Schnüre in hundert Teilquadrate von einem Dezimeter Seitenlänge unterteilt war. In allen hundert Teilquadranten wurde jeweils die Anzahl Cardamine-Einheiten ermittelt (vgl. URBANSKA 1980, URBANSKA und LANDOLT 1978). Unterschieden wurde zwischen nichtreproduzierenden und reproduzierenden Einheiten. Trotz intensiver Suche konnten keine Keimlinge gefunden werden.

Nichtreproduzierende Einheiten mussten mindestens zwei Teilblätter auf-

weisen, damit sie mitgezählt wurden. Dies deshalb, weil sie erst dann sicher als der Gattung Cardamine zugehörig angesprochen werden konnten. Die Dichte von Cardamine-Einheiten war stellenweise in den Mähwiesen sehr hoch, und es war somit oft schwierig, die einzelnen Einheiten auseinander zu halten. Obwohl auch in der Viehweide mancherorts die Dichte hoch war, stellte sich dort dieses Problem in geringerem Ausmass, weil sich C. rivularis im Gegensatz zu C. insueta nicht über Ausläufer vermehrt. Sobald zwei ineinander verflochtene Einheiten als zwei getrennte Rosetten erkannt werden konnten, wurden sie, unabhängig davon, ob miteinander verbunden oder nicht, als je eine nichtreproduzierende Einheit mitgezählt. Als reproduzierend galt eine Einheit von dem Zeitpunkt an, wo Blütenknospen erkennbar waren. Jeder Blütenstand wurde als eine reproduzierende Einheit mitgezählt.

Für jedes der hundert Teilquadrate des Rasters wurde jeweils die Anzahl reproduzierender und/oder nichtreproduzierender Cardamine-Einheiten ermittelt und im blühenden Zustand die Artzugehörigkeit bestimmt. In VW1 und VW2 wurde C. rivularis und in MW1 und MW2 nur C. insueta gefunden. SL1 erwies sich als Sonderfall. Wider Erwarten wurde dort anstelle von C. schulzii C. insueta gefunden, neben wenigen C. amara-Einheiten, die jedoch nicht in die Auswertung einbezogen wurden. Die Erklärung mag darin liegen, dass dieses Areal bis vor fünf Jahren als Mähwiese genutzt wurde. In SL2 wurde nur C. schulzii gefunden.

Die Populationsverteilung kann in einfachen Rastern kartographisch (vgl. URBANSKA 1980, URBANSKA und LANDOLT 1978) oder in dreidimensionalen Computerzeichnungen (vgl. GASSER 1983) direkt dargestellt werden. Die Verteilung der Cardamine-Einheiten lässt sich aber auch mathematisch erfassen, indem mit Hilfe von statistischen Rechenverfahren Aussagen über die Dispersionsform (Populationsverteilung) gewonnen werden. Um die Verteilung statistisch zu testen, wurden vier Teilstichproben unterschiedlicher Grösse und Form gewählt (vgl. Abb. 1). In allen Rastern wurden zu den je vier Teilstichproben Minimum (MIN), Maximum (MAX), Mittelwert (\bar{x}), Varianz (s^2) und Total (TOT) bestimmt. Am geeignetsten für den Test auf Signifikanz einer gehäuften Verteilung erwies sich die Teilstichprobe b, die durchwegs den folgenden Resultaten zugrunde liegt (vgl. Tab. 1, 2, 3, 4). Mittelwert und Varianz, aus welchen sich direkt der Dispersionskoeffizient berechnen lässt (vgl. WEBER 1980), beschreiben bereits die Verteilung (vgl. dazu LEWIS und TAYLOR 1967).

Ausgegangen wird von einer Poissonsverteilung, die voraussetzt, dass

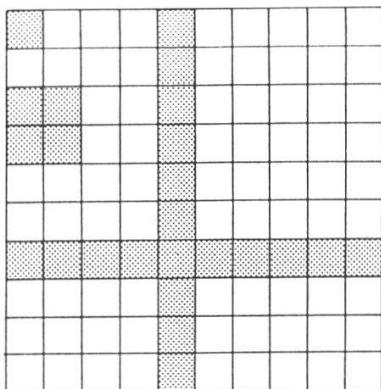


Abb. 1. Schematische Darstellung der vier verwendeten teilstichproben a, b, c, d, im $1 \times 1 \text{ m}^2$ -Raster.

Fig. 1. Diagram of the four subplots a, b, c, d used in the $1 \times 1 \text{ m}^2$ plot.

sich die einzelnen Teilstichproben im Raster gegenseitig nicht beeinflussen (vgl. FELLER 1971).

Test der Nullhypothese H_0 : Die Anzahl der Cardamine-Einheiten in Teilstichproben sind unabhängig poissonverteilt, basierend auf dem Dispersionskoeffizienten

$$\frac{\text{Summe aller } (x_i - \bar{x})^2 \text{ von } i=1 \text{ bis } i=n}{\bar{x}}$$

approximativ Chi-Quadrat-verteilt mit $(n-1)$ Freiheitsgraden unter der Nullhypothese H_0 (vgl. COX and KINKLEY 1974).

Mit Hilfe von Tabellen zur Chi-Quadratverteilung (KREYSZIG 1968) wurde die Dispersionsform in den einzelnen Rastern getestet. Der Test erfolgte nur einseitig, d.h., beim Verwerfen der Nullhypothese kann mit dem jeweiligen Signifikanzniveau auf eine gehäufte Verteilung geschlossen werden; kann jedoch H_0 nicht verworfen werden, so wird damit noch nichts über Gleichmässigkeit, Zufälligkeit oder Häufung der Verteilung ausgesagt.

Der Vergleich von reproduzierenden mit nichtreproduzierenden Einheiten auf den einzelnen Dauerflächen ergibt einige interessante Aspekte in bezug auf die Blühintensität. Während der Anteil der reproduzierenden Einheiten bei Cardamine rivularis auf den beiden Dauerflächen VW1 und VW2 mit 35% bzw. 45% relativ hoch war, wies C. schulzii auf der Dauerfläche SL2 über dem Entwässerungsgraben mit 15% einen geringen Anteil auf. Besonders auffällig war der Unterschied in den Dauerflächen MW1 und

MW2; in MW1 betrug der Anteil der reproduzierenden Einheiten 1.4%, in MW2 42%. Vor einigen Jahren waren im Areal, wo die Dauerfläche MW1 lag, blühende C. insueta bedeutend häufiger (URBANSKA md1.).

Aus den demographischen Untersuchungen und ihren statistischen Auswertungen lassen sich einige interessante Hinweise gewinnen. Die Verteilung der reproduzierenden Einheiten von C. rivularis in der offenen Viehweide war auf einer Dauerfläche, die der nichtreproduzierenden Einheiten auf beiden Dauerflächen, hochsignifikant gehäuft. Die Verteilung der reproduzierenden und nicht reproduzierenden Einheiten zusammen war ebenfalls

Tab. 1. Vorkommen (Total in einer $1 \times 1 \text{ m}^2$ Fläche) und Verteilung (berechnet für $2 \times 2 \text{ dm}^2$ Teilflächen) von Cardamine-Einheiten am 31. Mai und 1. Juni 1983.

Table 1. Total units of Cardamine in a $1 \times 1 \text{ m}^2$ plot and spatial distribution (calculated for $2 \times 2 \text{ dm}^2$ subplots). Census of May 31, and June 1, 1983.

Fläche	Nichtreproduzierend					Reproduzierend				
	MIN	MAX	\bar{x}	s^2	TOT	MIN	MAX	\bar{x}	s^2	TOT
VW1	0	15	3.72	12.28	93	0	6	1.96	2.84	49
VW2	0	14	3.12	7.15	78	0	9	2.55	7.85	64
SL1	0	8	1.40	3.60	35	0	7	0.92	3.27	23
SL2	0	11	5.76	9.78	144	0	4	1.00	1.28	25
MW1	0	25	6.68	55.18	217	0	2	0.12	0.19	3
MW2	0	3	1.48	1.05	37	0	5	1.08	2.07	27

Tab. 2. Vorkommen (Total in einer $1 \times 1 \text{ m}^2$ Fläche) und Verteilung (berechnet für $2 \times 2 \text{ dm}^2$ Teilflächen) von Cardamine insueta-Einheiten am 7. und 8. Juli 1983 nach der Mahd.

Table 2. Total units of Cardamine insueta in a $1 \times 1 \text{ m}^2$ plot and spatial distribution (calculated for $2 \times 2 \text{ dm}^2$ subplots). Census of July 7 and 8, 1983 after cut.

Fläche	MIN	MAX	\bar{x}	s^2	TOT
MW1*	0	18	7.08	27.67	177
MW2*	0	12	4.72	10.36	118
PMW1	0	29	11.20	48.96	280
PMW2	4	39	17.24	47.62	431

auf beiden Flächen hochsignifikant gehäuft. Wahrscheinlich weicht C. rivularis in der Viehweide von seiner lockeren und zufällig gleichmässigen Populationsverteilung im Streuland ab. Ein direkter Vergleich mit dem

Tab. 3. Vorkommen (Total in einer $1 \times 1 \text{ m}^2$ Fläche) und Verteilung (berechnet für $2 \times 2 \text{ dm}^2$ Teilflächen) von Cardamine insueta-Einheiten am 6. Juli 1983.

Table 3. Total units of Cardamine insueta in a $1 \times 1 \text{ m}^2$ plot and spatial distribution (calculated for $2 \times 2 \text{ dm}^2$ subplots). Census of July 6, 1983.

Fläche	MIN	MAX	\bar{x}	s^2	TOT
PMW3	1	16	6.80	11.60	170
PMW4	0	5	1.96	2.20	49
PMW5	0	2	0.32	0.34	8
PMW6	0	8	1.12	3.95	28
PMW7	0	6	0.60	1.60	15

Tab. 4. Signifikanz-Niveaus, auf welchen sich eine gehäufte Verteilung der Cardamine-Einheiten sichern liess (berechnet für $2 \times 2 \text{ dm}^2$ Teilflächen).

Table 4. Probability for contagious distribution towards random distribution, the level of significance is indicated (calculated for $2 \times 2 \text{ dm}^2$ subplots).

N = nichtreproduzierende Einheiten - non-reproducing units

R = reproduzierende Einheiten - reproducing units

0 = keine signifikante Häufung auf dem 5%-Niveau
no significant data on the 5% level

- = Daten fehlen bzw. Anzahl Einheiten für Test zu klein
data missing or number of units too small for test

Fläche	Signifikanzniveau in Promille							
	N	R	N+R	Quadrat	N	Quadrat	N	
VW1	1	0	1	MW1*	1	PMW3	10	
VW2	1	1	1	MW2*	1	PMW4	0	
SL1	1	1	1	PMW1	1	PMW5	-	
SL2	25	0	0	PMW2	1	PMW6	1	
MW1	1	-	1	-	-	PMW7	-	
MW2	0	5	0	-	-	-	-	

Streuland fehlt jedoch. Bei C. insueta kommt die gehäufte Populationsverteilung in erster Linie bei den nichtreproduzierenden Einheiten zum Ausdruck, bei den reproduzierenden Einheiten offensichtlich erst bei hoher Dichte. C. insueta scheint auf ungünstige Standortsveränderungen vorerst mit einer drastischen Reduktion der Blühintensität zu reagieren. Was die beiden Flächen im Streuland anbetrifft, kann zusammenfassend festgestellt werden, dass bei C. schulzii die SL2 die Häufung in Fliessrichtung (Test mit Teilstichprobe d) sowie die generelle Häufung (Test mit Teilstrichprobe b) der Populationsverteilung weniger ausgeprägt ist als bei C. insueta in SLL.

4. DISKUSSION

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit bekräftigen die Vermutung, dass bei der Etablierung des triploiden Bastardes C. insueta und der Amphiploiden C. schulzii, die URBANSKA (1977b) als neue Art für die Schweizer Flora beschrieb, die Bewirtschaftung von entscheidender Bedeutung war. Die gemisteten Mähwiesen bilden den heutigen Schwerpunkt von C. insueta, und das Vorkommen im Streuland und in der Viehweide könnte als sekundär betrachtet werden. Es kann davon ausgegangen werden, dass sich C. insueta erst nach Schaffung des Biotopes Mähwiese etablierte. Dies wiederum liefert einen Ansatz, um das maximale Alter der hybridogenen Cardamine-Populationen anzugeben. Die heute eingezäunten und gemisteten Parzellen der Rietrütenen mit C. insueta waren ehemals Kooperationsland und wurden als Viehweide oder Streuland genutzt. Die Resultate der vorliegenden Arbeit zeigen, dass diese Parzellen zwischen 1901 und 1905 eingezäunt und im folgenden gemistet und gemäht wurden. Mit dieser Bewirtschaftungsänderung entstand der neue Standort, wo sich C. insueta einnischen konnte. Das maximale Alter der Population kann somit auf 70 bis 80 Jahre geschätzt werden. Nach URBANSKA (1977a) könnte die Ausbreitung innerhalb dieser kurzen Zeit auf das heutige Areal mit der immensen klonalen Entwicklung erklärt werden.

In der botanischen Literatur sind nur wenige Arbeiten vorhanden, in denen die Entstehung bzw. Etablierung eines Bastards oder einer hybridogenen Art ungefähr datiert wird. Ein instruktives Beispiel liefern Trago-

pogon mirus und T. miscellus, die OWNBEY (1950) in den Vereinigten Staaten entdeckte. Die beiden tetraploiden hybridogenen Arten ($2n=24$) entstanden aus den diploiden Taxa Tragopogon pratensis, T. dubius und T. porrifolius ($2n=12$), die ungefähr dreissig Jahre vor der Entdeckung der Allopolyploiden aus der Alten Welt nach Nordamerika eingeführt wurden. Etwas anders verhält es sich mit Senecio camrensis (ROSSER 1955). Diese Art wurde erstmals 1948 am Straßenrand in North Wales gefunden. Zytotaxonomische Untersuchungen ergaben, dass Senecio squalidus ($2n=30$) und Senecio vulgaris ($2n=30$) die Elternarten der allopolyploiden Senecio camrensis ($2n=60$) sind. ROSSER (1950) schreibt zur Datierung der Allopolyploiden, dass Senecio camrensis in jüngster Zeit bei Ffrith (North Wales) durch Hybridisierung zwischen Senecio vulgaris und Senecio squalidus entstanden zu sein scheine. STACE (1975) meint, dass die allohexaploide Senecio camrensis innerhalb des letzten Jahrhunderts entstanden sei.

Das relative Alter eines Polyploiden wird aufgrund zytogeographischer Daten ermittelt. Sowohl die Präsenz der vermutlichen Elternarten wie auch die geographische Verbreitung werden dabei berücksichtigt. FAVARGER (1961) schlägt eine Klassifikation in die drei Kategorien Paläopolyploide, Mesopolyploide und Neopolyploide vor. Neopolyploide wären die phylogenetisch jüngsten. Cardamine schulzii entspricht genau dem Konzept eines neopolyploiden (URBANSKA 1977b). Beide Elternarten und der triploide Bastard C. insueta kommen mit ihr auf dem Urnerboden in unmittelbarer Nachbarschaft vor. Zudem befindet sich C. schulzii, ebenso wie Tragopogon miscellus und Senecio camrensis, in Ausbreitung. Da C. schulzii phylogenetisch jünger sein dürfte als C. insueta, kann das Alter dieser Neopolyploiden mit maximal 70 Jahren angegeben werden. Da C. amara ($2n=16$) und C. rivularis ($2n=16$) auch andernorts in der subalpinen Stufe der Schweizer Alpen miteinander vorkommen, wäre es interessant, in weiterführenden Arbeiten gezielt nach möglichen weiteren Orten der Bastardierung zu suchen. Dies wurde schon gemacht, doch bis anhin ohne Erfolg (URBANSKA md.).

C. rivularis pflanzt sich vorwiegend sexuell fort und ihre vegetative Vermehrung ist von untergeordneter Bedeutung. Ihre Reproduktionsstrategie entspricht allgemein derjenigen einer nichtaggressiven Art (URBANSKA 1980).

Dementsprechend liesse sich eine lockere und zufällig gleichmässige Populationsverteilung erwarten. In der vorliegenden Arbeit wurde jedoch

auf zwei Dauerflächen in der offenen Viehweide gezeigt, dass die Verteilung der Einheiten von C. rivularis hochsignifikant gehäuft sein kann. Die reproduzierenden Einheiten waren auf einer Dauerfläche, die nichtreproduzierenden auf beiden Dauerflächen auf dem 1-Promille-Niveau signifikant häufig. Ebenso war die Verteilung der reproduzierenden und nichtreproduzierenden Einheiten zusammen auf beiden Flächen auf dem 1-Promille-Niveau signifikant gehäuft. Dieses abweichende Verhalten von C. rivularis in der offenen Viehweide von der üblichen Populationsverteilung im Streuland könnte damit erklärt werden, dass die Beweidung die sexuelle Reproduktion unterdrückt. Dadurch dürfte die vegetative Vermehrung stimuliert werden. Ein Vergleich mit den Verhältnissen an einem typischen Standort von C. rivularis, also mit einer Population aus dem mageren sumpfigen Streuland, wäre interessant; es fehlen jedoch statistisch erfassbare Angaben dazu.

Bei C. insueta bestimmt die vegetative Vermehrung die gehäufte Populationsverteilung. In der vorliegenden Arbeit konnte in den Mähwiesen eine gehäufte Verteilung für die nichtreproduzierenden Einheiten von C. insueta durchwegs auf dem 1-Promille-Niveau bestätigt werden. Für die reproduzierenden Einheiten liess sich eine Häufung nur mit geringer Signifikanz nachweisen. Auch in der Probefläche, in welcher im Untersuchungsjahr die höchste Dichte von blühenden C. insueta ermittelt wurde, war die Häufung nur auf dem 1-Promillenniveau signifikant. Eine genaue mathematische Erfassung der Verteilung und somit der Populationsstruktur scheint für weiterführende Arbeiten wünschenswert, um eine Grundlage für den direkten Vergleich von Ergebnissen zu schaffen.

ZUSAMMENFASSUNG

Auf dem Urnerboden am Klausenpass, in der subalpinen Stufe der Schweizer Alpen, wurde versucht, den Einfluss der Bewirtschaftung auf die Entwicklung und Struktur der Cardamine-Populationen aufzuzeigen. Die Bauernbefragung zur Bewirtschaftung ergab, dass im engeren Untersuchungsgebiet der Rietrütenen die Mähwiesen erst zwischen 1901 und 1905 entstanden. Diese Mähwiesen bilden den heutigen Schwerpunkt der lokalen Verbreitung von Cardamine insueta. Aufgrund dieser Ergebnisse kann das Alter des triploiden Bastards sowie der autoallohexaploiden C. schulzii mit ungefähr 70 Jahren angegeben werden. C. schulzii hat den Schwerpunkt ihrer lokalen Verbreitung an einigen Entwässerungsgräben im, an die Mähwiesen anschliessenden Streuland, wo sie sich in Ausbreitung befindet. Eine klare Abgrenzung der drei Nutzungstypen Mähwiese, offene Viehweide und Streuland wurde vorgenommen und die Bewirtschaftung jeweils möglichst

genau abgeklärt; in den Mähwiesen geschah dies separat für die einzelnen Parzellen.

In demographischen Untersuchungen wurde insbesonders die Populationsstruktur von C. insueta untersucht. Die Populationsdichte des Bastards variiert stark, manchmal sehr kleinflächig. Es kann vermutet werden, dass C. insueta auf ungünstige Standortsveränderungen vorerst mit einer drastischen Reduktion der Blühintensität reagiert.

SUMMARY

The study deals with further investigations in a large hybridogenous population of Cardamine L. at Urnerboden (Central Switzerland). Interviews with farmers revealed that fenced manured hay meadows, the representative biotope of triploid hybrid C. insueta, were established between 1901 and 1905. The chronological age of C. insueta and that of C. schulzii can thus be assessed approximately as 70 years. C. schulzii occurs to date within open pastures and drainage canals adjacent to the hay meadows and is apparently spreading within the site. The management in the three principal biotopes viz. manured hay meadows, open pastures and litter meadows was studied, small surfaces owned by various farmers being investigated within the hay meadows.

Demographical methods were employed to study the population structure of C. insueta. Variation in the population density followed sometimes a small-scaled pattern. A drastic reduction in the flowering intensity found in some sectors seems to represent a rapid response of C. insueta towards unfavourable conditions.

LITERATUR

- COX D.R. und KINKLEY D.V., 1974: Theoretical statistics. Chapman und Hall, London.
- FAVAGER C., 1961: Sur l'emploi des nombres de chromosomes en géographie botanique. Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich 32, 119-146.
- FELLER W., 1971: An introduction to probability theory and its applications. (2. Aufl.) Wiley.
- GASSER M., 1983: Zum demographischen Verhalten von Biscutella levigata L. Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich 50, 67-85.
- KREYSZIG E., 1968: Statistische Methoden und ihre Anwendungen. (3. Aufl.). Vandenhoeck und Ruprecht. Göttingen. 422 S.
- LANDOLT E. und URBANSKA K., 1971: Zytotaxonomische Untersuchungen an Cardamine pratensis L. s.l. im Bereich der Schweizer Alpen und des Juras (vorläufige Mitteilung). Ber.Deutsch.Bot.Ges. 84, 683-690.
- LEWIS T. und TAYLOR L.R., 1967: Introduction to experimental ecology. Acad.Press, London. 401 S.
- OWNBEY M., 1950: Natural hybridization and amphiploidy in the genus Tragopogon. Am.J.Bot. 37, 487-499.
- ROSSER E.M., 1955: A new British species of Senecio. Watsonia 3, 228-232.
- STACE C.A., 1975: Hybridization and the flora of the British Isles. Acad.Press, London. 626 S.

- URBANSKA K., 1977a: Reproduction in natural triploid hybrids ($2n=24$) between Cardamine rivularis Schur and C. amara L. Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich **44**, 42-85.
- URBANSKA K., 1977b: An autoallohexaploid in Cardamine L., new to the Swiss flora. Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich **44**, 86-103.
- URBANSKA K., 1978: Ségrégation polarisée chez les hybrides naturels tri-ploïdes ($2n=24$) entre Cardamine rivularis Schur ($2n=16$) et C. amara L. ($2n=16$). Soc.bot.Fr.Actual.bot., **1-2**, 91-93.
- URBANSKA K., 1979: Recherches démographiques en botanique: certains aspects et implications évolutives. Bull.Soc.bot.Fr.Lettres bot. **4**, 445-451.
- URBANSKA K., 1980: Reproductive strategies in a hybridogenous population of Cardamine L. Oecol.Plant. **15**(2), 137-150.
- URBANSKA K. und LANDOLT E., 1972: Natürliche Bastarde zwischen Cardamine amara L. und C. rivularis Schur aus den Schweizer Alpen. Ber.Geobot. Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich **41**, 88-101.
- URBANSKA K. und LANDOLT E., 1974a: Hybridation naturelle entre Cardamine rivularis Schur et C. amara L., ses aspects cytologiques et écologiques. Verh.Schweiz.Naturf.Ges. **154**, 89-90.
- URBANSKA K. und LANDOLT E., 1974b: Biosystematic investigations in Cardamine pratensis L. s.l. I. Diploid taxa from Central Europe and their fertility relationships. Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich **42**, 42-139.
- URBANSKA K. und LANDOLT E., 1978: Recherches démographiques et écologiques sur une population hybridogène de Cardamine L. Ber.Geobot.Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich **45**, 30-53.
- WEBER E., 1980: Grundriss der biologischen Statistik. (8. Aufl.). Fischer, Stuttgart. 652 S.

Adresse des Autors: Stephan Zimmerli, dipl.Natw.ETH
Geobotanisches Institut ETH
Stiftung Rübel
Zürichbergstrasse 38
CH-8044 Zürich