

Untersuchungen zur Variabilität dreier Arten der Gattung *Agrostis* L.

INAUGURAL-DISSERTATION
zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der Philosophischen Fakultät II
der Universität Zürich

von

Lucas Förderer
von Neuhausen am Rheinflall

Begutachtet von Herrn

Prof. Dr. C.D.K. Cook
Prof. Dr. B. Schmid

Buchs (AG) 1992

Inhaltsverzeichnis

1.	Einführung	1
1.1.	Bemerkungen zu den theoretischen Grundlagen	1
1.2.	Nomenklatur, Synonyme	2
1.3.	Aufbau und Fragestellung	3
1.4.	Danksagungen	4
2.	Material und Methoden	5
2.1.	Populationsuntersuchungen	5
2.2.	Numerisch-taxonomische Auswertungen	11
2.3.	Phänologische Untersuchungen	11
2.4.	Hybridisierung	13
2.5.	Vergleich der morphologischen Variabilität der drei Arten	14
2.6.	Beschreibung der untersuchten Merkmale	16
2.7.	Statistische Auswertungen	21
3.	Stellung von <i>Agrostis curtisii</i> , <i>A. alpina</i> und <i>A. schleicheri</i> innerhalb der Gattung	27
3.1.	Einleitung	27
3.2.	Gliederung der Gattung <i>Agrostis</i>	27
3.3.	Bemerkungen zu einzelnen Merkmalen und Merkmalsgruppen	32
3.4.	Stellung der Arten der Alpina-Gruppe	39
4.	Oekologie und Verbreitung	40
4.1.	<i>Agrostis curtisii</i>	40
4.2.	<i>Agrostis alpina</i>	41
4.3.	<i>Agrostis schleicheri</i>	42
4.4.	Vergleich der Standorte von <i>Agrostis alpina</i> und <i>A. schleicheri</i>	47
5.	Phänologie	55
5.1.	Entwicklung der Blütenstände	55
5.2.	Jahreszeit der Anthese im Versuchsgarten	56
5.3.	Jahreszeit der Anthese an den Populationsstandorten	60
5.4.	Tageszeit der Anthese	60
5.5.	Selbstbestäubungsversuche	63
5.6.	Fruchtbildung	63
5.7.	Keimung	64
5.8.	Verbreitung der Früchte	67
6.	Hybridisierung	69

6.1.	Einleitung	69
6.2.	Chromosomenzählungen	69
6.3.	Kreuzungsversuche	72
6.4.	Hybriden	74
7.	Variabilität der drei Arten	78
7.1.	Einleitung	78
7.2.	Morphologischer Vergleich der drei Arten	78
7.3.	Artunterschiede in der Variabilität	86
7.4.	Merkmalsbeziehungen	86
7.5.	Regionale Unterschiede innerhalb der Arten	97
8.	Populationsuntersuchungen	99
8.1.	Einleitung	99
8.2.	Unterschiede zwischen den Populationen	100
8.3.	Vergleich der Pflanzen vom natürlichen Standort mit denjenigen aus dem Versuchsgarten	104
8.4.	Verpflanzungsexperimente innerhalb des Versuchsgartens	106
8.5.	Variabilität der Populationen	107
8.6.	Beziehungen zwischen Standortseigenschaften und morphologischen Merkmalen	108
9.	Ueberblick über die Ergebnisse und Diskussion	114
9.1.	Ergebnisse	114
9.2.	Diskussion	119
10.	Zusammenfassung	125
	Literaturverzeichnis	127

Anhang

Anhang A	Uebersicht zu den Verpflanzungen
Anhang B	Eigenschaften der Populationsstandorte
Anhang C	Aus den Vegetationsaufnahmen abgeleitete Standortparameter
Anhang D	Verzeichnis der Abkürzungen

1. Einführung

Im Zentrum der vorliegenden Arbeit stehen die drei verwandten Arten *Agrostis curtisii* Kerguélen, *Agrostis alpina* Scopoli und *Agrostis schleicheri* Jordan & Verlot. Diese besitzen im Bereich der Ährchen mehrere gemeinsame Merkmale, durch die sie sich von den übrigen europäischen Arten der Gattung gut abgrenzen lassen. Zugleich bestehen zwischen den drei Arten jedoch grosse ökologische und phänologische Unterschiede. Die beiden diploiden Arten *A. curtisii* und *A. alpina* sind selbstinkompatibel. *Agrostis curtisii* besitzt ein atlantisches Verbreitungsgebiet. *Agrostis alpina* ist in fast allen europäischen Gebirgen anzutreffen, die eine alpine Höhenstufe aufweisen. Bei der hexaploiden und selbstkompatiblen *A. schleicheri* handelt es sich um eine typische Felspflanze, die Kalkfelsen in mehreren nordafrikanischen und europäischen Gebirgen besiedelt.

Untersuchungen zur Variabilität, die das gesamte Artareal abdecken, sind für europäische Arten der Gattung *Agrostis* noch nicht gemacht worden. Alle bisherigen Arbeiten beschränken sich auf eine bestimmte Region (Paunero 1947, Philipson 1937, Widen 1971, Romero García et al. 1988). In der vorliegenden Arbeit soll nun versucht werden, die Variabilität anhand von Stichproben zu untersuchen, die einigermassen repräsentativ sind für das gesamte Areal der jeweiligen Art. Einen weiteren Schwerpunkt bilden die Studien zur Variabilität von Populationen. Im ersten Teil der Arbeit wird auf ökologische und phänologische Charakteristika der drei Arten eingegangen. Damit sollen die Grundlagen gelegt werden für die Untersuchung der Variabilität, die Diskussion der Artunterschiede und die Populationsuntersuchungen im zweiten Teil.

Der grösste Teil der Untersuchungen wurde an Populationsstichproben vorgenommen, die in den Jahren 1983 bis 1985 in den Alpen, im französischen Jura sowie an der portugiesischen und spanischen Atlantikküste gesammelt und in den Versuchsgarten verpflanzt worden waren.

1.1. Bemerkungen zu den theoretischen Grundlagen

Die wissenschaftliche Diskussion zu Problemen wie Artbildung, ökotypische Differenzierung, Beziehungen zwischen Genotyp und Phänotyp, Morphogenese usw. ist zur Zeit sehr kontrovers. Dieses Fehlen eines Paradigmas kennzeichnet gemäss Kuhn (1988) einen "vorwissenschaftlichen Zustand" und ist typisch für Fachgebiete wie z.B. Psychologie, Oekologie und Evolutionsforschung, die sich mit äusserst komplexen Problemen auseinanderzusetzen haben (Funtowicz & Ravetz 1990). Die Theoriebildung in solchen Fachgebieten basiert auf einer Vielzahl von Untersuchungen, die grösstenteils als reine Fallstudien anzusehen sind und deren Ergebnisse sich naturgemäss oft widersprechen. Allgemeingültige und falsifizierbare¹ Hypo-

¹ Wie Feyerabend (1981) zeigt, sind auch Hypothesen aus denjenigen Fachgebieten, die der Wissenschaftstheorie als Anschauungsmodell und andern Fachgebieten in ihrem Streben nach Wissenschaftlichkeit als Vorbild dienen (v.a. Physik und Chemie), streng genommen nicht falsifizierbar.

thesen im Sinne von Popper (1976) existieren deshalb meist nur für einfachere Probleme tieferer Hierarchiestufen des Forschungsgebietes. Schon für vergleichsweise einfache Systeme lässt sich zeigen, dass ihre globalen Eigenschaften sich nicht aus den einzelnen Bestandteilen ableiten lassen (Bak & Chen 1991). Wer versucht, auf reduktionistische Weise komplexe biologische Probleme anzugehen, muss sich bald eingestehen, dass schon die vergleichsweise einfachen Teilprobleme, die es im Verlauf solcher Untersuchungen zu bearbeiten gilt, so verzwickt, vielfältig und oft auch interessant sind, dass er darob Gefahr läuft, das eigentliche Ziel seiner Arbeit aus den Augen zu verlieren.

Die vorliegende Arbeit ist als eine weitere Fallstudie anzusehen, in der versucht wird, ohne hinderliche Theorielastigkeit die Variabilität dreier verwandter Arten mit unterschiedlichen ökologischen und phänologischen Eigenschaften zu beschreiben und zu vergleichen.

1.2. Nomenklatur, Synonyme

Um die drei untersuchten Arten als Gruppe ansprechen zu können, wird der nichttaxonomische Begriff "Alpina-Gruppe" verwendet.

Im folgenden sind die gebräuchlichsten Synonyme zu den drei Arten aufgeführt. Die Angaben basieren auf Romero García et al. (1988).

Agrostis curtisii Kerguélen: *A. setacea* Curtis

Agrostis alpina Scopoli: Gebräuchliche Synonyme gibt es nicht. Diese Art wird jedoch oft mit *Agrostis rupestris* Allioni verwechselt. Pflanzen mit blassen Hüllspelzen werden als var. *aurata* oder var. *flavescens* bezeichnet und gelegentlich mit *Agrostis schleicheri* verwechselt.

Agrostis schleicheri Jordan & Verlot: *A. pyrenaea* Timbal-Lagrave, *A. alpina* Scopoli subsp. *schleicheri* (Jordan & Verlot) Nyman, *A. alpina* Scopoli var. *schleicheri* (Jordan & Verlot) Gautier, *A. filiformis* auct. pl.; non Villars (1787).

1.3. Aufbau und Fragestellung

Bei der vorliegenden Arbeit handelt es sich um eine biosystematische Studie mit weit gespannter Thematik. Sie besteht aus mehreren Teiluntersuchungen, die in gewisser Weise auch eigene Zielsetzungen verfolgen. Im Zentrum der Arbeit steht jedoch die morphologische Variabilität der drei Arten der Alpina-Gruppe. Als Basis für die Interpretation der Untersuchungen zur Variabilität müssen einigermaßen umfassende Kenntnisse der Biologie der drei Arten vorhanden sein.

Material und Methoden zu allen grösseren Untersuchungen werden in Kapitel 2 beschrieben. Im ersten Teil der Arbeit geht es deshalb darum, eine möglichst breite Informationsbasis für das Verständnis der Variabilität zu schaffen, teils aus der Literatur, teils aus Ergebnissen eigener Untersuchungen. Auf die beiden Hauptuntersuchungen dieser Arbeit, nämlich den Vergleich der morphologischen Variabilität der drei Arten sowie die Untersuchungen zur Variabilität an Populationen, wird im zweiten Teil eingegangen. Eine alphabetisch sortierte Liste der wichtigsten Abkürzungen ist am Schluss der Arbeit zu finden (Anhang D).

Als Grundlage für den Vergleich der Variabilität wurden entlehene und selbst gesammelte Herbarbelege aus dem ganzen Verbreitungsgebiet der Arten auf mehrere morphologische Merkmale hin untersucht. Die Daten wurden im Hinblick auf folgende Fragestellungen bzw. Zielsetzungen ausgewertet:

- Charakterisierung und Vergleich der Variabilität der drei Arten auf der Basis möglichst repräsentativer Stichproben.
- Unterscheidung zwischen Grössen- und Formkomponenten der Variabilität der Aehrchen.
- Artvergleich der Korrelationen zwischen Merkmalen bzw. Merkmalsgruppen.
- Sind gewisse Formunterschiede eine Folge allometrischer Grössenabhängigkeiten ?
- Bestehen regionale Unterschiede innerhalb der Arten ?
- Sind Tendenzen zu kliner Variation erkennbar ?

Im Rahmen der Populationsuntersuchungen wurden von mehreren Populationen der drei Arten Stichproben in den Versuchsgarten verpflanzt. Von jeder Pflanze wurde wenn möglich sowohl am natürlichen Standort als auch im Versuchsgarten fertiles Material gesammelt und auf mehrere Merkmale hin untersucht. Anhand dieser Daten sollen die folgenden Fragestellungen untersucht werden:

- Bestehen Unterschiede in der genetischen Struktur (Verteilung der Variabilität innerhalb und zwischen den Populationen) der drei Arten ?
- Unterscheiden sich Gruppen verwandter Merkmale in ihrer Variabilität ?
- Unterscheidung zwischen Grössen- und Formkomponenten der Variabilität der Aehrchen.
- Abhängigkeit der morphologischen Beziehungen von ökologischen Standortseigenschaften.

Am Schluss der Arbeit wird versucht, ein Bild der Lebensstrategie der drei Arten zu zeichnen, in dessen Rahmen die Artunterschiede in der Variabilität interpretiert werden können.

1.4. Danksagungen

Für die Leitung der vorliegenden Arbeit möchte ich Herrn Prof. Dr. C.D.K. Cook herzlich danken. Mein Dank gilt auch Herrn Dr. E. Urmi und Herrn PD Dr. J. Schneller, die mir wertvolle Anregungen gegeben haben und mir bei der Lösung vieler Probleme behilflich waren. Herrn Dr. B. Eller danke ich für die Unterstützung bei der Benutzung der Klimakammern. Für die Hilfe bei der Dateneingabe am Computer und bei Arbeiten im Versuchsgarten danke ich Frau D. Trapp. Dem Rechenzentrum der Universität Zürich danke ich für die Unterstützung bei der Durchführung der statistischen Auswertungen. Für die Durchsicht des Manuskripts danke ich Frau U. Meier-Ritzmann, Frau Dr. R. Huber, Frau G. Kaufmann und Herrn Dr. R. Baumberger.

2. Material und Methoden

In diesem Kapitel werden die methodischen Grundlagen zu allen wichtigen Untersuchungen beschrieben. Davon ausgenommen sind nur ein paar kleinere Studien, bei denen die Beschreibung von Material und Methoden einer Einführung gleichkommt. Die meisten Untersuchungen wurden im Versuchsgarten an verpflanztem Material vorgenommen. Deshalb wird zuerst auf die Populationsuntersuchungen eingegangen, in deren Rahmen die Verpflanzungen vorgenommen wurden.

2.1. Populationsuntersuchungen

Während der Vegetationsperiode 1983 und 1984 wurden von insgesamt 88 Populationen der drei Arten Populationsstichproben in den Versuchsgarten verpflanzt (vgl. Anhang A und Abb. 1-3). Von jedem verpflanzten Individuum wurde ein Teil herbarisiert. An den Populationsstandorten von *A. alpina* und *A. schleicheri* wurden Vegetationsaufnahmen gemacht. 1984, 1985 und 1986 wurde nach Abschluss der Anthese von den im Versuchsgarten kultivierten Pflanzen Material geerntet und herbarisiert, an dem eine Reihe morphologischer Merkmale ausgemessen wurde (vgl. Kap. 2.6). Die Pflanzen im Versuchsgarten dienten zudem als Untersuchungsmaterial für weitere Untersuchungen (Kreuzungs- und Selbstbestäubungsversuche, phänologische Untersuchungen zum Zeitpunkt der Anthese, Chromosomenzählungen).

Vegetationsaufnahmen

Die Grösse der Aufnahmefläche richtet sich nach der Ausdehnung der jeweiligen Population und ist deshalb sehr unterschiedlich. Auf die Homogenität der Vegetation wurde keine Rücksicht genommen. Viele der Vegetationsaufnahmen müssen als Mischung verschiedener Vegetationseinheiten gesehen werden. Deshalb wurde darauf verzichtet, sie bestimmten Syntaxa zuzuordnen. Die Standorte von *A. curtisii* sind über ein derart grosses Gebiet verteilt, dass die Vegetationsaufnahmen pflanzensoziologisch nicht mehr vergleichbar sind (zu grosse Unterschiede in der Phytochoria, vgl. Clayton & Cope 1980). Ausgewertet wurden deshalb nur die Vegetationsaufnahmen von *A. alpina* und *A. schleicheri*. Zudem wurden 4 Aufnahmen aus dem französischen Jura von Béguin (1972) in die Auswertungen einbezogen (Anhang B, C, SJA bis SJD).

Die Abundanz der Arten wurde nach der 5-stufigen Skala von Braun-Blanquet (1964) geschätzt. Für die

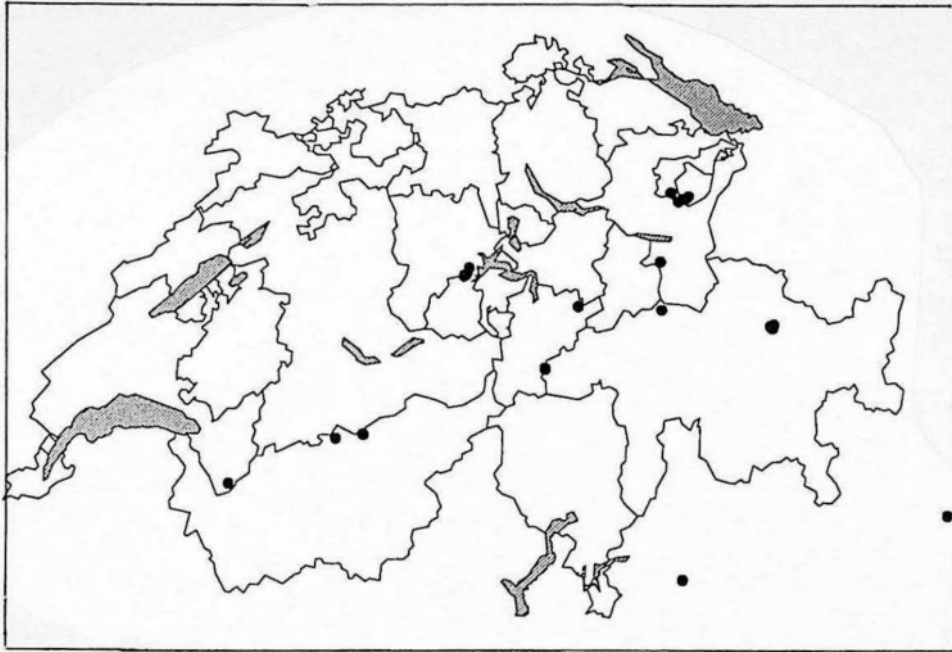


Abbildung 1: Standorte der Populationen von *A. alpina*

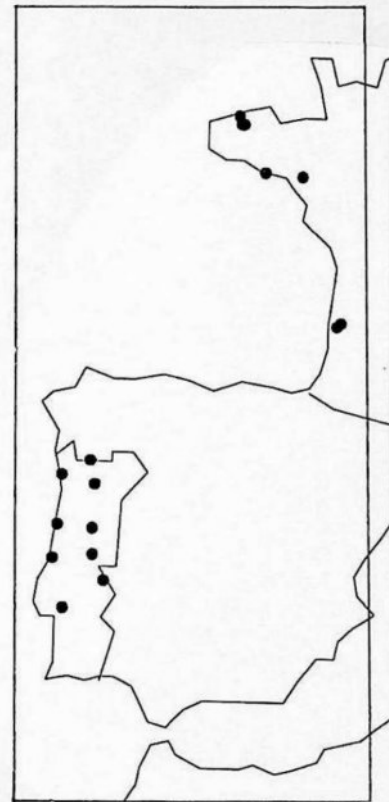


Abbildung 2: Standorte der Populationen von *A. curtisii*

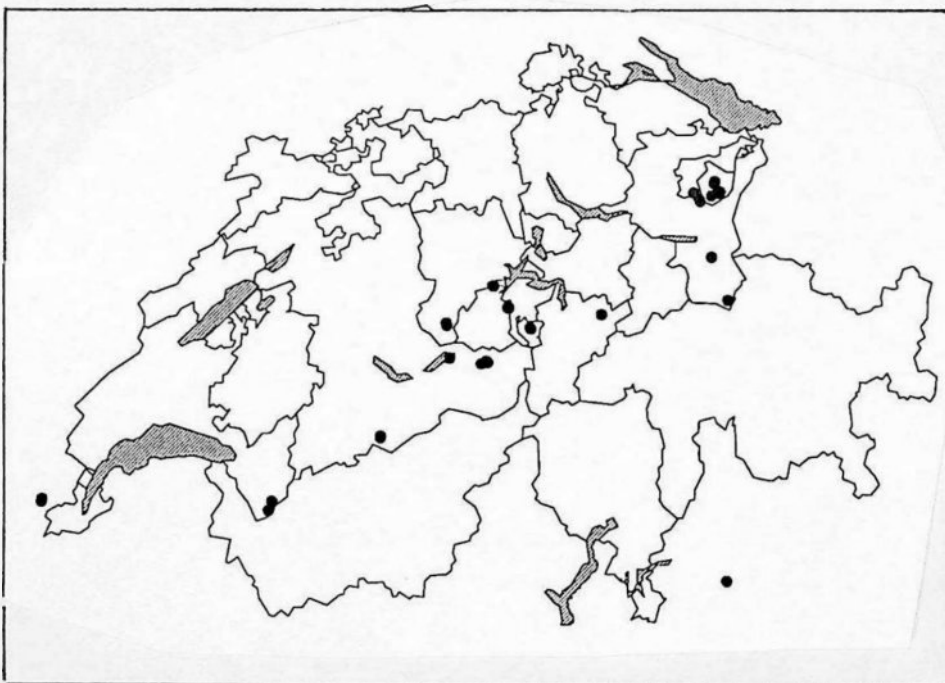


Abbildung 3: Standorte der Populationen von *A. schleicheri*

statistische Auswertung der Vegetationsaufnahmen und die Berechnung der Zeigerwerte nach Ellenberg (1979) wurde jedoch nur Vorkommen bzw. Nichtvorkommen der Arten berücksichtigt. Eine Gewichtung nach Deckungsgrad erfolgte also nicht. Dieses Vorgehen wird auch von Ellenberg (1979) empfohlen mit der Begründung, dass die Abundanz einer Art stark von ihrer Wuchsweise beeinflusst werde. Neben den Zeigerwerten wurden auch die Angaben in Ellenberg (1979) zur Blattanatomie und zum soziologischen Verhalten der Arten für die Auswertungen berücksichtigt (Tab. 1).

Die Angaben zur potentiellen Höhe der Vegetation (Tab. 1) beruhen auf Hess et al. (1967-1972). Sie beziehen sich hauptsächlich auf die fertilen Triebe. Die Höhe der Vegetation steht in Zusammenhang mit verschiedenen Standortfaktoren (Konkurrenz, Nährstoffversorgung, Wasserhaushalt, Bewirtschaftung, Temperatur- und Windverhältnisse, Dauer der Schneebedeckung, vgl. Okitsu & Ito 1983, zitiert in Sakai & Larcher 1987).

Die Schätzung der Schneebedeckungsdauer (vgl. Tab. 1) erfolgte anhand von Literaturangaben (Frey 1977, Oberdorfer 1979). Jede in den Vegetationsaufnahmen vorkommende Art wurde wenn möglich einer von drei Klassen zugeordnet. Die meisten Arten, für die in der Literatur keine diesbezüglichen Angaben gefunden wurden, gehören wahrscheinlich zur Klasse 3 (mittlere Schneebedeckungsdauer).

Kultivierung der Pflanzen im Versuchsgarten

Die Pflanzen wurden in Tontöpfen von 12 cm Durchmesser eingepflanzt. Bei den ersten Umpflanzungen wurde versucht, die Wurzeln von der anhaftenden Erde zu befreien. Es zeigte sich jedoch, dass dies eine zu grosse Schwächung der Pflanzen zur Folge hatte. Später wurde deshalb nur noch der leicht entfernbare Teil der Erde abgewaschen.

Die Grösse der eingepflanzten Individuen wurde nicht kontrolliert. Dafür wurde die Rangfolge der Grösse der Individuen jeder Population notiert und später kontrolliert, ob eine Beziehung zwischen der Grösse der Individuen bei der Verpflanzung und bei der Ernte feststellbar ist. Bei *A. curtisii* und *A. schleicheri* ist keine derartige Beziehung vorhanden, bei *A. alpina* ist diese Beziehung schwachsignifikant positiv (Rangkorrelation nach Spearman innerhalb der Populationen). Andere Merkmale ausser der Grösse zeigen auch bei *A. alpina* keine derartige Beeinflussung durch die Grösse bei der Verpflanzung.

Agrostis alpina und *A. schleicheri* wurden in ein Gemisch von 3 Teilen sandiger Landerde und einem Teil gut verrottetem Kompost eingepflanzt. Den Töpfen von *A. schleicheri* wurden zusätzlich noch 20 g fein pulverisiertes CaCO_3 beigemischt. Zur Kultivierung von *A. curtisii* wurde ein Gemisch von 20 Volumenprozenten Quarzsand, 30 % Torf, 10 % Kompost und 40 % torfhaltiger Blumenerde verwendet.

Es wurde bewusst darauf verzichtet, die verpflanzten Individuen alle unter gleichen Bedingungen zu halten, weil sich die drei untersuchten Arten in ihren ökologischen Ansprüchen stark unterscheiden. Statt dessen wurde versucht, jeder Art im Rahmen der im Versuchsgarten gegebenen Möglichkeiten optimale Bedingungen zu bieten.

Tabelle 1: Legende zu den aus den Vegetationsaufnahmen abgeleiteten Standortmerkmalen.

Zeigerwerte (genauere Angaben in Ellenberg 1979):

- L Lichtzahl (1: Tiefschattenpflanze, 9: Volllichtpflanze)
- T Temperaturzahl (1: Kältezeiger, : 9: extremer Wärmezeiger)
- K Kontinentalitätszahl (1: euozeanisch, 9: eukontinental)
- F Feuchtezahl (1: Starkrockniszeiger, 9: Nässezeiger)
- R Reaktionszahl (1: Starksäurezeiger, 9: Basen- und Kalkzeiger)
- N Stickstoffzahl (1: stickstoffärmste Standorte, 9: übermässig stickstoffreiche Standorte)

Blattanatomie (vgl. Ellenberg 1979):

- BHG hygromorph
- BME mesomorph
- BSK skleromorph
- BSU blattsukkulent

Soziologisches Verhalten (Unterteilung in 14 Klassen anhand der Angaben in Ellenberg 1979):

1. QÜE Quellfluren und Kleinseggenrieder (Klassen 1.6 und 1.7 in Ellenberg 1979)
2. STO Störungszeiger (Klassen 3.3, 3.5 und 3.7 in Ellenberg 1979)
3. ASP Felsspalten-Gesellschaften (Klasse 4.2, hauptsächlich Potentillion)
4. THL Steinschutt- und Geröllfluren (Klasse 4.4, hauptsächlich Thlaspion)
5. SAL Schneeboden-Gesellschaften (Klasse 4.5)
6. CUR alpine Sauerbodenrasen (Klasse 4.6, hauptsächlich Caricion curvulae)
7. SES Blaugrashalden (Ordnung 4.71, hauptsächlich Seslerion)
8. ELY Nacktriedrasen (Ordnung 4.72)
9. NAR Borstgrasrasen (Klasse 5.1, hauptsächlich Nardetalia)
10. BRO Kalk-Magerrasen (Klasse 5.3, hauptsächlich Brometalia)
11. MOL Grünland-Gesellschaften (Klasse 5.4)
12. WRA waldnahe Staudenfluren und Gebüsche (Klassen 6.1, 6.2, 6.3)
13. NAD Nadelwälder und verwandte Gesellschaften (Klassen 7.1, 7.2 und 7.3)
14. LAU Laubwälder und verwandte Gesellschaften (Klasse 8.4)

Potentielle Höhe der Vegetation (ungewichteter Mittelwert der in Hess et al. 1967-1972 angegeben Maximalhöhe jeder Art einer Vegetationsaufnahme):

HVG (in mm)

Schneebedeckungsdauer (Qualitative Schätzung nach Angaben in Frey 1977 und Oberdorfer 1979):

- SBED 1: häufig schneefrei
- 2: mittlere Schneebedeckungsdauer
- 3: auf Schneeschutz angewiesen

A. alpina wurden in einer einigermaßen windgeschützten Rabatte an einem südostexponierten Hang gezogen. Fehlende Beschattung und die südexponierte Lage ergeben ein warmes und trockenes Mikroklima, das *A. alpina*, die v.a. an Extremstandorten vorkommt (sowohl bezüglich der Temperatur als auch der Sonneneinstrahlung) am ehesten entspricht (Standort oberer Versuchsgarten, OVG).

Das Versuchsfeld von *A. schleicheri* lag am Fuss eines nordwestexponierten Hanges in der Nähe eines Baches. Die Sonneneinstrahlung an diesem Standort ist eher gering. Beschattung und die Nähe des Baches haben auch eine rel. hohe Luftfeuchtigkeit zur Folge. Da *A. schleicheri* in tieferen Lagen eher schattige und feuchte Standorte bevorzugt, erschien dieser Standort für diese Art am besten geeignet (Standort unterer Versuchsgarten, UVG). Weil der Boden stark zu Staunässe neigt, mussten die hier gehaltenen Pflanzen für den Winter in ein trockeneres Versuchsfeld verlegt werden, das bezüglich seiner Umweltbedingungen etwa demjenigen von *A. alpina* entspricht. Das Versuchsfeld von *A. curtisii* wurde im südwärts gerichteten Teil eines Gewächshauses angelegt. Die Sonneneinstrahlung war hier deshalb etwa gleich gross wie im Freiland. Die Temperatur wurde nur ganz grob kontrolliert. Sie betrug im Winter tagsüber mindestens 12 °C, des Nachts etwa 9 °C, im Sommer 14 °C bzw. 11 °C. Bei Sonnenschein traten aber deutlich höhere Temperaturen auf. Ein solches Temperaturregime entspricht ungefähr dem atlantischen Klima, unter dem *A. curtisii* zu wachsen gewohnt ist (Standort Kalthaus, KVG).

Um Phänologie und Morphologie der drei Arten auch bei ähnlichen Umweltbedingungen vergleichen zu können, wurden im Sommer 1984 von *A. schleicheri* und *A. curtisii* je 12 Pflanzen zweigeteilt und die eine Hälfte im Versuchsfeld von *A. alpina* (OVG) gehalten. Zudem wurden die Hälften von 14 zweigeteilte Pflanzen von *A. alpina* an den Standort von *A. schleicheri* (UVG) gebracht.

Variabilität der Populationen

Für die Untersuchungen zur Variabilität von Populationen wurden die folgenden Dateien vorbereitet:

- POPNS Populationen am natürlichen Standort
- POPVG Populationen im Versuchsgarten
- POPVGNS Verknüpfte Datei der Populationen am natürlichen Standort und im Versuchsgarten

Die meisten Messungen wurden an herbarisiertem Material vorgenommen, einige an frischem Material aus dem Versuchsgarten. Gewöhnlich wurden die 1985 geernteten Herbarbelege untersucht. Nur wenn aus dieser Ernte kein brauchbares Material verfügbar war, wurde auf die Ernten der Jahre 1984 oder 1986 zurückgegriffen. Genaue Angaben zur Methodik sowie eine Beschreibung der Merkmale sind in Kap. 2.6 zu finden (vgl. Tab. 3, 4 und Abb. 7). Für die multivariaten Auswertungen (kanonische Diskriminanzanalyse, Faktorenanalyse, Clusteranalyse) wurden fehlende Werte mit Hilfe der in Kap. 2.7 (Schätzung von fehlenden Werten) beschriebenen Methode geschätzt.

Tabelle 2: Legende zu den kodierten Merkmalen (Datensatz NTB)

Abkürzung	Legende (Kodierung)
GLU	Länge der unteren Hüllspelze (1: <2mm, 2: 2-3mm; 3: >3mm)
GLGL	Länge der oberen Hüllspelze im Vergleich zur unteren (1: deutlich kürzer als obere, 2: etwa gleichlang)
LEGL	Verhältnis der Länge von Deckspelze und unterer Hüllspelze (1: deutlich kürzer als Hüllspelze, 2: ca. 2/3, 3: etwa gleichlang)
PALE	Verhältnis der Länge von Vorspelze und Deckspelze (1: <1/5 der Länge der Deckspelze, 2: 1/5-2/5, 3: >2/5)
CALE	Verhältnis der Länge von Callushaaren und Deckspelze (1: kurz und undeutlich, 2: kurz, aber deutlich, 3: etwa 1/5-1/3 der Länge der Deckspelze, 4: >1/3)
APG	Ansatzpunkt der Granne (1: in Basisnähe, 2: etwa in der Mitte, 3: in Apexnähe oder Granne nicht vorhanden)
HFGGR	Häufigkeit des Auftretens einer Granne (1: selten oder nie, 2: oft, 3: immer)
LS	Länge des herausragenden Teils der seitlichen Nerven der Deckspelze (1: kurz und undeutlich, 2: deutlich herausragend)
ANL	Verhältnis der Länge von Antheren und Deckspelze (1: viel kürzer als 1/2, 2: ca. 1/2, 3: deutlich länger als 1/2)
HALE	Behaarung der Deckspelze (1: kahl bis schwach, 2: deutlich, 3: stark)
TN	Ausbildung des Trichodiumnetzes (1: nicht ausgebildet, 2: unvollständig, 3: schwach aber vollständig, 4: stark ausgebildet)
BSF	Blütenstandsform bei Fruchtreife (1: zusammengezogen, 2: ausgebreitet)
PED	Behaarung des Pedicellus (1: kahl bis schwach, 2: deutlich, 3: stark)
BSL	Blütenstandslänge (1: selten länger als 10 cm, 2: oft länger als 10 cm)
HL	Halmlänge (1: selten länger als 30 cm, 2: oft länger als 30 cm)
BF	Blattform (1: borstig, 2: gefaltet oder gerollt, 3: flach)
LIG	Ligulalänge (1: kurz und stumpf, 2: intermediär, 3: lang und spitz)
HABU	Behaarung der Blattunterseite der grundständigen Blätter (1: kahl oder nur Blattspitze behaart, 2: schwach, 3: stark)
STO	oberirdische, intravaginale Ausläufer (Stolonen) (0: keine, 1: vorhanden)
RHI	unterirdische, extravaginale Ausläufer (Rhizome) (0: keine, 1: vorhanden)
DIHO	dicht horstförmig (Triebe zumeist intravaginal, aufrecht) (0: nein, 1: ja)
CHR	Chromosomenzahl (1: 2n=14, 2: 2n=28, 3: 2n=42, 4: 2n=56)
PHA	Phänologie (1: annuell, 2: perenn)
KOMP	Kompatibilität (1: selbstinkompatibel, 2: selbstkompatibel)
TGANT	Tageszeit der Anthese (1: Morgen, 2: Nachmittag, 3: Abend, 4: Nacht)
VERBR	Verbreitung (1: Nordeuropa, 2: Mitteleuropa, 3: Westeuropa, 4: Südwesteuropa, 5: Mittelmeergebiet, 6: überall in Europa)
GEB	Gebirgspflanze (0: nein, 1: ja)
OEK	Ökologie (1: eher feuchte Standorte, 2: intermediär oder tolerant, 3: eher trockene Standorte)

2.2. Numerisch-taxonomische Auswertungen

Die numerisch-taxonomischen Auswertungen gehen von 2 Dateien aus:

- NTA Datei der metrischen Blüten- und Blütenstandsmerkmale, die an selbst gesammeltem und entliehenem Herbarmaterial gemessen wurden.
- NTB Datei der qualitativen, kodierten Merkmale, erhoben anhand von Literatur und Herbarmaterial.

Beim Ausmessen der Blüten- und Blütenstandsmerkmale (Datei NTA) wurde wie in Kap. 2 beschrieben vorgegangen. Von jeder Art wurden wenigstens 2 Belege untersucht (Tab. 6). Ausgemessen wurden folgende Merkmale (Legende siehe Tab. 3 und 4): GLU, GLO, LE, PA, CA, LSP, APG, GRL, HL, BSL, LBSU und PED. Falls bei einer Blüte keine Granne vorhanden war, wurde GRL=0 und APG=LE gesetzt. Eine Begründung für dieses Vorgehen ist in Kapitel 3.3 zu finden. Der Datensatz der kodierten Merkmale (Datei NTB) basiert zur Hauptsache auf Angaben aus der Literatur (Tutin 1980, Paunero 1947, Widén 1971, Björkman 1960, Philipson 1937, Romero García et al. 1988, Conert 1989) sowie auf Auswertungen von Herbarmaterial. Die erhobenen Merkmale und deren Kodierung sind der Tab. 2 zu entnehmen. Für die statistische Auswertung wurden diese in mehrere binär kodierte Merkmale unterteilt (1=zutreffend, 0=unzutreffend).

Die Auswertungen erfolgten mit der Korrespondenzanalyse, der Hauptkomponentenanalyse (mit Artmittelwerten der untransformierten Daten) und der Clusteranalyse nach Ward mit der euklidischen Distanz (vgl. Kap. 2.7).

2.3. Phänologische Untersuchungen

Die Angaben zur Phänologie der drei Arten stützen sich auf Einzelbeobachtungen im Feld sowie auf Datenerhebungen im Versuchsgarten. Sie werden ergänzt durch an Herbarmaterial erfasste Daten zur Blütezeit und zum Fruchtansatz sowie durch Angaben aus der Literatur.

Entwicklung der Blütenstände im Versuchsgarten

Im Verlauf der Entwicklung der Blütenstände im Versuchsgarten wurde für jede Pflanze alle 4-7 Tage festgehalten, ob sie Blütenstände in einem der folgenden Stadien trägt:

- EM Blütenstände teilweise aus Blattscheiden ausgetreten.
- VEM Blütenstände ganz aus Blattscheiden ausgetreten.
- ANTH Blütenstände in Anthese

Die Daten wurden in einer Matrix erfasst, die pro Beobachtungstermin für jedes Entwicklungsstadium je ein Merkmal enthält, das nur die Werte 0 (kein Blütenstand im entsprechenden Stadium vorhanden) oder 1 (Blütenstand im entsprechenden Stadium vorhanden) annehmen kann. Mit dieser Matrix wurde eine Korrespondenzanalyse vorgenommen (vgl. Kap. 2.7). Der erste Faktor der Korrespondenzanalyse widerspiegelt die Unterschiede im phänologischen Stadium zwischen den einzelnen Pflanzen. Um zu prüfen, ob sich verschiedene Populationen oder Arten signifikant im Entwicklungsstadium unterscheiden, wurde der erste Faktor der Korrespondenzanalyse einem Kruskal-Wallis-Test (Siegel & Castellan 1988) unterzogen.

Tageszeit der Anthese

Die Beobachtungen zur Tageszeit der Anthese von *A. alpina*, *A. schleicheri* und *A. curtisii* wurden im Versuchsgarten an je 10 markierten Blütenständen von Pflanzen aus verschiedenen Populationen vorgenommen. Diese wurden tagsüber während mehrerer Tage beobachtet, wobei kaum je eine sich öffnende Blüte bemerkt wurde. 5 ausgewählte Pflanzen jeder Art wurden deshalb auch des Nachts observiert. Untersuchungen am natürlichen Standort der Pflanzen wurden nicht gemacht.

Selbstbestäubungsversuche

Einzelne Blütenstände wurden in kleine Beutel aus Nyboltseide eingepackt (Maschenweite 19 μm). Die Beutel wurden unten mit einem Wattebausch geschlossen und mit Draht zugebunden. Die Versuche wurden im Sommer 1984 und 1985 im Versuchsgarten gemacht. Selbstbestäubungsversuche wurden an den drei Arten *A. alpina*, *A. schleicheri* und *A. curtisii* sowie in geringerem Umfang an einigen weiteren Arten durchgeführt. Die Versuche an *A. nevadensis* wurden an Pflanzen vorgenommen, die aus Früchten gezogen worden sind. Da nur eine Probe (aus der Sierra Nevada) zur Verfügung stand, ist zu vermuten, dass diese Pflanzen alle der gleichen Population entstammen.

Keimungsversuche

Im Winter 1983/84 wurden mit Material aus verschiedenen Populationen, das im vorhergehenden Sommer gesammelt worden war, Keimungsversuche durchgeführt. Vor Versuchsbeginn wurden die Früchte bei Zimmertemperatur an einem trockenen Ort gelagert. Da nur eine Klimakammer zur Verfügung stand, konnten die Versuche bei wechselnder und konstanter Temperatur nicht gleichzeitig vorgenommen werden. Die Keimungsversuche wurden in Plastikpetrischalen mit 9 cm Durchmesser und 2 Lagen Filterpapier angesetzt.

2.4. Hybridisierung

Kreuzungsversuche

Für die Kreuzungsversuche wurden jeweils zwei Blütenstände verschiedener Pflanzen, die sich beide kurz vor der Anthese befanden, mit einem Faden zusammengebunden und gemeinsam in einen Beutel aus Nyboltseide (Maschenweite 19 μm) eingeschlossen. Die Beutel wurden unten mit einem Wattebausch verschlossen und mit Draht zugebunden. Alle Versuche wurden im Versuchsgarten gemacht, teils im Freien, teils im Gewächshaus, je nach Standort der betreffenden Pflanzen. Nach der Fruchtreife wurden die Blütenstände geerntet und Aehrchen und Früchte ausgezählt. Die Früchte wurden im Büro gelagert. Wenn mehr als 10 Früchte vorhanden waren, wurde das durchschnittliche Fruchtgewicht gewogen. Die Keimfähigkeit wurde für jeden Blütenstand an maximal 25 Früchte getestet. Die Keimungsversuche wurden in Plastikpetrischalen mit 9 cm Durchmesser und 2 Lagen Filterpapier angesetzt, mit 0.1 % KNO_3 als Keimmedium. Da diese Versuche im Gewächshaus durchgeführt wurden, konnten Temperatur und Licht nicht genau kontrolliert werden (Nachttemperatur ca. 16°C, Tagetemperatur ca. 20°C, unbeschattet bei Tageslicht). Von jedem Elter wurden wenn möglich 4 Keimlinge aufgezogen, die jedoch zum grössten Teil nicht weiter bearbeitet wurden, da sie bis zum Abschluss der Arbeit nicht zur Blüte gekommen waren.

Chromosomenzählungen

Die verwendeten Methoden entsprechen weitgehend den Angaben in Darlington & La Cour. (1976). Die Blütenstände wurden in einer Mischung von 3 Teilen Ethanol und 1 Teil Eisessig fixiert. Zur Lagerung wurden sie in 70% Ethanol überführt und bei -30°C gelagert. Unter dem Binokular wurden aus etwa 5 Blüten des richtigen Entwicklungsstadiums die Antheren herauspräpariert und auf einen Objektträger in einen Tropfen Karmin-Essigsäure gebracht. Die Staubblätter wurden mit einem Skalpell zerstückelt. Nach dem Auflegen des Deckblattes wurde das Präparat kurze Zeit erwärmt und dann gequetscht. Die Analyse erfolgte im Phasenkontrast bei 800-2000facher Vergrößerung. Bei 800facher Vergrößerung wurden mit Hilfe der Camera lucida Zeichnungen angefertigt. Fotografiert wurde mit einem Zeiss-Fotomikroskop bei 1250-2000facher Vergrößerung.

2.5. Vergleich der morphologischen Variabilität der drei Arten

Insgesamt wurden im Laufe dieser Arbeit etwa 1500 Herbarbelege aus 38 europäischen Herbarien untersucht (Abkürzungen gemäss Holmgren et al. 1990):

B, BCC, BM, BORD, BP, BRA, BRNU, BUCA, CAM, COI, ETH, FI, GE, GENT, GJO, IB, K, KL, KRA, LISU, LY, MAF, MGC, MPU, MPU, NEU, NICE, PO, PR, PRC, SCH, UNI CGE, VER, VIL, WU, Z, ZT

Ein Teil des Materials wurde auf ca. 20 morphologische Merkmale hin untersucht (vgl. Kap. 2.6). Die Auswahl dieser Belege erfolgte so, dass - zusammen mit dem selbst gesammelten Material - das ganze Verbreitungsgebiet der jeweiligen Art möglichst gut abgedeckt wird. Die Daten der Herbarbelege und diejenigen ausgewählter Belege von den Populationsstandorten (2 oder 3 einigermassen vollständige Belege jeder Population) wurden für die Auswertungen in der Datei AREAL kombiniert. Für die Beurteilung der regionalen Unterschiede innerhalb der Arten wurden die Belege verschiedenen Regionen zugeordnet (vgl. Abb. 4-6).

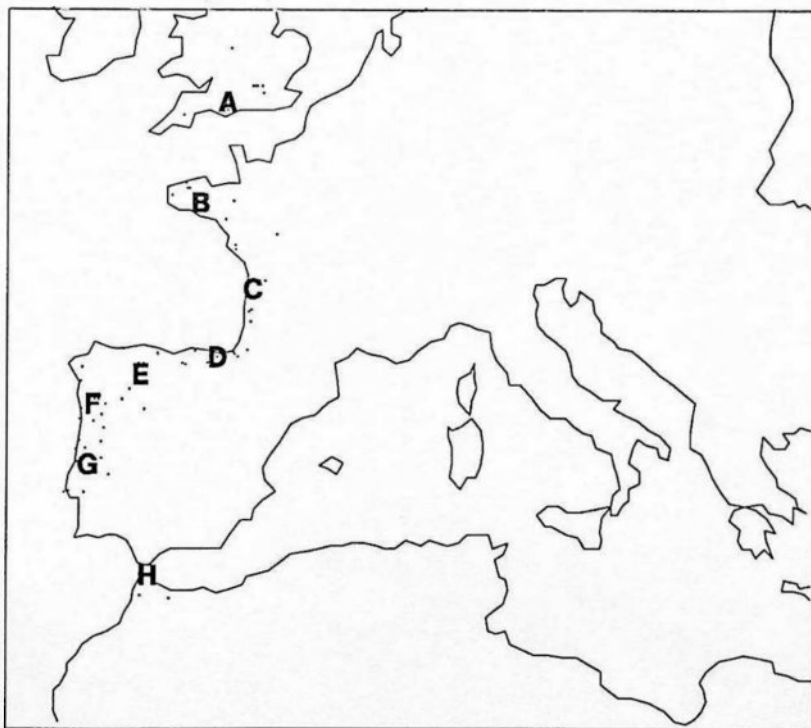


Abbildung 4: Regionszuordnung für *A. curtisii*: A: England (24 Belege), B: Bretagne (21), C: Südwestfrankreich (13), D: Nordspanien (12), E: Nordwestspanien (9), F: Nordwestspanien und nördliches Portugal (16), G: Portugal (24), H: Marokko und Südspanien (13).

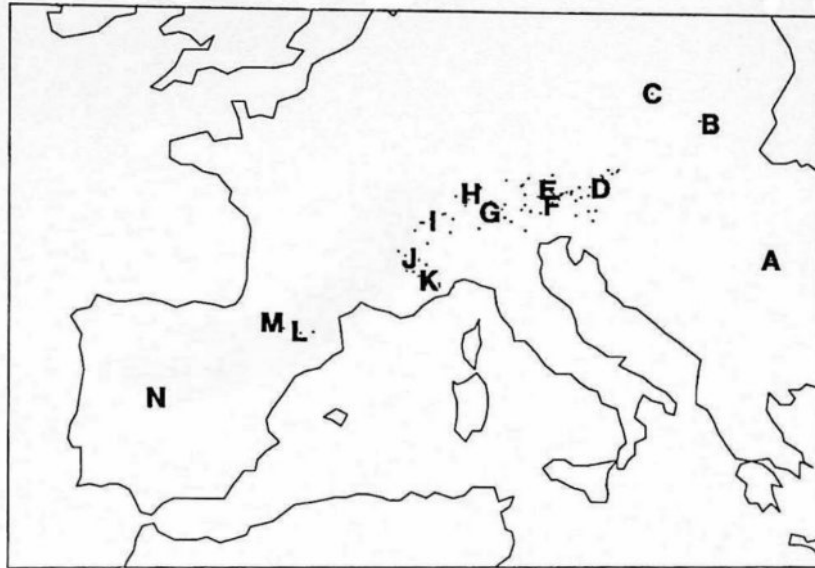


Abbildung 5: Regionszuordnung für *A. alpina*: A: Karpathen (Rumänien, nur eine Lokalität) (3 Belege), B: Tatra (22), C: Grosser Kessel (Velke Kotlina) (6), D: östlicher Alpenrand (Steiermark, Kärnten) (16), E: nördliche Ostalpen (Vorarlberg, Tirol, Salzburg) (28), F: südliche Ostalpen (Trentino, Friuli, Veneto, Slovenia) (18), G: südliche Mittelalpen (Piemonte, Lombardia, Ticino, Graubünden, Trentino) (29), H: nördliche Mittelalpen (Zentral- und Nordostschweiz) (24), I: westliche Mittelalpen (Westschweiz, Haute Savoie) (14), J: Nördliche Westalpen (Savoie, Isère, Drôme, Hautes Alpes, Vaucluse, Basses Alpes) (16), K: südliche Westalpen (Basses Alpes, Alpes Maritimes) (13), L: östliche Pyrenäen (11), M: mittlere Pyrenäen (12), N: Sierra de Gredos (1).

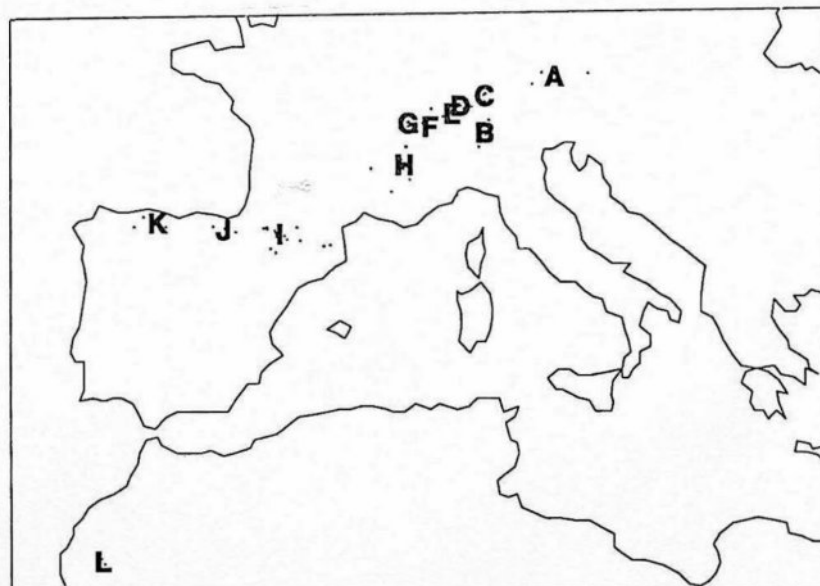


Abbildung 6: Regionszuordnung für *A. schlecheri*: A: deutsche und österreichische Alpen (3 Belege), B: Graubünden, Grigna (7), C: Nordostschweiz (32), D: Zentralschweiz (21), E: Berner Oberland (18), F: Westschweiz und Haute Savoie (9), G: Französischer Jura (16), H: Südwestalpen (20), I: Pyrenäen (49), J: Baskenland (6), K: Kantabrische Gebirge (8), L: Atlas (Marokko) (2).

2.6. Beschreibung der untersuchten Merkmale

Mit Ausnahme der vegetativen Merkmale der Pflanzen aus dem Versuchsgarten (Tab. 3, VGF) wurden alle Merkmale an herbarisiertem Material untersucht. Es wurde jeweils einer der grössten, einigermaßen vollständigen Halme ausgewählt (vgl. Kap. 5.1). Die meisten Merkmale wurden an diesem Halm untersucht. Pro Halm wurden 2 oder 3 Aehrchen aus dem mittleren Bereich des Blütenstandes ausgemessen. Die vegetativen Merkmale der Pflanzen aus dem Versuchsgarten wurden an 3 Blättern erfasst. Die Auswertungen wurden zum grössten Teil mit den pro Pflanze gemittelten Werten vorgenommen.

Die Messgenauigkeit richtete sich nach der Grösse des zu messenden Organs. Die Merkmale GLU und GLO wurden mit dem Binokular bei 12.5facher Vergrösserung gemessen, alle andern Aehrchenmerkmale (LE, PA, CA, GRL, LSP, APG, AL, SA) bei 32facher Vergrösserung. Die Beurteilung der Pedicellus-Behaarung (PED) sowie der Behaarung der Blattunterseite (BH, HB, HS) erfolgte bei 32facher Vergrösserung, diejenige der Blattform (BF, FB) bei 12.5facher Vergrösserung. Die Merkmale LIG und LIGU wurden je nach Grösse der Ligula bei 12.5- oder 32facher Vergrösserung gemessen. Alle übrigen Merkmale wurden ohne optische Hilfsmittel beurteilt bzw. mit dem Massstab auf 1 mm genau erfasst.

In einigen Fällen wurde aus messtechnischen Gründen nicht die eigentliche Organlänge gemessen, sondern eine davon abweichende, dafür aber klarer definierte oder leichter messbare Grösse. Dies betrifft die Merkmale CA, PA, LE und APG, die alle inklusive der Calluslänge gemessen wurden (vgl. Abb. 7). Diese Masse stimmen deshalb nicht exakt mit denjenigen anderer Autoren überein, sondern sind um etwa 0.07 mm (*A. curtisii*) bzw. 0.10 mm (*A. alpina* und *A. schleicheri*) grösser. Die Merkmale LBSU und LBSZU wurden inklusive des äussersten Aehrchens gemessen. Der tatsächliche Wert entspricht also LBSU minus GLU bzw. LBSZU minus GLU.

Die Messung des Pollendurchmessers erfolgte an fixiertem Material (30% Eisessig und 70% Alkohol) von sich in Anthese befindenden Blüten. Es wurden jeweils 10 Pollen pro Individuum mit einem Messokular bei 1000facher Vergrösserung im Phasenkontrast ausgemessen. Die Stomatalänge (STO) wurde an Oberflächenschnitten gemessen, die etwa 2 cm unterhalb des Blütenstandes vorgenommen wurden. Dazu wurden die Schnitte in mit Netzmittel versetztem Wasser im Phasenkontrast bei 1000facher Vergrösserung untersucht. Normalerweise wird die Stomatalänge an Blattmaterial gemessen. Da sich die Arten der Alpina-Gruppe in der Blattmorphologie stark unterscheiden, wären aber die an Blättern gemessene Werte nicht vergleichbar.

Beim sogenannten Trichodiumnetz handelt es sich um eine Verstärkung der äusseren Zellwände der dorsalen Epidermis der Deckspelze (Björkman 1960, Widén 1971). Dadurch entsteht das Bild eines feinmaschigen Netzes. Zur Untersuchung des Trichodiumnetzes wurden Deckspelzen in mit Netzmittel versetztem Wasser eingeschlossen und im Phasenkontrast bei 1000facher Vergrösserung betrachtet.

Das Merkmal Horsthöhe (HH) wurde gemessen, indem die grundständigen Blätter mit der Hand zu einem Büschel gefasst und die Höhe des Hauptteils der Blätter ab Boden gemessen wurde. Es entspricht ungefähr der max. Blattlänge der grundständigen Blätter (MAXBL).

Zur Beurteilung der Grösse der Pflanzen im Versuchsgarten wurden an jedem der drei Standorte (oberer und unterer Versuchsgarten sowie Kalthaus) 5 Referenzpflanzen ausgewählt, die das ganze Grössenspektrum regelmässig abdecken. Jede Pflanze wurde aufgrund des Vergleichs mit den Referenzpflanzen einer von 5 Grössenklassen (SIZE=1 bis 5) oder einer Zwischenstufe zugeordnet.

Für die multivariaten Auswertungen (kanonische Diskriminanzanalyse, Faktorenanalyse, Clusteranalyse) mussten fehlende Werte geschätzt werden, da sonst zuviele unvollständige Herbarbelege nicht in die Auswertungen hätten einbezogen werden können. Bei den Aehrchenmerkmalen (GLU, GLO, LE, PA, CA, APG, GRL, LS), die an 2 oder 3 Aehrchen pro Pflanze gemessen wurden, erfolgte die Schätzung fehlender Werte mittels der proportionalen Anpassung (vgl. Kap. 2.7, Schätzung von fehlenden Werten, zumeist wurde LE als X-Variable verwendet). AL und SA wurden bei den multivariaten Auswertungen nicht berücksichtigt, da mehr als 20 % der Beobachtungen fehlende Werte aufwiesen. Wenn eine Schätzung mit Hilfe der proportionalen Anpassung nicht möglich war (nur ein Messwert pro Beleg oder alle Werte eines Merkmals fehlend), wurde eine Schätzung anhand der k nächsten Nachbarn durchgeführt (Kap. 2.7). Für die Berechnung der euklidischen Distanz wurden jeweils nur diejenigen Merkmale eingesetzt, die mit dem zu schätzenden Merkmal einigermaßen korreliert sind.

Tabelle 3: Liste der untersuchten Merkmale

----- Aehrchenmerkmale -----

Länge der unteren Hüllspelze (Gluma)	GLU	A
Länge der oberen Hüllspelze (Gluma)	GLO	A
Lemmalänge (Deckspelze)	LE	A
Palealänge (Vorspelze)	PA	A
Länge der Callushaare	CA	A
max. Länge des herausragenden Teils der Lemmanerven	LSP/LS	A
Ansatzpunkt der Granne	APG	A
Grannenlänge (GRL1+GRL2)	GRL/GR	A
Länge der Grannenbasis unterhalb Knick	GRL1	VG/M
Länge des Grannenteils oberhalb Knick	GRL2	VG/M
Antherenlänge	AL	A
Fruchtlänge	SA	A
Farbe der Glumae	FGL	M
Ausbildung des Trichodiumnetzes	TN	M
phänologisches Stadium	ANTH	A

----- Halmmerkmale -----

Halmlänge	HL	A
Blütenstandsänge	BSL	A
Blütenstandsweite	BSB	A
maximale Länge der untersten Blütenstandsäste	LBSU	A

Tabelle 3: Fortsetzung

Zahl der Blütenstandsäste 1. Ordnung am untersten Knoten	ABSU	AS
maximale Länge der zweituntersten Blütenstandsäste	LBSZU	A
Zahl der Blütenstandsäste 1. Ordnung am zweituntersten Knoten	ABSZU	AS
Distanz zwischen unterstem und zweitunterstem Knoten	DKNOT	A
Anzahl Blüten des Blütenstandes	ANZBL	AS/NS/HE
Behaarung des Pedicellus	PED	A
Länge des obersten Halmblattes	BL	A
Ligulalänge des obersten Halmblattes	LIG	A
Behaarung der Blattunterseite	BH	A
Blattform	BF	A
Stomatalänge am Halm	STO	NS
Anzahl Blütenstände pro Pflanze	ANZBS	VGf

----- vegetative Merkmale -----

Maximale Blattlänge	MAXBL	NS/HE
Grösse der Pflanzen (5 Grössenklassen mit Zwischenstufen)	SIZE	VGf
Horsthöhe (entspricht in etwa MAXBL)	HH	VGf
Blattlänge (3 grundständige Blätter)	LVB	VGf
Behaarung der Blattbasis an Blattunterseite (3 grundst. Bl.)	HB	VGf
Behaarung der Blattspitze an Blattunterseite (3 grundst. Bl.)	HS	VGf
Blattbreite (3 grundständige Blätter)	BVB	VGf
Blattform (3 grundständige Blätter)	FB	VGf
Ligulalänge (3 grundständige Blätter)	LIGU	VGf
Anzahl Blattrippen (3 grundständige Blätter)	AR	VGf

Legende zu Tabelle 3:

- A: Merkmal wurde bei allen untersuchten Pflanzen erfasst.
- VG: Merkmal wurde bei den im Versuchsgarten gezogenen Pflanzen erfasst.
- NS: Merkmal wurde bei dem am natürlichen Populationsstandort gesammelten Material untersucht.
- HE: Merkmal wurde an entliehenem Herbarmaterial untersucht.
- AS: Merkmal wurde bei *A. alpina* und *A. schleicheri* gemessen.
- VGf: Merkmal wurde an frischem Material aus dem Versuchsgarten erfasst.
- M: Merkmal wurde nur stichprobenweise an einem Teil des untersuchten Materials erfasst.

Tabelle 4: Legende zu den kodierten Merkmalen

ABK		KODE	
FGL	Farbe der Glumae	1	blass
		2	blassrot
		3	hellrot
		4	rot
		5	dunkelrot
TN	Trichodiumnetz	1	Rippen etwa gleich breit oder breiter als unverdickte Teile der Epidermiszellwand (entspricht Typ I von Widén 1971).
		2	Rippen 2/3-1/2 der Breite der unverdickten Teile (entspricht Typ II von Widén 1971)
		3	Rippen 1/2-1/5 der Breite der unverdickten Teile (entspricht Typ III von Widén 1971).
PED	Pedicellus-Behaarung	1	keine
		2	schwach
		3	mässig
		4	stark
		5	sehr stark
BF	Blattform	1	borstig
		2	gefaltet oder gerollt
		3	gefaltet-flach
		4	flach
BH	Behaarung der Blattunterseite	1	Blattunterseite kahl
		2	nur Blattspitze behaart
		3	auch Blattmitte behaart
		4	auch Blattbasis schwach behaart
		5	ganzes Blatt stark behaart
ANTH	phänologisches Stadium	1	vor Anthese
		2	während Anthese
		3	nach Anthese
		4	Früchte leicht herausfallend

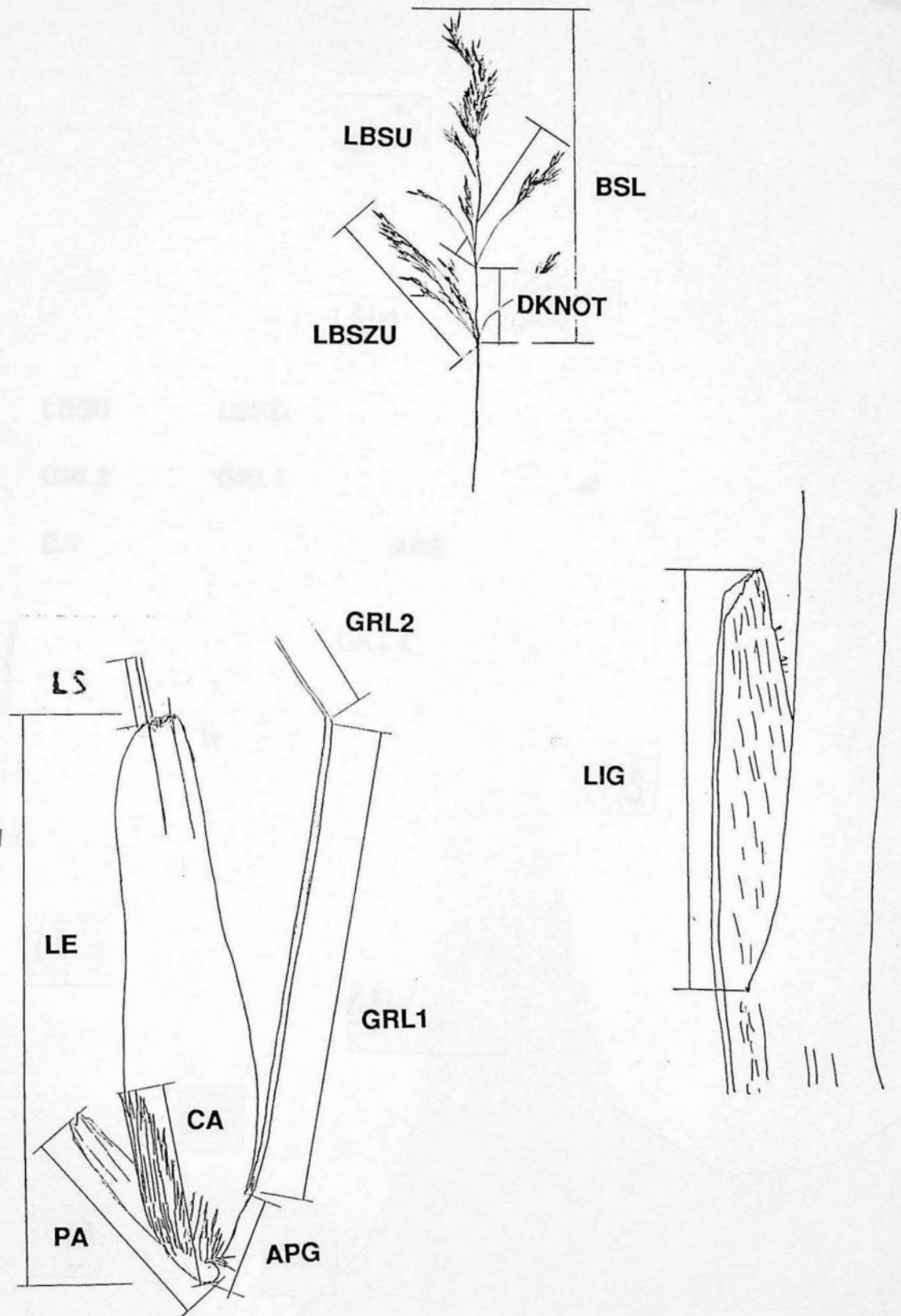


Abbildung 7: Illustration zu den morphologischen Merkmalen (Legende siehe Tab. 3).

2.7. Statistische Auswertungen

Der grösste Teil der Auswertungen wurde auf einem Tischrechner (Betriebssystem PC-DOS) mit dem Statistikprogramm SYSTAT (Wilkinson 1988a) und dem Graphikprogramm SYGRAPH (Wilkinson 1988b) vorgenommen, weitere Auswertungen am Rechenzentrum der Universität Zürich mit dem Programmpaket SAS (Statistical Analysis System, release 82.3 und 5.08, SAS Institute Inc. 1982, 1983 und 1985). Für gewisse Auswertungen (Korrespondenzanalyse, Schätzen von fehlenden Werten, Levene-Test, Mahalanobis-Distanz, Hauptkomponentenanalyse aufgrund der "within group correlation matrix") kamen selbst geschriebene Programme in GAUSS (Version 2.0, Aptech Systems) oder Basic zum Einsatz.

Es wurde darauf geachtet, dass die Zahl der verschiedenen Methoden möglichst gering war. Aehnliche Probleme wurden deshalb oft mit den gleichen Methoden angegangen, auch wenn diese nicht immer optimal waren. In den meisten Fällen wurden zusätzlich zu den präsentierten Auswertungen noch weitere mit anderen Verfahren gemacht. Auf diese Weise wurde die Stabilität der Resultate unter verschiedenen statistischen Modellen getestet.

Im folgenden wird auf die wichtigsten Verfahren, die in dieser Arbeit zum Einsatz kommen, kurz eingegangen. Für ausführlichere Angaben wird auf die zitierte Literatur verwiesen.

Schätzung von fehlenden Werten

Für die multivariaten Auswertungen mussten fehlende Werte geschätzt werden. Merkmale mit vielen fehlenden Werten (mehr als 20 %) wurden von solchen Auswertungen ausgeschlossen. Die Schätzung der fehlenden Werte wurde auf zweierlei Art vorgenommen.

1. Proportionale Anpassung:

Die Methode der proportionalen Anpassung kann nur angewandt werden bei Merkmalen, die mehrfach am gleichen Objekt erfasst worden sind und zwischen denen eine einigermaßen isometrische Beziehung besteht. Zuerst wird die am engsten mit dem zu schätzenden Merkmal korrelierende Variable bestimmt. Dann wird das durchschnittliche Verhältnis (V) zwischen dieser Variable (X) und dem zu schätzenden Merkmal (Y) berechnet aus den Messungen, für die beide Merkmale keine fehlenden Werte aufweisen ($V=Y/X$). Aus dem Verhältnis V kann nun Y für die fehlenden Werte geschätzt werden ($Y=V*X$).

2. Schätzung anhand der k nächsten Nachbarn:

Dieses Verfahren lehnt sich an eine nichtparametrische Methode der Diskriminanzanalyse an (nearest neighbour discriminant analysis, PROC NEIGHBOUR, SAS Institute Inc. 1985).

Zuerst werden alle Merkmale standardisiert (Mittelwert 0, Varianz 1). Dann wird für jede Beobachtung mit fehlenden Werten die euklidische Distanz (Steinhausen & Langer 1977) zu allen vollständigen Beobachtungen berechnet. Das 10 % Perzentil der berechneten Distanzen wird ermittelt und aus den Beobachtun-

gen, die näher liegen als dieses Perzentil, wird für jeden fehlenden Wert zufällig ein gemessener Wert als Schätzung ausgewählt.

Transformation

Die Häufigkeitsverteilung der untersuchten metrischen Merkmale ist zumeist lognormal. Für die meisten Auswertungen wurden deshalb alle metrischen Variablen logarithmisch (Basis=10) transformiert (Hartung & Elpelt 1984). Die transformierten Merkmale weichen nurmehr unwesentlich von der Normalverteilung ab.

Standardisierung

Die Standardisierung einer Variable erfolgt dadurch, dass von jedem Wert der Mittelwert der Variable abgezogen und das Ergebnis durch die Standardabweichung dividiert wird. Auf diese Weise standardisierte Variablen haben den Mittelwert 0 und die Standardabweichung 1 (Hartung & Elpelt 1984).

Irrtumswahrscheinlichkeit

Die Irrtumswahrscheinlichkeit p wird zumeist in kodierter Form angegeben (vgl. Tab. 5). Signifikanz liegt vor, wenn $p \leq 0.05$ ist.

Korrelationskoeffizienten

Verwendet wurden der Korrelationskoeffizient nach Pearson (Hartung & Elpelt 1984) und der Rangkorrelationskoeffizient nach Spearman (Siegel & Castellan 1988). Die Spanne beider Koeffizienten reicht von -1 (perfekte negative Abhängigkeit) über 0 (keine Beziehung) bis 1 (perfekte positive Abhängigkeit zwischen den Merkmalen). Das Quadrat des Korrelationskoeffizienten kann als Mass für den Anteil gemeinsamer Varianz interpretiert werden. Approximativ gilt dies auch für Rangkorrelationskoeffizienten.

Tabelle 5: Legende zu den Abkürzungen in statistischen Auswertungen

p:	Irrtumswahrscheinlichkeit
ns :	nicht signifikant ($p > 0.05$)
*	$p \leq 0.05$
** :	$p \leq 0.01$
*** :	$p \leq 0.001$
**** :	$p \leq 0.0001$
n:	Anzahl Beobachtungen
FG:	Freiheitsgrad
s:	Standardabweichung
s ² :	Varianz
r:	Korrelationskoeffizient
t:	Teststatistik des t-Testes
F-Wert	Teststatistik der Varianzanalyse (Verhältnis der Varianz zwischen den Behandlungen bzw. Gruppen zu derjenigen innerhalb der Behandlungen bzw. Gruppen)
KW:	Teststatistik des Kruskal-Wallis-Testes
FAKx / Fx:	x. Faktor einer Hauptkomponenten-, Faktoren- oder Korrespondenzanalyse
CANx:	x. kanonische Variable (standardisiert) einer kanonischen Diskriminanzanalyse oder einer kanonischen Korrelationsanalyse.

Test nach Levene

Unterschiede in der Varianz verschiedener Stichproben wurden nicht wie üblich mit dem F-Test (Hartung & Elpelt 1984) geprüft, da dieser Test schon bei geringen Abweichungen von der Normalverteilung irreführende Resultate ergibt (Van Valen 1978). Stattdessen wurde der robustere Levene-Test bzw. eine multivariate Version dieses Testes verwendet (Van Valen 1978).

Regression, Varianzanalyse und Varianzkomponenten (Freund & Littell 1981)

Regressionsanalysen wurden mit Programmen zum allgemeinen linearen Modell durchgeführt (MGLH in SYSTAT, Wilkinson 1988a; GLM in SAS, SAS Institute Inc. 1985). Methodisch wurde dabei zwischen Varianzanalyse, Kovarianzanalyse und Regressionsrechnung nicht unterschieden. Der Unterschied liegt nur darin, dass bei den ersten beiden Verfahren im Gegensatz zum dritten auch kodierte dummy-Variablen einbezogen werden. Die Schätzung von Varianzkomponenten bei den Populationsuntersuchungen erfolgte mit der Prozedur VARCOMP (SAS Institute Inc. 1985).

Hauptkomponentenanalyse (Linder & Berchtold 1982)

Bei der Hauptkomponentenanalyse handelt es sich um ein Verfahren zur Reduktion der Dimension eines multivariaten Datensatzes. Es werden neue, unkorrelierte Variablen (sogenannte Faktoren oder Hauptkomponenten) als Linearkombinationen (gewichtete Summen) der ursprünglichen Variablen berechnet und ihrem Informationsgehalt entsprechend geordnet. Der erste Faktor der Hauptkomponentenanalyse ist diejenige Linearkombination mit dem grössten Informationsgehalt, d.h. er ist durch die grösste Ausdehnung der Punktwolke der Beobachtungen im n -dimensionalen Raum ($n \leq$ Anzahl der Variablen) gerichtet. Der zweite Faktor ist die Linearkombination mit dem zweitgrössten Informationsgehalt, der unkorreliert ist mit dem ersten. Die weiteren Faktoren werden analog berechnet. Die maximale Anzahl der Faktoren entspricht der Anzahl der ursprünglichen Variablen.

Die Darstellung der Verteilung der Objekte in der Ebene der ersten beiden Hauptkomponenten hat zumeist einen wesentlich grösseren Informationsgehalt als jedes Streudiagramm von zwei der ursprünglichen Variablen. Oft ist im ersten Drittel der Hauptkomponenten mehr als die Hälfte der in den Ausgangsdaten vorhandenen Information enthalten und in den ersten zwei Dritteln schon mehr als 90%. Die Effizienz der Methode ist abhängig von der Grösse der Korrelationen zwischen den ursprünglichen Variablen, d.h. vom Ausmass der im jeweiligen Datensatz vorhandenen Redundanz. Mit einem Satz unkorrelierter Variablen eine Hauptkomponentenanalyse durchzuführen ist deshalb sinnlos, da sich dessen Dimension nicht reduzieren lässt. Die Hauptkomponentenanalyse setzt eigentlich metrische Variablen voraus, deren Beziehungen zueinander linear sind, und ist nur optimal, wenn die Variablen zudem noch multivariat normalverteilt sind. Sie kann mit den unstandardisierten (Kovarianzmatrix) oder den standardisierten (Korrelationsmatrix) Variablen durchgeführt werden. Ersteres ist nur sinnvoll, wenn Variablen vergleichbarer Messeinheit und Grössenordnung vorliegen (z.B. Zeigerwerte, Längenmasse ähnlicher Grösse usw.) und hat zur Folge, dass die Variablen entsprechend ihrer Streuung gewichtet werden. Bei Standardisierung erhalten alle Variablen dasselbe Gewicht. Oft ist die Ladung aller Merkmale auf der ersten Hauptkomponente von gleicher Tendenz. Diese kann dann als Grössenkomponente aufgefasst werden und die übrigen Hauptkomponenten, die mit dem ersten Faktor unkorreliert sind, als Formkomponenten (Reyment et al. 1984). Gemäss Bookstein (1978) kann Form definiert werden als Geometrie einer biologischen Struktur, aus der "information about position, scale, and orientation" entfernt wurde.

Korrespondenzanalyse (Greenacre 1984)

Die Korrespondenzanalyse dient primär zur Darstellung der Beziehungen innerhalb der Zeilen bzw. Spalten von Kontingenztafeln, aber auch zur Darstellung der Beziehungen zwischen Zeilen und Spalten, da beide zusammen abgebildet werden können. Sie ist nah verwandt mit der Hauptkomponentenanalyse, aber eher auf qualitative (nominalskalierte) Daten ausgerichtet. Da sich metrische und ordinale Daten durch entsprechende Kodierung in nominale Daten umwandeln lassen, kann die Korrespondenzanalyse auf Daten unterschiedlicher Skalierung angewandt werden. Diese Reduktion des Skalenniveaus ist natürlich mit einem gewissen Informationsverlust verbunden, hat aber zugleich den Vorteil, dass auf diese Weise auch stark von der Linearität abweichende Beziehungen erfasst werden können.

Die Berechnung der Faktoren erfolgt nach ähnlichen Kriterien wie bei der Hauptkomponentenanalyse. Der erste Faktor ist derjenige, der die Zeilen bzw. Spalten der Kontingenztafel am besten voneinander trennt. Ordnet man Zeilen und Spalten der Kontingenztafel nach dem ersten Faktor, so befinden sich die hohen Anzahlen bevorzugt in der Nähe der Diagonale.

Kanonische Diskriminanzanalyse (Linder & Berchtold 1982)

Das Vorgehen ist ähnlich wie bei der Hauptkomponentenanalyse. Es werden ebenfalls zueinander orthogonale Linearkombinationen (sogenannte Faktoren oder kanonische Variablen) der ursprünglichen Variablen berechnet und ihrem Informationsgehalt entsprechend angeordnet. Das Optimalitätskriterium ist hier jedoch ein anderes, nämlich die optimale Trennung zwischen den vorgegebenen Gruppen. Das Streudiagramm der ersten beiden kanonischen Variablen (Faktoren) entspricht derjenigen zweidimensionalen Abbildung, welche die Distanzen zwischen den Gruppen mit der geringsten Verzerrung wiedergibt. Das Distanzmaß ist nicht das euklidische wie bei der Hauptkomponentenanalyse, sondern dasjenige nach Mahalanobis, in dem die Korrelationen zwischen den Variablen innerhalb der Gruppen berücksichtigt sind (keine Korrelation innerhalb der Gruppen für die Faktoren).

Kanonische Korrelationsanalyse (Linder & Berchtold 1982)

Dieses Verfahren ist nah verwandt mit der kanonischen Diskriminanzanalyse, der Korrespondenzanalyse und der multiplen linearen Regression, die alle als Spezialfall der kanonischen Korrelationsanalyse betrachtet werden können (Greenacre 1984).

Die kanonische Korrelationsanalyse dient zur Untersuchung der linearen Beziehungen zwischen zwei Variablengruppen. Für beide Variablengruppen werden paarweise diejenigen Linearkombinationen (=Faktoren oder kanonische Variablen) berechnet, die untereinander die engste Korrelation (=kanonische Korrelation) aufweisen und orthogonal sind zu den übrigen Paaren von Linearkombinationen. Die maximale Anzahl der Faktoren entspricht der Anzahl der Variablen in der kleineren Variablengruppe.

Hauptfaktorenanalyse (Ost 1984)

Die Hauptfaktorenanalyse wird hier v. a. zur Untersuchung der linearen Beziehungen innerhalb multivariater Datensätze eingesetzt. Die ersten Schritte bei den Berechnungen für die Hauptfaktorenanalyse entsprechen weitgehend dem Vorgehen bei der Hauptkomponentenanalyse. Aufgrund verschiedener Kriterien (Abfolge

der Eigenwerte, kumulierter Anteil der erklärten Information) werden die Faktoren, die in die weiteren Berechnungen eingehen sollen, festgelegt. Diese werden rotiert, d.h. das Koordinatensystem wird um seinen Ursprung gedreht und zwar so, dass sich einerseits möglichst geringe und andererseits möglichst grosse Ladungen (Korrelationen) der Variablen auf den rotierten Faktoren ergeben (sogenannte Einfachstruktur). Als erste Schätzung der Kommunalitäten, die dann iterativ verbessert wird, fand die quadrierte multiple Korrelation (r^2) Verwendung. Die Rotation erfolgte nach dem VARIMAX-Kriterium.

Clusteranalyse

Eingesetzt wurde von den Methoden der agglomerativen Clusteranalyse das Verfahren nach Ward. In der explorativen Phase der Auswertung fand zudem die k-means Clusteranalyse, ein iteratives Maximierungsverfahren (Steinhausen & Langer 1977, SAS Institute Inc. 1985), Verwendung.

Diskriminanzanalyse mit der logistischen Regression

Zur Unterscheidung von Gruppen wird gewöhnlich die auf der multiplen linearen Regression oder auf der kanonischen Korrelationsanalyse basierende Diskriminanzanalyse eingesetzt (Linder & Berchtold 1982). Diese Verfahren sind jedoch nur optimal, wenn die Gruppen multivariat normalverteilt sind und zudem die gleiche Kovarianzmatrix besitzen. Deshalb wurde ein Verfahren verwendet, das auf der logistischen Regression basiert und geringere Ansprüche an die Daten stellt (Press & Wilson 1978, Hosmer & Lemeshow 1989).

3. Stellung von *Agrostis curtisii*, *A. alpina* und *A. schleicheri* innerhalb der Gattung

3.1. Einleitung

Die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den drei untersuchten Arten können nur vor dem Hintergrund der Gesamtvariabilität innerhalb der Gattung *Agrostis* richtig beurteilt werden. Weltweit gibt es etwa 220 *Agrostis*-Arten (Clayton & Renvoize 1986), die im Rahmen dieser Arbeit nicht alle untersucht werden konnten. Eine Beschränkung auf die europäischen Arten sollte jedoch zur Beurteilung der systematischen Stellung der Arten der Alpina-Gruppe genügen, wenn davon ausgegangen werden kann, dass ein wichtiges Verbreitungszentrum der Gattung *Agrostis* im westlichen Mittelmeergebiet liegt (grosse Diversität, viele diploide Arten; Sokolovskaya 1938, Romero García et al. 1988).

Nach Björkman (1960) kann die Gattung *Agrostis* aufgrund der Morphologie nicht eindeutig von den Nachbargattungen *Calamagrostis* und *Polypogon* unterschieden werden. Die Abgrenzung gegenüber *Apera* ist dagegen wenig problematisch. Zwei Arten zweifelhafter Gattungszugehörigkeit wurden nicht in diese Untersuchung einbezogen: *Agrostis merxmulleri* Greuter & H. Scholz (Greuter & Scholz 1981), die Affinitäten zu *Polypogon* aufweist, und *Agrostis juressii* Link, die neuerdings in die monotypische Gattung *Linkagrostis* gestellt wird (Romero García et al. 1987).

Die folgenden Untersuchungen basieren auf eigenen Messungen an Herbarbelegen sowie auf Angaben aus der Literatur. Die Methodik und die Legende zu den Merkmalen wird in Kap. 2.2 beschrieben. Die Anzahl der untersuchten Herbarbelege zu jeder Art kann Tab. 6 entnommen werden.

3.2. Gliederung der Gattung *Agrostis*

Die Taxonomie von *Agrostis* basiert hauptsächlich auf der Morphologie der Aehrchen, insbesondere der Ausbildung der Vorspelze, der Granne und des Trichodiumnetzes auf der Deckspelze (Björkman 1960, Widén 1971). Nach Philipson (1937), Metcalfe (1960) und Widén (1971) ist die Morphologie der sterilen Sprosse für die Gliederung der Gattung kaum brauchbar. Eine umfassende Diskussion der Taxonomie der Gattung ist bei Björkman (1960) zu finden. Seiner Meinung nach sind alle von ihm diskutierten Klassifikationsversuche mangelhaft.

Eine brauchbare Gliederung der Gattung, die als Ausgangspunkt für die vorliegende Untersuchung verwendet wird, wurde von Romero García et al. (1988) aufgestellt (vgl. Tab. 6). Sie widerspiegelt v.a. das Verhältnis von Palea- und Lemmalänge, die Aehrchengrösse sowie die Ausprägung des Trichodiumnetzes (Abb. 8).

In Tab. 6 sind drei Gruppen verwandter Arten besonders hervorgehoben:

- Die Alpina-Gruppe zeichnet sich durch grosse Aehrchen, basalen Ansatzpunkt der Granne und im Vergleich zu andern Arten der Sektion *Agrostis* starke Ausbildung von Granne, Palea und Callushaaren aus.
- Die Arten der Canina-Gruppe besitzen Aehrchen mittlerer Grösse mit sehr kurzer Vorspelze, kurzen Callushaaren sowie im Vergleich zur Alpina-Gruppe schwach ausgebildeter oder fehlender Granne. Ist eine Granne vorhanden, so entspringt sie etwa in der Mitte der Deckspelze.
- Zur Alba-Gruppe gehören Arten mit recht unterschiedlicher Aehrchenmorphologie. Zwischen ihnen sind jedoch - infolge von Hybridisierung und Introgression - z.T. fast fließende Uebergänge vorhanden (Fouillade 1932, Stace 1975, Förderer 1982, Bradshaw 1958, Widén 1971).

Diese Artengruppen sind nicht als taxonomische Einheiten aufzufassen, sondern kennzeichnen lediglich Gruppen ähnlicher Arten. Bei den Arten der Sektion *Aperopsis* und der Untergattung *Zingrostis* handelt es sich um diploide ($2n=14$), oft annuelle Arten, die nur in Südwesteuropa und Nordwestafrika vorkommen.

Tabelle 6: Taxonomische Gliederung der Gattung *Agrostis* (nach Romero García et al. 1988, Nomenklatur nach Tutin et al. 1980, Chromosomenzahlen nach Tutin et al. 1980, Björkman 1951, 1954, 1960 und Romero García et al. 1988; In Klammern die Zahl der ausgemessenen Herbarbelege zu jeder Art).

- Untergattung *Agrostis* L.:
- Sektion *Agrostis* L. (Syn. *Trichodium* (MICHX.) TRIN.):

Vorspelze zumeist kleiner als 1/2 der Lemmalänge, Trichodiumnetz deutlich und vollständig ausgebildet, Lemma dicht mit kurzen Stachelhaaren (prickle-hairs in Sinne von Metcalfe 1960) besetzt, Callushaare deutlich ausgebildet.

Alpina-Gruppe:

<i>A. curtisii</i> Kerguélen	2n=14	(132)	CUR
<i>A. alpina</i> Scopoli	2n=14	(216)	ALP
<i>A. schleicheri</i> Jordan & Verlot	2n=42	(193)	SCH

Canina-Gruppe:

<i>A. canina</i> L.	2n=14	(4)	CAN
<i>A. vinealis</i> Schreber	2n=28	(3)	VIN
<i>A. mertensii</i> Trinius	2n=56	(4)	MER
<i>A. rupestris</i> Allioni	2n=14, 21, 28	(27)	RUP
<i>A. tileni</i> Nieto Feliner & Castroviejo	2n=14	(2)	TIL
<i>A. nevadensis</i> Boissier	2n=42	(2)	NEV
<i>A. agrostiflora</i> (Beck) Rauschert	2n=28	(9)	AGR
<i>A. scabra</i> Willdenow	2n=42	(2)	SCA
<i>A. clavata</i> Trinius	2n=42	(2)	CLA

- Sektion *Vilfa* (Adanson) Roemer & Schultes:

Vorspelze meist grösser als 1/2 der Lemmalänge, Trichodiumnetz meist nicht oder nur unvollständig ausgebildet (Ausnahme: *A. capillaris*), Lemma nur sehr locker mit Stachelhaaren besetzt, Callushaare kurz und spärlich.

Tabelle 6: Fortsetzung

Alba-Gruppe:

<i>A. capillaris</i> L.	2n=28	(14)	CAP
<i>A. castellana</i> Boissier & Reuter	2n=28, 42	(12)	CAS
<i>A. stolonifera</i> L.	2n=28, 35, 42	(6)	STO
<i>A. gigantea</i> Roth	2n=42	(3)	GIG

- Sektion *Aperopsis* Ascherson & Graebner:

Vorspelze zumeist kleiner als 1/6 der Lemmalänge, Trichodiumnetz deutlich und vollständig ausgebildet, diploide, annuelle Pflanzen.

<i>A. tenerrima</i> Trinius	2n=14	(2)	TEN
<i>A. pourretii</i> Willdenow	2n=14	(2)	POU

- Untergattung *Zingrostis* Romero García, Blanca & Morales Torres:

<i>A. reuteri</i> Boissier	2n=14	(3)	REU
<i>A. durieui</i> Boissier & Reuter ex Willkomm	2n=14	(2)	DUR
<i>A. delicatula</i> Pourret ex Lapeyrouse	2n=14	(2)	DEL
<i>A. nebulosa</i> Boissier & Reuter	2n=14	(2)	NEB

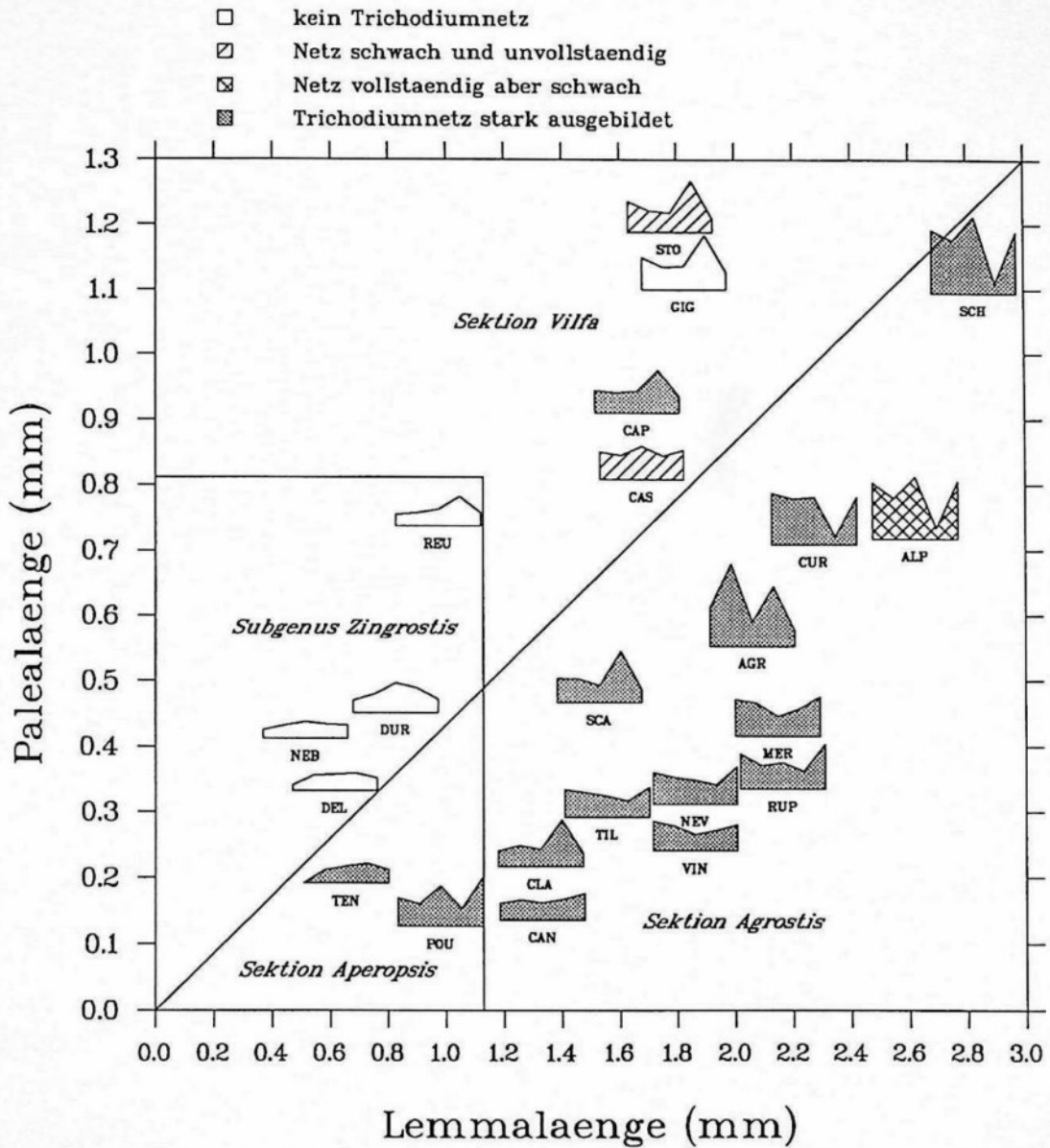


Abbildung 8: Streudiagramm mit der Länge der Vor- und Deckspelze (PA bzw. LE). Die Aehrenmerkmale GLU, CA, LSP, APG und GRL (Datei NTA, Legende in Tab. 3, bei fehlender Granne ist APG gleich LE und GRL = 0) sind als Profil dargestellt (Anordnung in dieser Reihenfolge von links nach rechts). Aufgezeichnet ist jeweils der standardisierte Mittelwert der Arten (zur Anzahl ausgemessener Belege pro Art vgl. Tab. 6).

3.3. Bemerkungen zu einzelnen Merkmalen und Merkmalsgruppen

Aehrchenmerkmale

Von vielen Arten sind Formen mit und ohne Granne bekannt. Bei den meisten dieser Arten ist die Granne, wenn sie vorhanden ist, nur schwach ausgebildet. Neben Aehrchen mit und ohne Granne können alle Uebergangsformen gefunden werden, z.T. sogar innerhalb eines Blütenstandes, wobei die Granne immer kümmerlicher wird, je mehr sich ihr Ansatzpunkt (APG) dem Apex der Lemma (LE) nähert. Bei fehlender Granne wurde deshalb die Grannenlänge $GRL=0$ und $APG=LE$ gesetzt. Je schwächer die Granne in der Regel ausgebildet ist, desto variabler sind die Blüten bezüglich ihres Ansatzpunktes. Philipson (1937) hat dies für *Agrostis canina* beschrieben. Bei *Agrostis castellana* können gelegentlich am gleichen Blütenstand neben völlig unbegrannten Blüten auch solche mit gut ausgebildeter und nahe der Basis der Lemma entspringender Granne gefunden werden.

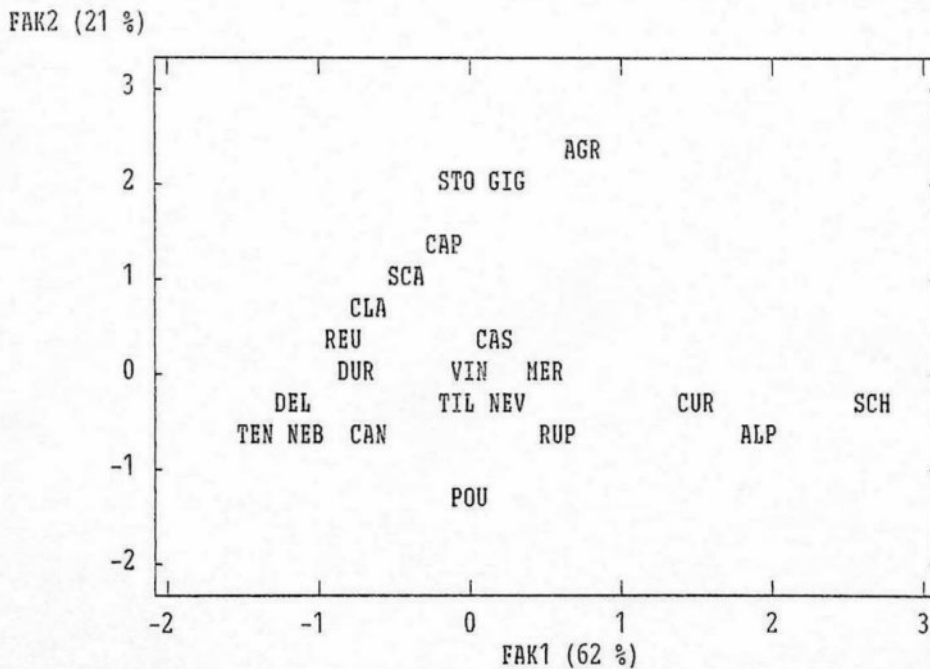


Abbildung 9: Hauptkomponentenanalyse mit den metrischen Aehrchenmerkmalen GLU, GLO, LE, PA, APG, GRL, CA und LSP (Datei NTA, Legende siehe Tab. 3, Analyse mit Korrelationsmatrix der Artmittelwerte). Position der Arten in der Ebene der ersten beiden Hauptkomponenten (Bezeichnung mit ersten drei Buchstaben des Artnamens, vgl. Tab. 6). Die 1. Hauptkomponente entspricht der Aehrchengrösse, die 2. widerspiegelt Ansatzpunkt und Ausbildung der Granne.

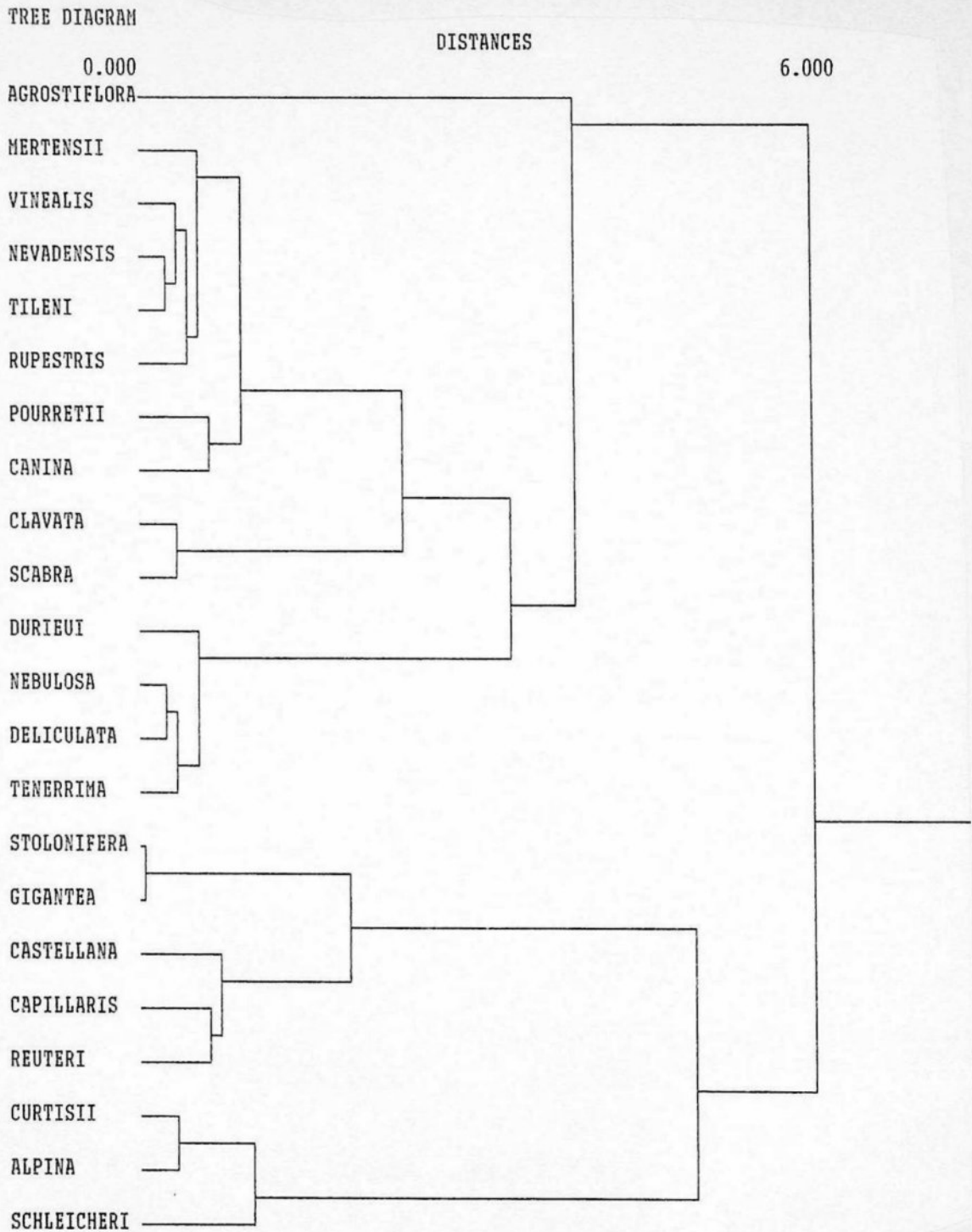


Abbildung 10: Clusteranalyse nach der Methode von Ward mit den ersten 3 standardisierten Faktoren der Hauptkomponentenanalyse mit den Aehrchenmerkmalen GLU, GLO, LE, PA, APG, GRL, CA und LSP, die zusammen 93% der Varianz der standardisierten Merkmale erklären (Legende siehe Tab. 3 und Abb. 9).

Am Apex der Lemma deutlich herausragende laterale Lemmanerven treten nur bei Arten mit stark ausgebildeter Granne auf (Arten der Alpina-Gruppe, *A. pourretii* und *A. curtisii*, in geringerem Masse auch *A. tileni*, *A. rupestris* und *A. nevadensis*). Diese Beziehung ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, dass die Entwicklung von Granne und Nerven, bei denen es sich um homologe Strukturen handelt, korreliert verläuft. Arten mit kurzer Palea haben im allgemeinen ein gut ausgebildetes Trichodiumnetz und eine dicht mit Stachelhaaren ("prickle-hairs" im Sinne von Metcalfe 1960) bedeckte Lemma. Eine Ausnahme bildet *A. capillaris*, die eine rel. grosse Palea (etwa 1/2 der Länge der Lemma) und eine weitgehend unbehaarte Lemma mit gut ausgebildetem Trichodiumnetz aufweist.

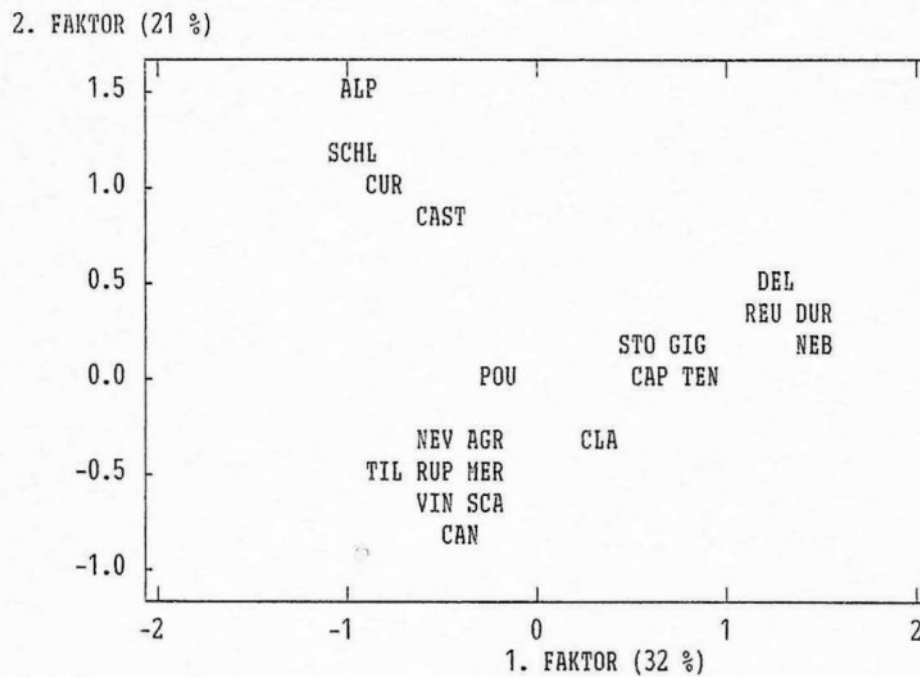


Abbildung 11: Korrespondenzanalyse mit den Aehrchenmerkmalen GLU, GLGL, LEGL, PALE, CALE, APG, HFGGR, LS, ANL, HALE, TN (Datei NTB, vgl. Tab. 2). Position der Arten in der Ebene der ersten beiden Faktoren (Bezeichnung mit den ersten drei Buchstaben des Artnamens, vgl. Tab. 6). Die Anordnung der Arten folgt einem sogenannten "horseshoe" (Greenacre 1984), dessen Enden von den Arten der Alpina-Gruppe sowie den Vertretern der Untergattung *Zingrostis* gebildet werden. Dazwischen liegen die übrigen Arten entlang eines Gradienten von grossen Aehrchen mit starker, basal entspringender Granne, kräftigen Callushaaren und vollständig ausgebildetem Trichodiumnetz hin zu kleinen, grannenlosen Aehrchen ohne Trichodiumnetz.

Die Antherenlänge ist bei Arten mit hohem Ploidiegrad oft geringer als bei verwandten Arten niedrigerer Ploidie:

- Das Verhältnis von Antherenlänge zu Lemmalänge ist bei tetraploiden Chromosomenrasen von *A. rupestris* ($2n=28$) geringer als bei diploiden (Björkman 1960).
- Die oktoploide *A. mertensii* ($2n=56$) hat im Vergleich zu andern Arten der Canina-Gruppe sehr kurze Antheren.
- Die hexaploiden Arten *A. clavata* und *A. scabra* haben sehr kurze Antheren.
- Das Verhältnis von Antherenlänge zu Lemmalänge ist bei der hexaploiden *A. schleicheri* ($2n=42$) kleiner als bei den verwandten diploiden Arten *A. alpina* und *A. curtisii* (vgl. Abb. 32d)

Innerhalb der Sektion *Vilfa* ist keine derartige Gesetzmässigkeit erkennbar. Davon abweichend verhält sich auch *A. nevadensis*, die trotz hohem Ploidiegrad lange Antheren besitzt. Da die Pollen mit zunehmendem Ploidiegrad grösser werden, enthalten die kurzen Antheren der hochpolyploiden Arten nur eine vergleichsweise geringe Anzahl Pollen. Dies könnte auch bestäubungsbiologische Konsequenzen haben. Es würde mich nicht erstaunen, wenn die betreffenden Arten selbstkompatibel wären.

In den Resultaten der numerisch-taxonomischen Auswertungen (Abb. 9-13) kommen die Sektionsgrenzen (vgl. Tab. 6) nur undeutlich zum Ausdruck. Dies ist nicht erstaunlich, wenn man bedenkt, dass in der taxonomischen Gliederung - im Gegensatz zu den multivariaten Verfahren - die einzelnen Merkmale sehr unterschiedlich gewichtet wurden. Abb. 8, in der die Merkmale ähnlich gewichtet wurden wie in Tab. 6, widerspiegelt sehr schön die taxomische Unterteilung.

Blütenstandsform, Blattanatomie und Wuchsform

Die Form der Blütenstände, die Struktur der Blätter und die Wuchsform werden stark von ökologischen Faktoren geprägt und sind deshalb für die Taxonomie der Gattung und die Beurteilung der verwandtschaftlichen Beziehungen nur von geringem Nutzen. Die Merkmale dieses Bereichs sind weitgehend unabhängig von den Aehrenmerkmalen. So lassen sich z.B. die zur Sektion *Agrostis* gehörenden Arten *A. canina* und *A. vinealis* anhand der Blattanatomie nicht von den zur Sektion *Vilfa* gehörenden Arten *A. capillaris*, *A. stolonifera* und *A. gigantea* trennen (Philipson 1937). Nah verwandte Arten hingegen wie *A. rupestris*, *A. nevadensis* und *A. canina* sowie *A. alpina*, *A. curtisii* und *A. schleicheri* unterscheiden sich deutlich in der Struktur der Blätter (Romero García et al. 1988).

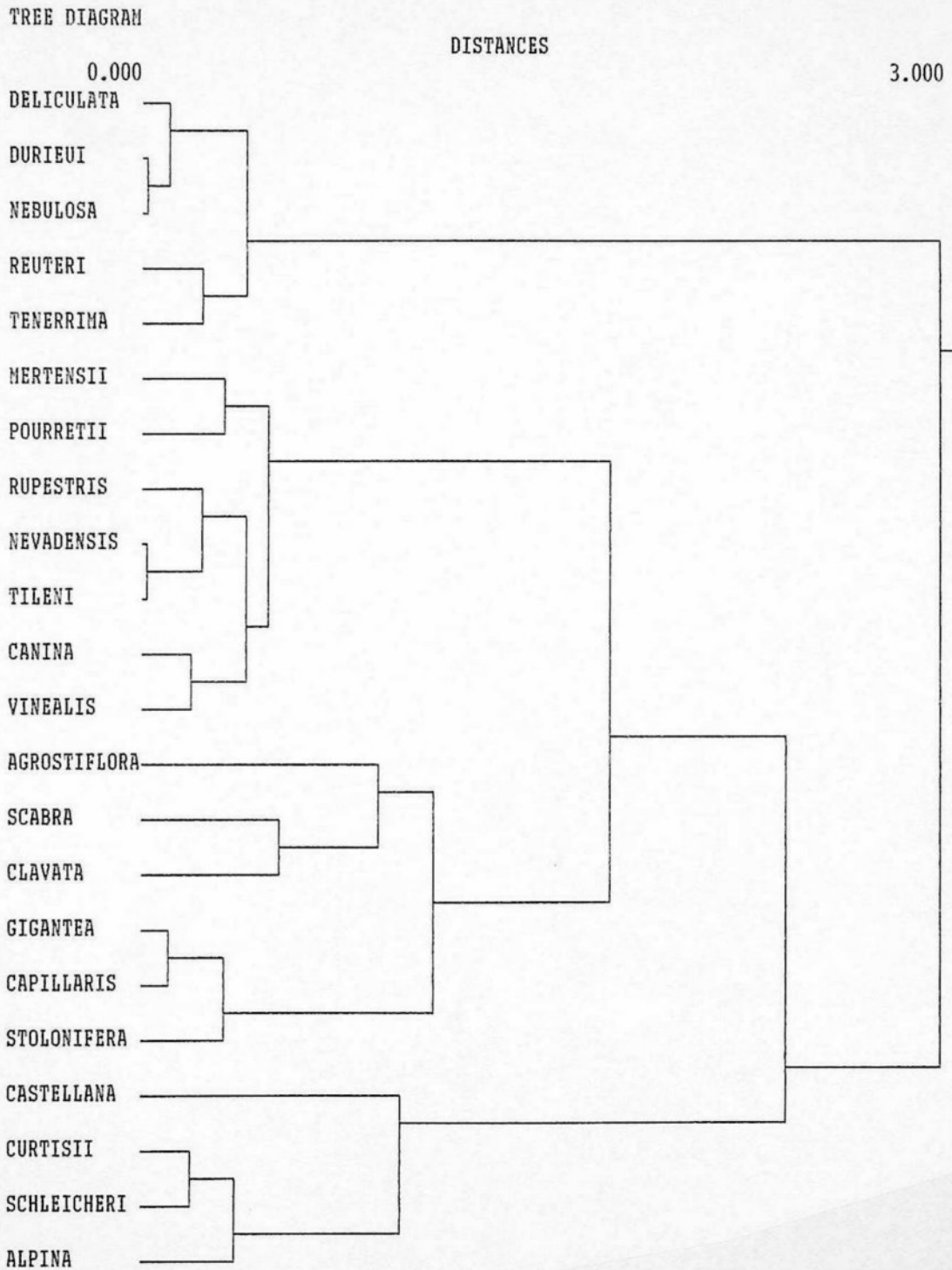


Abbildung 12: Clusteranalyse nach Ward mit den ersten 6 Faktoren (unstandardisiert) der Korrespondenzanalyse mit den Aehrchenmerkmalen GLU, GLGL, LEGL, PALE, CALE, APG, HFGGR, LS, ANL, HALE, TN (Legende siehe Tab. 2 und Abb. 11).

Das Dendrogramm der Clusteranalyse mit den Merkmalen aus dem vegetativen Bereich und dem Blütenstand (Abb. 14) gibt nicht die taxonomische Verwandtschaft wieder sondern in gewisser Weise die unterschiedliche Lebensform und Oekologie der Arten (vgl. auch Abb. 13):

- *Agrostis tileni*, *A. curtisii*, *A. alpina*, *A. nevadensis*, *A. rupestris* und *A. schleicheri* bilden eine Gruppe, die hauptsächlich aus Gebirgsarten besteht (Ausnahme: *A. curtisii*). Diese Arten weisen schmale, gefaltete oder borstige Blätter auf und bilden dichte Horste.
- Ein weiterer Cluster besteht aus den kurzlebigen (z.T. annualen) Arten *A. deliculata*, *A. mertensii*, *A. durieui* und *A. tenerrima*.
- Auch die stolonenbildenden *A. stolonifera*, *A. canina* und *A. reuteri* sowie die rhizombildenden *A. gigantea*, *A. agrostiflora* und *A. vinealis* werden je in einen Cluster gruppiert.

2. FAKTOR (19 %)

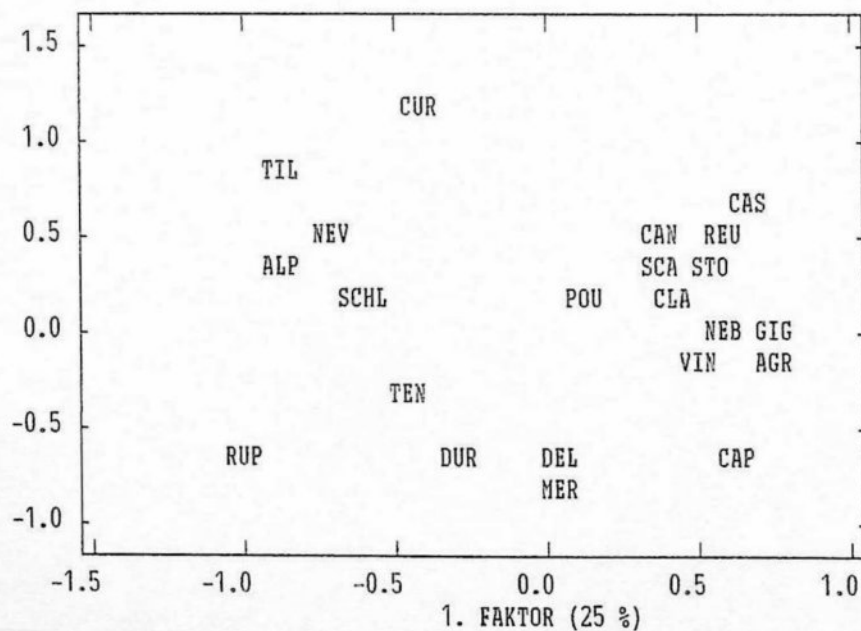


Abbildung 13: Korrespondenzanalyse mit den Blütenstandsmerkmalen sowie den Merkmalen aus dem vegetativen Bereich (BSF, PED, BSL, HL, BF, LIG, HABU, STO, RHI, DIHO, Datel NTB, vgl. Tab. 2): Streudiagramm der ersten beiden Faktoren (Bezeichnung mit den ersten drei Buchstaben des Artnamens, vgl. Tab. 6).

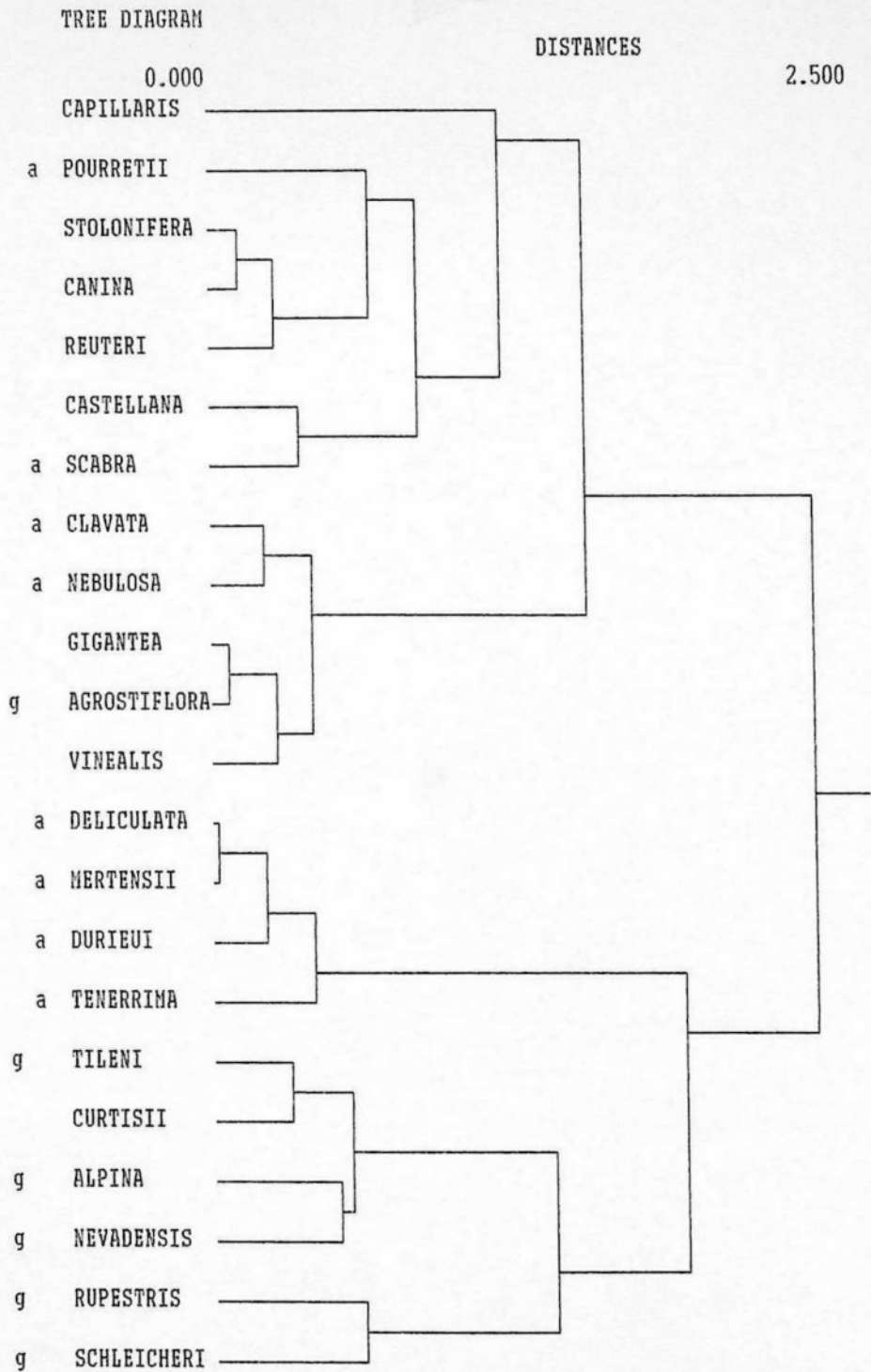


Abbildung 14: Clusteranalyse nach Ward mit den ersten 6 Faktoren (unstandardisiert) der Korrespondenzanalyse mit den Blütenstandsmerkmalen sowie den Merkmalen aus dem vegetativen Bereich (BSF, PED, BSL, HL, BF, LIG, HABU, STO, RHI, DIHO, vgl. Tab. 2) (a: kurzlebig, vornehmlich annuell, g: Gebirgspflanze).

3.4. Stellung der Arten der Alpina-Gruppe

Agrostis alpina, *A. curtisii* und *A. schleicheri* stellen innerhalb der europäischen Arten der Gattung *Agrostis* eine gut abgrenzbare Gruppe dar. Die Gemeinsamkeiten zwischen den drei Arten beschränken sich jedoch hauptsächlich auf die Gestalt der Aehrchen (Abb. 8):

- Grosse Aehrchen
- Ansatzpunkt der Granne nahe der Basis
- ausgesprochen kräftige Granne
- deutlich ausgebildete Callushaare (nur *A. agrostiflora* hat längere Callushaare)
- im Vergleich zu andern Arten der Sektion *Agrostis* lange Palea (etwa 1/3 der Länge der Lemma)
- Laterale Lemmanerven mit frei herausragender Spitze

In den multivariaten Auswertungen mit den Aehrchenmerkmalen (Abb. 9-12) formieren die Arten der Alpina-Gruppe jeweils einen mehr oder weniger deutlich abgegrenzten Cluster. *Agrostis castellana* bildet ähnliche Aehrchen aus wie die Arten der Alpina-Gruppe (vgl. Abb. 11 und 12): basaler Ansatzpunkt der Granne, rel. lange Callushaare, herausragende Nerven an Lemmaspitze. Allerdings ist die Aehrchenform bei dieser Art sehr polymorph. Das Spektrum reicht von begrannnten Aehrchen, die denjenigen der Alpina-Gruppe gleichen, bis zu unbegrannnten, die so aussehen wie bei *A. capillaris* oder *A. stolonifera*. Lemmabehaarung, Ausbildung des Trichodiumnetzes und Palealänge kennzeichnen diese Art jedenfalls als einen typischen Vertreter der Sektion *Vilfa* (vgl. Abb. 8).

Im Bereich von Blütenstand und Spross sind kaum Gemeinsamkeiten zwischen den Arten der Alpina-Gruppe erkennbar, mit denen sich eine Verwandtschaft begründen liesse (Abb. 13 und 14). Diese Merkmale sind jedoch taxonomisch von untergeordneter Bedeutung (vgl. Kap. 3.3).

4. Oekologie und Verbreitung

Agrostis alpina und *A. curtisii* gehören Pflanzengesellschaften an, die phytosoziologisch eingehend untersucht wurden. Aus der Vielzahl der publizierten Vegetationsaufnahmen, in denen diese beiden Arten vortreten sind, lässt sich ein recht detailliertes Bild ihrer Autökologie ableiten. Bei *A. alpina* wird dieses Bild wahrscheinlich dadurch etwas verfälscht, dass sie oft nicht von der verbreiteteren und ihr oberflächlich ähnelnden *A. rupestris* unterschieden wird.

Publizierte Vegetationsaufnahmen mit *A. schleicheri* liegen meines Wissens nur aus zwei Regionen vor: dem französischen Jura (Béguin 1972) und dem Lauterbrunnental (Lüdi 1921). Die ökologische Charakterisierung dieser Art stützt sich deshalb stärker auf eigene Untersuchungen, die ihren Schwerpunkt in den Schweizer Alpen und im französischen Jura haben (Abb. 3).

4.1. *Agrostis curtisii*

Das Verbreitungsgebiet von *A. curtisii* erstreckt sich entlang der Atlantikküste von Marokko (Umgebung von Tanger) bis nach Südengland (Abb. 16). *Agrostis curtisii* besitzt ein atlantisches Areal, dringt aber im Süden auch in Gebiete mit mediterran getöntem Klima vor. Neben dem Klima hat auch der geologische Untergrund einen Einfluss auf die Verbreitung, da *A. curtisii* nur auf sauren, nährstoffarmen Böden vorkommt (Ivimey-Cook 1959).

Nördlich der Pyrenäen bevorzugt *A. curtisii* trockenere Heiden, die von *Erica cinerea*, *Calluna vulgaris*, *Molinia coerulea* und *Ulex gallii* dominiert werden (Ivimey-Cook 1959, Gloaguen & Touffet 1973, Géhu & Géhu-Franck 1973, Vanden Berghen 1973). An Standorten, die im Winter zu Staunässe neigen, fehlt *A. curtisii*¹ (Ivimey-Cook 1959). Das gleiche gilt für die küstennahen Heidegesellschaften (Géhu & Géhu-Franck 1973).

In Kantabrien ist *A. curtisii* verbreitet auf Weiden und in Heiden auf sauren, nährstoffarmen Böden sowie auf Silikاتفelsen (Aseginolaza Iparragirre et al. 1984), in Andalusien in Heiden und Waldschlägen (Valdés et al. 1987).

In Portugal ist *A. curtisii* Charakterart der Klasse *Calluno-Ulicetea* (Atlantische Heiden), zusammen mit *Erica cinerea*, *Calluna vulgaris* und *Halimium alyssoides* (Braun-Blanquet et al. 1964). Sie ist fast in allen Assoziationen der atlantischen Heiden anzutreffen, zudem auch an lichten Stellen in Wäldern (*Quercus* spp., *Pinus* spp.) auf saurem Substrat.

Das Feuer spielt eine wichtige Rolle bei der Regeneration der Heide (Noirfalise & Vanesse 1976). *Agrostis curtisii* wird von Feuereinfluss gefördert: nach völliger Zerstörung der Vegetation einer Heide im Sommer des Trockenjahres 1976 gelang es *A. curtisii* innert 5 Jahren, Dominanz zu erlangen, auch an Stellen, an

¹ Die Empfindlichkeit gegenüber Nässe zeigte sich auch bei der Kultivierung im Versuchsgarten.

denen sie vor dem Feuer nicht vorkam (Rozé & Forgeard 1982, Clément und Touffet 1981). *Agrostis curtisii* war neben Moosarten erste Besiedlerin nach dem Feuer. Gegenüber wichtigen Heidepflanzen wie *Calluna vulgaris*, *Erica* spp. und *Ulex* spp. besitzt *A. curtisii* demnach überlegene Kolonialisierungsfähigkeiten. Heideböden sind nach dem Abbrennen der Vegetation sehr nährstoffarm (Rozé & Forgeard 1982). Die im Vergleich zu *A. canina* und *A. stolonifera* geringere Wachstumsrate von *A. curtisii* sowie die geringere Aufnahmekapazität für Nitrat und Phosphat kann als Anpassung an nährstoffarme Böden interpretiert werden (Osborne & Whittington 1981, Clarkson 1967), beeinträchtigt jedoch zugleich die Konkurrenzfähigkeit in produktiveren Habitaten. Zudem besitzt *A. curtisii* eine höhere Resistenz gegenüber toxischen Aluminiumionen im Boden als *A. canina* und *A. stolonifera* (Clarkson 1967).

4.2. *Agrostis alpina*

A. alpina ist in der alpinen Zone fast aller europäischen Gebirge verbreitet (Abb. 15): Sierra de Gredos (Paunero 1947), Pyrenäen, Alpen, nördliche Apenninen (Pignati 1982), Tatra, Sudeten (Jeník et al. 1983), Karpathen (Sowjetunion: Tsvelev 1984; Rumänien: Savulescu 1972). Im Jura, im Massif Central und in der Sierra Nevada kommt *A. alpina* nicht vor².

Die Vertikalverbreitung von *A. alpina* (Tab. 7) erstreckt sich von der Waldgrenze bis in die nivale Stufe (in den Alpen bis etwa 3000 m ü.M., Braun-Blanquet 1958). Die z.T. grossen regionalen Unterschiede sind auf Unterschiede im Klima und in der Massenerhebung zurückzuführen (Ellenberg 1982, Ozenda 1985). In den Randalpen liegt die Waldgrenze bei etwa 1800 m, in den Innenalpen bei etwa 2200 m (Ellenberg 1982). Die Höhenstufen der Tatra liegen etwa 400 m tiefer als in den Alpen (Braun-Blanquet 1930).

Agrostis alpina bevorzugt Standorte ohne allzu grosse Konkurrenz. Sie ist oft an windgefegten Stellen auf Kuppen anzutreffen. Lange Schneebedeckung dagegen meidet sie (Galland 1982). Im Gegensatz zu *A. rupestris* fehlt *A. alpina* an stark gestörten Standorten wie Skipisten (vgl. Meisterhans 1988) und Wegen. In bezug auf den geologischen Untergrund und den Boden-pH ist *A. alpina* sehr tolerant und kommt sowohl auf basischen (*Seslerio-Semperviretum*, *Elynetum*, *Caricetum firmae*) als auch auf sauren Böden (*Caricetum curvulae*, *Nardetum*, *Loiseleurietum*) vor (Oberdorfer 1957, Vetterli 1982, Braun-Blanquet 1969, Galland 1982, Lüdi 1921, Schroeter 1926). Dies zeigt sich auch in der grossen Streuung der mittleren Reaktionszahl der untersuchten Standorte (Tab. 10, Abb. 19).

Die oben stehenden Angaben beziehen sich auf die Alpenregion. *Agrostis alpina* zeigt jedoch in seinem ganzen Verbreitungsgebiet ein ähnliches ökologisches Verhalten. Auch in den Pyrenäen ist sie ein wichtiger Bestandteil des *Elynetums* (Braun-Blanquet 1948). Sie tritt hier auch oft im *Festucetum scopariae* auf (Braun-Blanquet 1948, Vigo I Bonada 1983), eine Assoziation die dem *Elynetum* und *Seslerietum* (Ordnung *Seslerietalia*) nahesteht. Wie in den Alpen ist sie sowohl auf Karbonat (Küpfer 1974) als auch auf Silikat

² Die Fundangaben in Welten & Sutter (1982) aus dem Jura sind falsch. Auf welche Art sie sich beziehen, ist nicht ersichtlich, da meines Wissens auch *A. schleicheri* im Schweizer Jura fehlt.

(Claustres 1966, zitiert in Küpfer 1974) anzutreffen. Gemäss Romero García et al. (1988) bevorzugt sie aber eher basenarme Standorte.

Im Grossen Kessel (Sudeten) ist *A. alpina* u.a. mit *Juncus trifidus*, *Antennaria dioica*, *Helianthemum grandiflorum*, *Poa alpina*, *Sedum alpestre* und *Selaginella selaginoides* vergesellschaftet (Jeník et al. 1983). Die Vegetationsverhältnisse der Tatra und der Alpen entsprechen sich weitgehend (Braun-Blanquet 1930, Vierhapper 1930, Soó 1930). In der Tatra ist *A. alpina* Charakterart der *Agrostis alpina*-*Festuca versicolor*-Assoziation, die steile, feuchte Granitfelsen besiedelt (Vierhapper 1930). In dieser Assoziation kommen mehrere Arten vor, die auch in den Alpen mit *A. alpina* vergesellschaftet sind: *Ligusticum mutellinoides*, *Pulsatilla vernalis*, *Antennaria carpathica*, *Potentilla crantzii*, *Hedysarum hedysaroides* (Pawłowski 1935).

4.3. *Agrostis schleicheri*

Agrostis schleicheri (Abb. 17) besitzt isolierte Vorkommen im hohen Atlas in Marokko (Maire 1953) und in der Sierre de Alcares in Südwestspanien (Romero García et al. 1988). Weiter nördlich ist sie erst wieder in den Pyrenäen und den kantabrischen Gebirgen anzutreffen. Gemäss Braun-Blanquet (1923) soll *A. schleicheri* auch an einem Standort im Massif Central vorkommen. In den Alpen beschränkt sich die Verbreitung auf die westlichen und mittleren Teile. Gegen Osten hin wird die Art zunehmend seltener und fehlt schliesslich in den Ostalpen ganz. Im Jura ist *A. schleicheri* nur in der Region zwischen Reculet und Colle de la Faucille zu finden. Andere Angaben (z.B. vom Creux du Van, Spinner 1918) konnten nicht bestätigt werden. Auf der Alpensüdseite ist *A. schleicheri* selten (Welten & Sutter 1982, Pignatti 1982). Die Angaben aus dem Puschlav von Brockmann- Jerosch (1907) beziehen sich nach Braun-Blanquet & Rübél (1932) auf *A. alpina*. In Kantabrien überschneidet sich das Verbreitungsgebiet von *A. schleicheri* mit demjenigen von *A. curtisii* (Aseginolaza Iparragirre et al. 1984). Wie aus Angaben auf Herbarbelegen hervorgeht, gilt dies auch für die Vertikalverbreitung (Tab. 7, Nordspanien bzw. Kantabrische. Gebirge).

Agrostis schleicheri wächst nur auf karbonathaltiger Unterlage (hauptsächlich Kalk, gelegentlich auch Dolomit), bevorzugt auf grossen Felsblöcken und Felswänden. Sie ist ein typischer Chasmophyt (Spaltenpflanze, Oettli 1904). Fast immer hat sie direkten Wurzelkontakt zum Gestein.

Nach Aseginolaza Iparragirre et al. (1984) und Maire (1953) kann *A. schleicheri* auch auf Silikat vorkommen. An Herbarbelegen von den Fundorten, auf die sich die Angaben von Maire (1953) beziehen, konnte in der den Wurzeln anhaftenden Erde jedoch Karbonat nachgewiesen werden (HCl-Test).

Wie viele Felsbesiedler (Lüdi 1921, Oettli 1904) hat *A. schleicheri* eine grosse Vertikalverbreitung (Tab. 7). Sie erstreckt sich in den Alpen von 600 bis 2100 m. In höheren Lagen ist *A. schleicheri* bevorzugt an besonnten, südexponierten Standorten anzutreffen. Mit zunehmender Tiefe tendieren ihre Standorte zu stärkerer Beschattung, grösserer Luftfeuchtigkeit (oft in der Nähe von offenem Wasser) sowie zu einer von der Südrichtung abweichenden Exposition (Abb. 18).

In seiner Untersuchung zur Vegetation des Lauterbrunnentals bezeichnet Lüdi (1921) *A. schleicheri* als Charakterart des *Caricetum brachystachidis* (*Cystopteridion*). *Carex brachystachis* wurde nur an 5 von 44 untersuchten Standorten von *A. schleicheri* gefunden. Es zeigte sich, dass *A. schleicheri* auch in anderen Gesellschaften verbreitet ist. In Tab. 8 sind die Begleiter von *A. schleicheri* aufgeführt, die in mehr als 9

Vegetationsaufnahmen (insgesamt 44) der Populationsstandorte vermerkt sind, zusammen mit den Zeigerwerten und dem soziologischen Verhalten gemäss Ellenberg (1979). Die meisten der Begleiter von *A. schleicheri* sind Charakterarten der *Elyno-Seslerietea* (Alpine Kalkrasen), der *Asplenietea* (Felsspalten- und Mauergesellschaften) und der *Thlaspietea* (Steinschutt- und Geröllfluren). Zumeist handelt es sich um Basenzeiger (R=8 oder 9). Die übrigen Zeigerwerte sind sehr variabel. Zur Temperaturzahl gibt Ellenberg (1979) in den meisten Fällen keinen Wert an, wohl weil diese Arten wie *A. schleicheri* nicht an eine bestimmte Höhenstufe gebunden sind. *Agrostis schleicheri* ist viel seltener als ihre stetesten Begleiter. An vielen Orten, wo aufgrund der Vegetation und der Standortverhältnisse ihr Vorkommen zu vermuten wäre, fehlt sie.

Im französischen Jura gehört *A. schleicheri* neben *Astragalus sempervirens*, *Veronica fruticulosa*, *Minuartia capillacea* und *Sideritis hyssopifolia* zu den Charakterarten der Assoziation *Veronica-Agrostietum*, die zum Verband *Seslerion* gehört (Béguin 1972). Im Vergleich zu Standorten gleicher Höhe in den Alpen sind die Jurastandorte von *A. schleicheri* ausgesprochen trocken und warm. Sie weisen eine tiefe Feuchtezahl, eine hohe Temperaturzahl und einen hohen Anteil an Arten mit skleromorpher Blattanatomie auf (vgl. Anhang B und C sowie Abb. 18, 23 und 24).

In den katalanischen Pyrenäen ist *A. schleicheri* am häufigsten auf beschatteten Kalkfelsen anzutreffen (*Saxifragion mediae*) (Vigo I Bonada 1983). In Kantabrien besiedelt *A. schleicheri* allgemein Kalkfelsen (Aseginolaza Iparragirre et al. 1984). In Südwestspanien und dem Atlas kommt *A. schleicheri* nur an schattigen und feuchten Standorten vor, die im Sommer nicht austrocknen. Sie erreicht hier nicht die gleiche Grösse wie in den Pyrenäen und den Alpen (Romero García et al. 1988).

An Felsstandorten wechseln die Bedingungen sehr kleinräumig (Oettli 1904). Man trifft dort deshalb keine klar abgegrenzten Vegetationseinheiten an, sondern Vegetationskomplexe (Stöcher 1965, zitiert in Ellenberg 1982), die aus voneinander räumlich getrennten, unabhängigen Kleinstandorten mit unterschiedlichsten ökologischen Eigenschaften bestehen (Oettli 1904). Wahrscheinlich deshalb ist die Variabilität der mittleren Zeigerwerte der Vegetationsaufnahmen bei *A. schleicheri* mit Ausnahme der Reaktions- und der Kontinentalitätszahl viel grösser als bei *A. alpina* (Tab. 10).

Die Erdfüllung von Felsspalten ist biologisch sehr aktiv und humusreich (Oettli 1904). An Felsstandorten kommen deshalb in grösseren Spalten oft auch Grünlandarten vor wie *Taraxacum officinale*, *Trifolium pratense*, *Prunella vulgaris* und *Festuca rubra*. An mehreren Standorten wurde eine dichte Durchdringung von Fels- und Grünlandvegetation beobachtet. *Agrostis schleicheri* kann hier stellenweise auch im Wiesland angetroffen werden.

Spalten in Felswänden und grossen Felsblöcken weisen gewöhnlich viele Kleinstandorte mit ausgeglichener Wasserversorgung auf (Oettli 1904). In südexponierten, eher trockenen Lagen ist *A. schleicheri* nie auf kleinen Felsblöcken oder Blockschutt anzutreffen. Dies deutet darauf hin, dass diese Art auf eine gute Wasserversorgung angewiesen ist. Die mittlere Feuchtezahl der Standorte ist für *A. schleicheri* nicht unbedingt zutreffend, da sie auch die trockeneren Mikrohabitate, die von *A. schleicheri* nicht besiedelt werden können, beinhaltet.

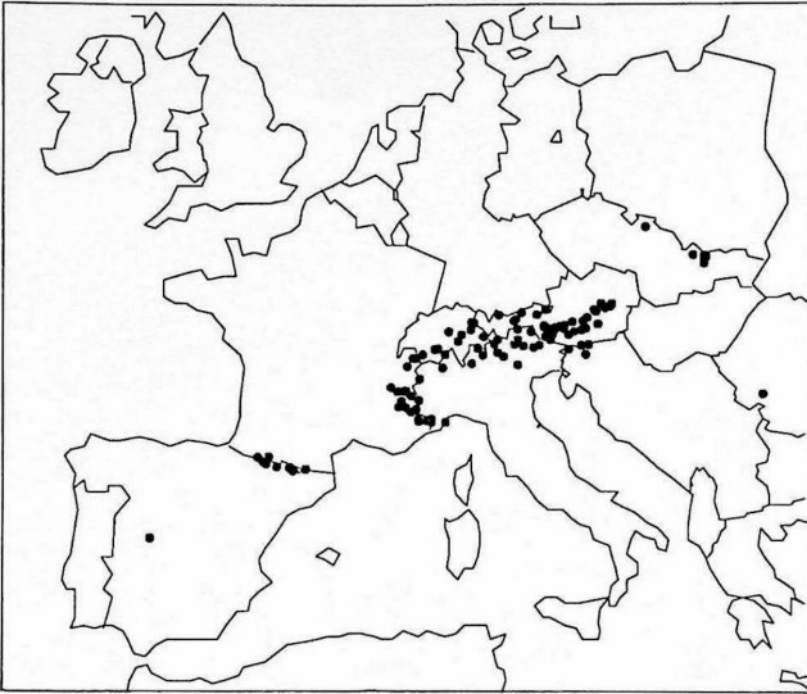


Abbildung 15: Verbreitung von *A. alpina*
(entliehenes und selbst gesammeltes Material).



Abbildung 17: Verbreitung von *A. schlecheri*
(entliehenes und selbst gesammeltes Material).

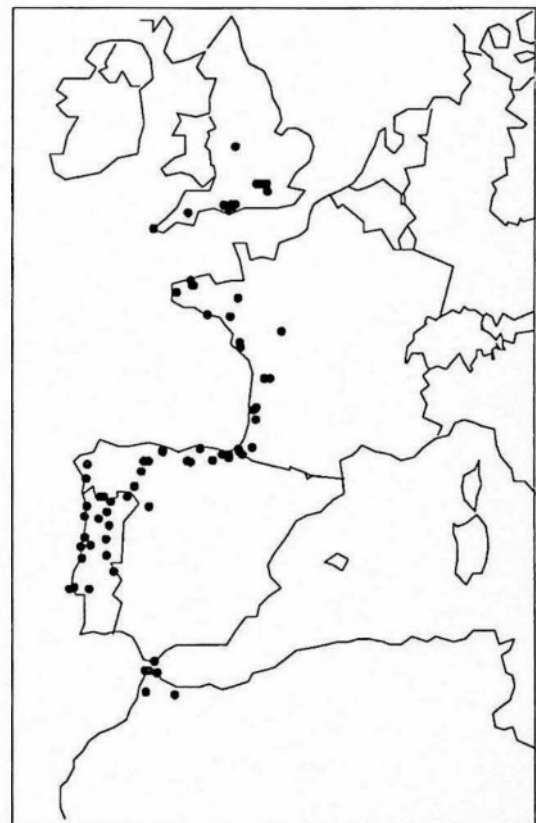


Abbildung 16: Verbreitung
von *A. curtisii* (entliehenes
und selbst gesammeltes Ma-
terial).

Tabelle 7: Vertikalverbreitung (m ü.M.) von *A. alpina*, *A. curtisii* und *A. schleicheri* in verschiedenen Regionen. Der Tabelle liegen Angaben auf Herbarbelegen und aus der Literatur sowie eigene Beobachtungen zugrunde.

A. alpina:

Pyrenäen:	2100 - 2700	
Alpen:	1600 - 2800	(3000, Braun-Blanquet 1958)
Sudeten (Velke Kotlina):	1200 - 1400	(Jeník et al. 1983)
Tatra:	1400 - 2100	
Karpathen (Rumänien):	1700	(nur eine Lokalität)

A. curtisii:

Marokko:	0 - 1000	
Portugal:	0 - 1200	
Nordspanien:	0 - 1450	(Aseginolaza Iparragirre et al. 1984)
Frankreich:	0 - 400	
Grossbritannien:	0 - 700	(Hubbard 1973, Ivimey-Cook 1959)

A. schleicheri :

Marokko:	1950 - 3250	(Maire 1953)
Kantabrische Gebirge:	600 - 1550	(Aseginolaza Iparragirre et al. 1984)
Pyrenäen:	670 - 2200	
Jura:	1300 - 1600	
Alpen:	600 - 2100	

Tabelle 8: Liste der am häufigsten mit *A. schlecheri* vergesellschafteten Arten (Insgesamt 44 Vegetationsaufnahmen). Stet.: Stetigkeit (Anzahl Vegetationsaufnahmen), LTKFRN: Zeigerwerte nach Ellenberg 1979 (vgl. Tab. 1), soziologisches Verhalten: Kode nach Ellenberg (1979).

Art	Stet.	LTKFRN	soziologisches Verhalten
CAMPANULA COCHLEARIFOLIA	37	7.47.4 44...	THL Steinschutt- und Geröllfluren
SESLERIA VARIA	34	7.2482 4711.	SES Blaugrashalden
GALIUM PUSILLUM AGG	27	-----	
ALCHEMILLA CONJUNCTA S.L.	25	924592 471..	SES Blaugrashalden
BELLIDIASTRUM MICHELII	25	734782 4711.	SES Blaugrashalden
THYMUS SPEC.	24	-----	
CAREX ORNITHOPODA	22	6.4393	
HIERACIUM MURORUM S.L.	22	4.3554	
CAREX SEMPERVIRENS	21	7.247. 47...	alpine Kalkrasen
KERNERA SAXATILIS	20	9.2392 4211.	ASP Felsspalten-Gesellschaften
SCABIOSA LUCIDA	19	934482 471..	SES Blaugrashalden
GLOBULARIA CORDIFOLIA	18	9.439. 471..	SES Blaugrashalden
ADENOSTYLES GLABRA	17	624784 4411.	THL Steinschutt- und Geröllfluren
CALAMAGROSTIS VARIA	17	734583 7111.	NAD Nadelwälder und verwandte Ges.
EUPHRASIA SALISBURGENSIS	17	7.2584	
CARDUUS DEFLORATUS	17	7.4485 471..	SES Blaugrashalden
VALERIANA TRIPTERIS	17	7.2582 42...	ASP Felsspalten-Gesellschaften
ASPLENIUM VIRIDE	16	43368. 4212.	ASP Felsspalten-Gesellschaften
ASPLENIUM RUTA-MURARIA	16	8.3382 421..	ASP Felsspalten-Gesellschaften
GYMNOCARPIUM ROBERTIANUM	13	54558. 441..	THL Steinschutt- und Geröllfluren
HIERACIUM VILLOSUM S.L.	13	933482 4711.	SES Blaugrashalden
PRIMULA AURICULA	13	8.4582 4211.	ASP Felsspalten-Gesellschaften
FESTUCA OVINA AGG	13	-----	
SAXIFRAGA AIZOON	13	72328. 421..	ASP Felsspalten-Gesellschaften
VIOLA BIFLORA	13	434676 63...	WRA waldnahe Staudenfluren und Gebüsche
FESTUCA RUBRA AGG	13	-----	
LINUM CATHARTICUM	13	7.3..1 5....	
VERONICA LATIFOLIA	12	344577 8431.	LAU Laubwälder und verwandte Ges.
SEDUM ALBUM	12	9.22.1 52...	lockere Sand- und Felsrasen
GYPSOPHILA REPENS	11	9.469. 44...	THL Steinschutt- und Geröllfluren
HELIANTHEMUM GRANDIFLORUM	11	73448. 471..	SES Blaugrashalden
LOTUS CORNICULATUS AGG	11	7.3...	
PICEA ABIES	11	536... 7312.	NAD Nadelwälder und verwandte Ges.
LEUCANTHEMUM VULGARE	11	7.34.3 542..	MOL Grünland-Gesellschaften
HIPPOCREPIS COMOSA	11	752372 532..	BRO Kalk-Magerrasen
POA ALPINA	10	7.55.6 5424.	MOL Grünland-Gesellschaften
SELAGINELLA SELAGINOIDES	10	713773 172..	QUE Quellfluren und Kleinseggenrieder
ATHAMANTHA CRETENSIS	10	9.4392 4211.	ASP Felsspalten-Gesellschaften
ANTHYLLIS VULNERARIA S.L.	10	8..483 471..	SES Blaugrashalden
CYSTOPTERIS FRAGILIS	10	5.3785	

4.4. Vergleich der Standorte von *Agrostis alpina* und *A. schleicheri*

An allen Populationsstandorten von *A. schleicheri* und *A. alpina* wurden Vegetationsaufnahmen gemacht. In Anhang B und C sind neben Höhe, Neigung und Exposition mehrere Standortfaktoren aufgeführt, die sich aus den Vegetationsaufnahmen ableiten lassen. Neben den mittleren Zeigerwerten enthält Anhang C noch Angaben zur Blattmorphologie, die in enger Beziehung zur Feuchtezahl steht. Des weiteren ist noch die potentielle Höhe der Vegetation, die aufgrund der Artenzusammensetzung geschätzte Dauer der Schneebedeckung sowie die soziale Klassifikation aufgeführt. Genauere Angaben zu diesen Merkmalen können Kap. 2.1 entnommen werden.

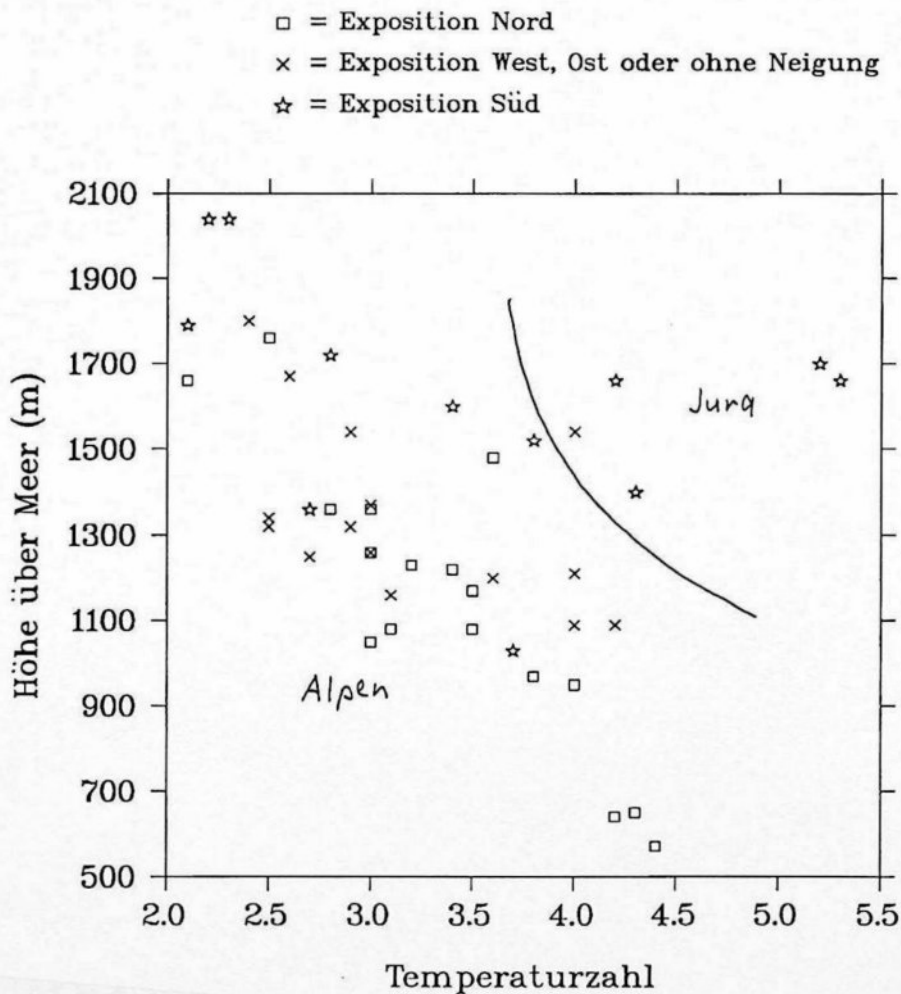


Abbildung 18: Beziehung zwischen Höhe ü.M. und mittlerer Temperaturzahl der Populationsstandorte von *A. schleicheri*.

Die Standorte von *A. alpina* zeigen die grösste Variabilität in bezug auf die Reaktionszahl (Tab. 10). Die Streuung der übrigen Zeigerwerte ist vergleichsweise gering. Die Zeigerwerte der Standorte von *A. schleicheri* weisen mit Ausnahme der Kontinentalitätszahl und der Reaktionszahl eine viel grössere Streuung auf als diejenigen von *A. alpina* (Tab. 10).

Tabelle 10: Vergleich der Variabilität der Zeigerwerte der Vegetationsaufnahmen an den Populationsstandorten von *A. alpina* und *A. schleicheri* (Mittelwert und Standardabweichung).

	<i>A. alpina</i> (n=26)		<i>A. schleicheri</i> (n=44)	
	Mittelwert	s	Mittelwert	s
Lichtzahl	7.6	0.3	6.9	0.9
Temperaturzahl	2.1	0.4	3.3	0.8
Kontinentalitätszahl	3.6	0.2	3.5	0.2
Feuchtezahl	4.7	0.4	4.7	0.6
Reaktionszahl	6.1	1.8	7.5	0.8
Stickstoffzahl	2.8	0.5	3.2	0.7

Eine Zusammenstellung der Korrelationen zwischen den Standortfaktoren gibt Tab. 9. Die Merkmalsabhängigkeiten sind bei *A. schleicheri* in der Regel enger als bei *A. alpina*. Die Korrelationsmatrizen beider Arten wurden einer Hauptfaktorenanalyse unterzogen (vgl. Kap. 2.7), die jeweils zwei wichtige Faktoren ergab:

A. alpina: Der 1. Faktor erklärt 26% der Variabilität der rangtransformierten Merkmale. Er ist am engsten (negativ) korreliert mit dem Anteil an Zeigerarten für lange Schneebedeckungsdauer ($r=-0.90$). Positiv mit diesem Faktor korrelieren die Reaktionszahl, die Temperaturzahl sowie die Neigung. Der 2. Faktor, der 25 % der Variabilität erklärt, ist mit der potentiellen Höhe der Vegetation am engsten korreliert ($r=0.86$). In negativer Beziehung zu diesem Faktor stehen die Lichtzahl, die Höhe ü.M. sowie der Anteil an Zeigerarten für kurze Schneebedeckung.

A. schleicheri: Der 1. Faktor erklärt 36 % der Variabilität der rangtransformierten Merkmale. Er ist am engsten korreliert mit der Stickstoffzahl ($r=0.86$) und der pot. Höhe der Vegetation ($r=0.83$). In positiver Beziehung zu diesem Faktor steht noch die Feuchtezahl, Licht-, und Reaktionszahl sowie der Anteil an Zeigerarten für kurze Schneebedeckungsdauer korrelieren negativ mit ihm. Der 2. Faktor, der nur 15 % der Variabilität erklärt, entspricht der Temperaturzahl bzw. der Höhe ü. M.

Abb. 23 zeigt die Verteilung der Standorte in der Ebene der ersten beiden Faktoren der Korrespondenzanalyse. Die Standorte von *A. alpina* sind entlang eines pH-Gradienten angeordnet (oben links: geringer Boden-pH, Mitte der Abbildung: basischer Untergrund). Die Standorte von *A. schleicheri* liegen entlang eines Licht-, Feuchte-, und Höhengradienten (oben rechts: beschattete, feuchte Standorte in tieferen Lagen, Bildmitte: südexponierte, subalpine und alpine Standorte, unten rechts: trockene Standorte des

franz. Juras). Zwischen den beiden Arten gibt es eine Ueberschneidungszone im Bereich von Standorten der subalpinen und alpinen Stufe auf basischem Untergrund. Dort sind auch die Standorte positioniert, an denen beide Arten gemeinsam vorkommen sowie ein Standort mit mutmasslichen Hybriden zwischen den beiden Arten (Population SB2, vgl. Kap. 6).

In Abb. 24 ist die Position der Standorte in der Ebene der ersten beiden Faktoren der Hauptkomponentenanalyse mit den mittleren Zeigerwerten dargestellt. Die beiden Faktoren entsprechen weitgehend der Reaktions- bzw. Lichtzahl (Abb. 19). Abb. 24 kann ähnlich interpretiert werden wie Abb. 23. Die Standorte von *A. schleicheri* im französischen Jura heben sich von den übrigen deutlich ab: sie sind trockener als Standorte vergleichbarer Höhenlage in den Alpen (vgl. Abb. 18 und Feuchtezahl in Anhang B).

Die ökologische Amplitude von *A. schleicheri* scheint, wenn man von der Streuung der mittleren Zeigerwerte der Vegetationsaufnahmen ausgeht (Tab. 10, Abb. 19-22), grösser zu sein als diejenige von *A. alpina*. Dies ist aber v.a. darauf zurückzuführen, dass *A. schleicheri* innerhalb eines grossen Höhenbereiches auf geeigneten Felsstandorten anzutreffen ist, und deshalb die Begleitvegetation in bezug auf viele Standortindikatoren stärker variiert als bei *A. alpina*, die fast nur in der alpinen Stufe vorkommt. Felsstandorte sind zudem kleinräumig sehr heterogen und beinhalten viele ökologische Nischen, die sich in den Vegetationsaufnahmen nicht auseinanderhalten lassen. Die ökologischen Nischen von *A. schleicheri* können also an verschiedenen Standorten sehr ähnlich sein, trotz sehr unterschiedlicher Begleitvegetation. Ausgehend von diesen Nischen kann *A. schleicheri* vorübergehend auch andere Standorte in der unmittelbaren Umgebung besiedeln.

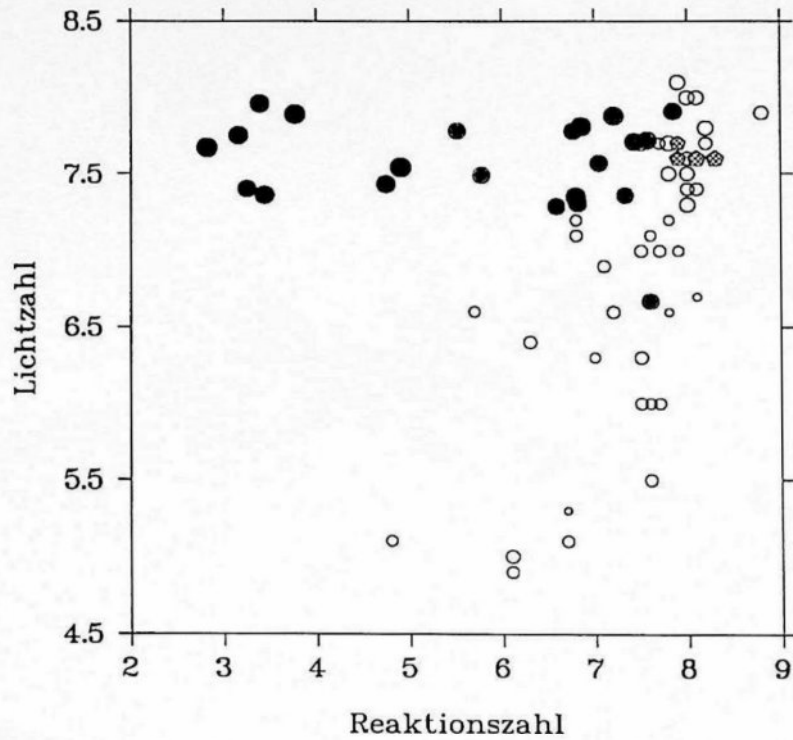


Abbildung 19: Streudiagramm der mittleren Licht- und Reaktionszahl der Populationsstandorte von *A. alpina* (Punkte) und *A. schlecheri* (Kreise). Standorte, an denen beide Arten gemeinsam vorkommen, sind mit einem Fünfeck gekennzeichnet. Die Fläche der Symbole ist proportional zur Höhenlage (Wertebereich: 500 - 2500 m ü.M.).

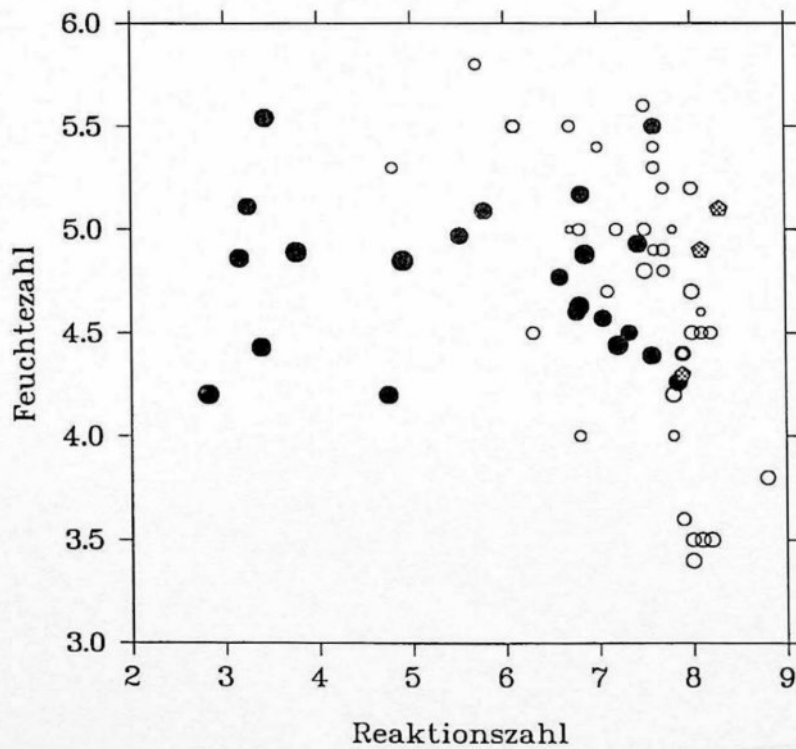


Abbildung 20: Streudiagramm der mittleren Feuchte- und Reaktionszahl der Populationsstandorte von *A. alpina* und *A. schlecheri* (Legende siehe Abb. 19).

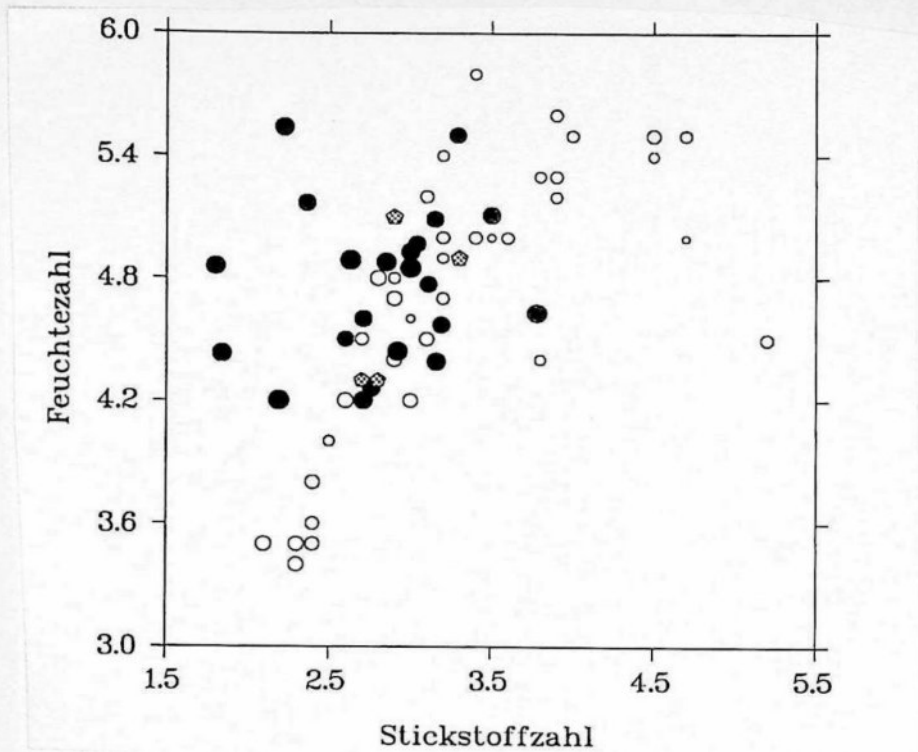


Abbildung 21: Streudiagramm der mittleren Feuchte- und Stickstoffzahl der Populationsstandorte von *A. alpina* und *A. schlecheri* (Legende siehe Abb. 19).

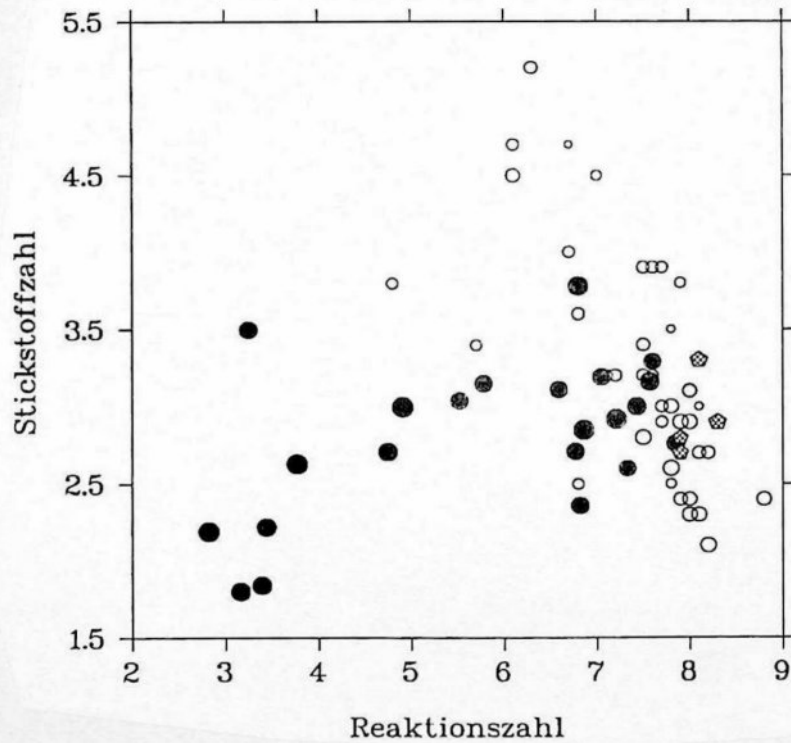


Abbildung 22: Streudiagramm der mittleren Stickstoff- und Reaktionszahl der Populationsstandorte von *A. alpina* und *A. schlecheri* (Legende siehe Abb. 19).

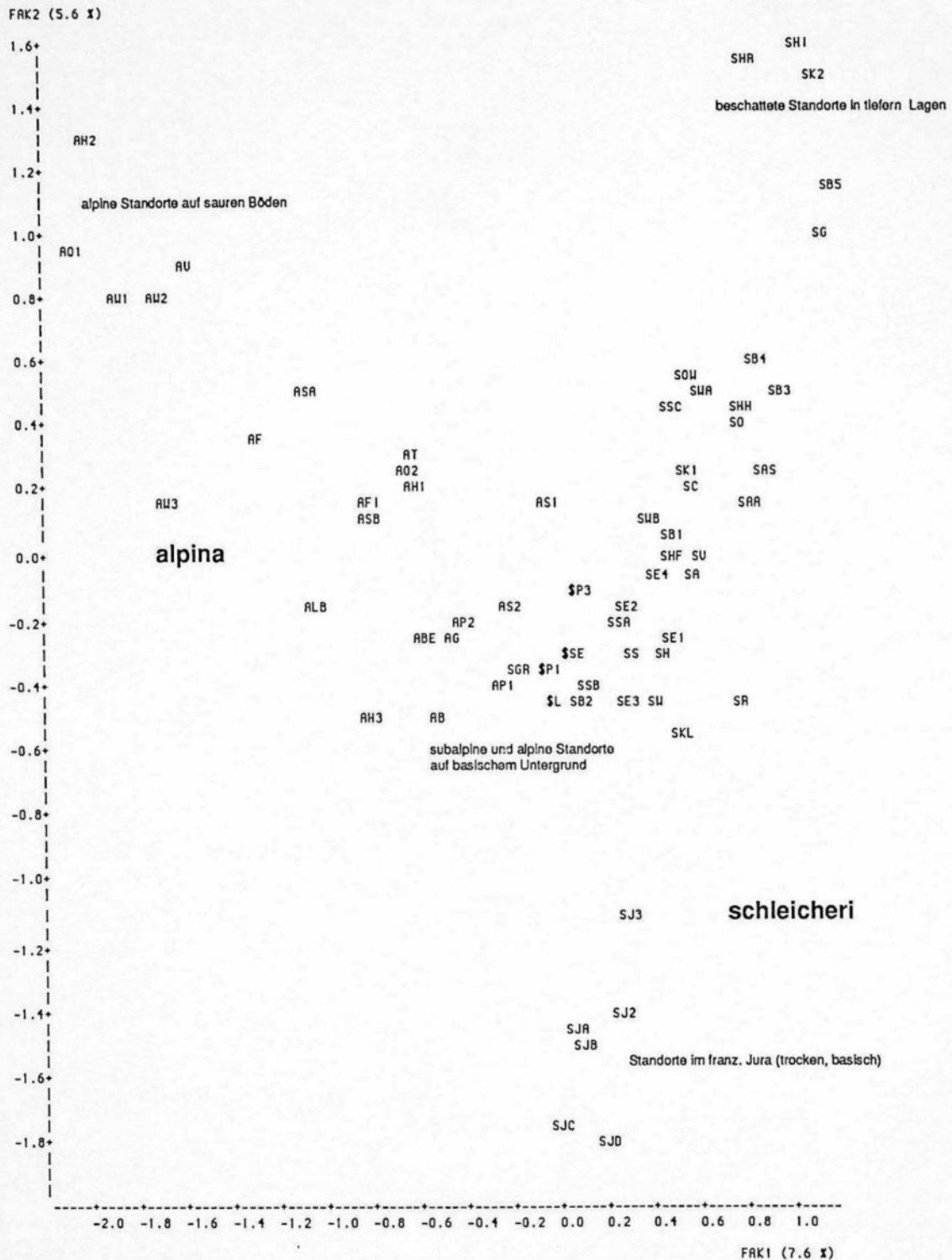


Abbildung 23: Position der Standorte von *A. alpina* und *A. schleicheri* in der Ebene des 1. und 2. Faktors der Korrespondenzanalyse der Vegetationsaufnahmen (Indikatormatrix, ohne Berücksichtigung des Deckungsgrades). Zur Legende zu den Standortsabkürzungen vgl. Anhang A. Die Abkürzungen von Standorten, an denen beide Arten gemeinsam vorkommen, beginnen mit \$.

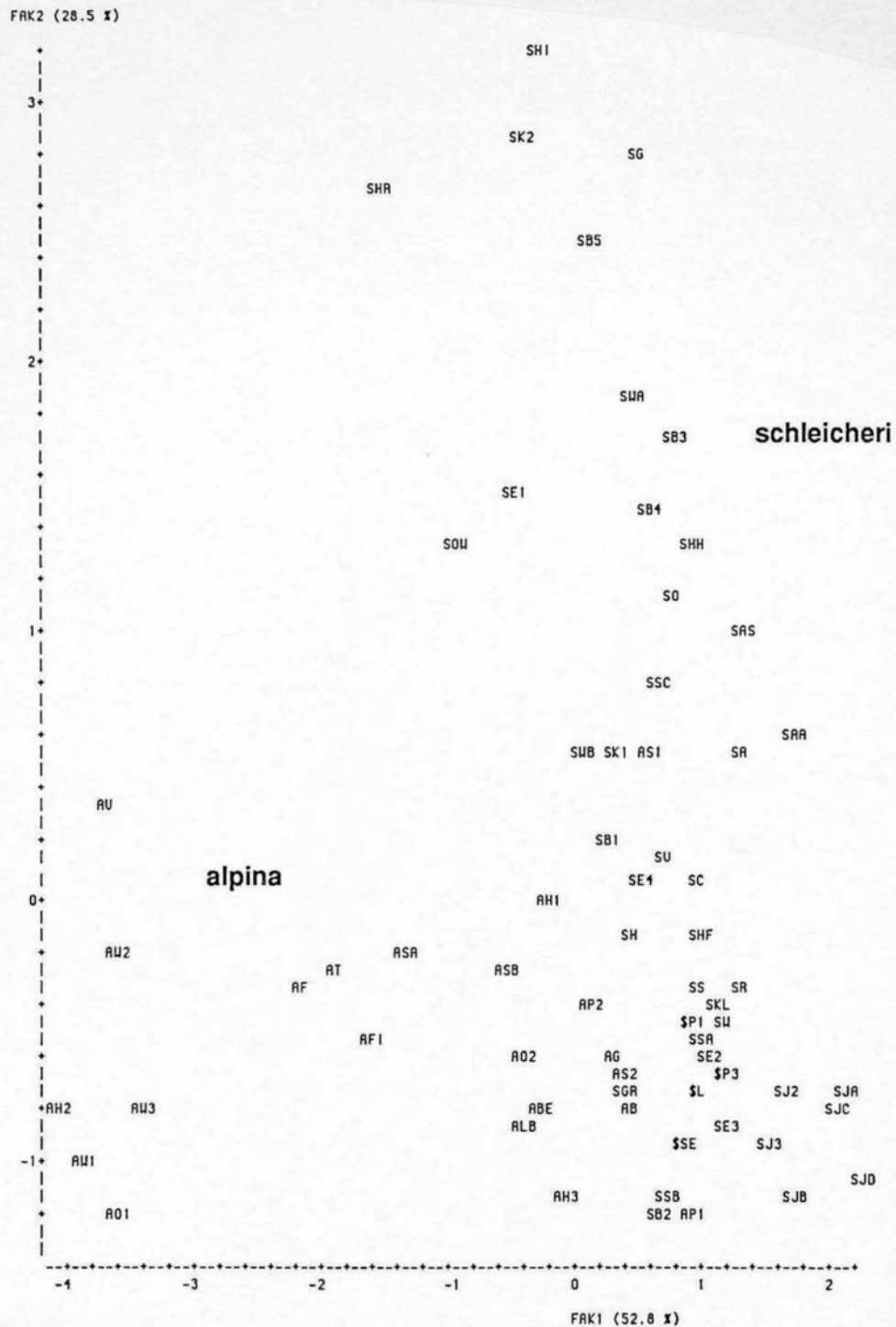


Abbildung 24: Position der Standorte von *A. alpina* und *A. schleicheri* in der Ebene des 1. und 2. Faktors der Hauptkomponentenanalyse mit den mittleren Zeigerwerten der Vegetationsaufnahmen (Auswertung mit Korrelationsmatrix). Der erste Faktor ist positiv korreliert mit der Reaktionszahl ($r=0.98$), der zweite negativ mit der Lichtzahl ($r=-0.97$). Zur Legende zu den Standortsabkürzungen vgl. Anhang A. Die Abkürzungen von Standorten, an denen beide Arten gemeinsam vorkommen, beginnen mit dem Zeichen \$.

5. Phänologie

In diesem Kapitel wird auf die wichtigsten Aspekte der Phänologie der drei untersuchten Arten eingegangen, v.a. auf die Anthese und die Keimung der Früchte. Die Angaben stützen sich auf Untersuchungen an verpflanzten Individuen im Versuchsgarten, auf Beobachtungen an den Populationsstandorten sowie auf Herbarbelege und Literatur. Angaben zu Material und Methoden sind in Kap. 2.3 zu finden.

5.1. Entwicklung der Blütenstände

An 20-40 markierten Blütenständen pro Art wurden während ihrer Entwicklung periodisch folgende Merkmale gemessen: Länge des obersten Stengelblattes, Länge des befreiten Teils des Blütenstandes, Länge des Blütenstandes, Distanz zwischen oberstem Stengelblatt und unterstem Knoten des Blütenstandes.

Aus diesen Messungen ergibt sich folgendes:

- Das Längenwachstum des obersten Stengelblattes ist lange vor der Anthese abgeschlossen, wenn die Blütenstände noch gänzlich von den Blattscheiden eingeschlossen sind.
- Die Länge des Blütenstandes ändert sich nach seiner Befreiung von der Blattscheide nicht mehr.
- Das Streckungswachstum des Halmes oberhalb des obersten Knotens setzt sich auch während und nach der Anthese noch etwas fort.
- Die zuerst aufblühenden Halme gehören meist zu den grössten der jeweiligen Pflanze. Die spät blühenden sind in ihrer Entwicklung oft gehemmt.

Diese Ergebnisse sind von Bedeutung in Zusammenhang mit der Materialauswahl für die morphologischen Untersuchungen:

- Für die Messungen sollte immer einer der grössten Halme einer Pflanze ausgewählt werden. Die entwicklungsbedingte Variabilität des Untersuchungsmaterials kann dadurch verringert werden.
- Im Gegensatz zur Blütenstandslänge und zur Länge des obersten Stengelblattes kann die Halmlänge nur an vollständig entwickelten Blütenständen, die nach Abschluss der Anthese gesammelt wurden, korrekt gemessen werden.

5.2. Jahreszeit der Anthese im Versuchsgarten

Das phänologische Entwicklungsstadium einer Pflanze wird am besten durch den Zustand des am weitesten entwickelten Blütenstandes charakterisiert. Dies ist zumeist auch einer der grössten Blütenstände (vgl. Kap. 5.1). Im Versuchsgarten wurde 1985 im Verlauf der Entwicklung für jede Pflanze alle 4-7 Tage festgehalten, ob sie Blütenstände in einem der Stadien 2, 3 oder 4 (vgl. Legende zu Tab. 13) trägt.

Der Blühverlauf im Versuchsgarten ist in Abb. 25 dargestellt. Die Unterschiede zwischen den Populationen sind bei allen drei Arten signifikant (Tab. 11, zur Methodik vgl. Kap. 2.3). Die meisten Individuen der gleichen Art blühten am gleichen Standort innerhalb weniger Tage (Abb. 25). Die Unterschiede zwischen den Populationen sind viel kleiner als diejenigen zwischen den Arten. Im oberen Versuchsgarten, wo Pflanzen aller drei Arten unter gleichen Bedingungen gezogen wurden (vgl. Kap. 2.1), blüht zuerst *A. alpina*, etwa 12 Tage später *A. schleicheri* und etwa 2 Wochen nach *A. schleicheri* *A. curtisii* (Abb. 25). Im untern Versuchsgarten blühen *A. schleicheri* und *A. alpina* etwa gleichzeitig. Unter natürlichen Bedingungen erfolgt die Anthese von *A. schleicheri* am selben Standort etwas später als bei *A. alpina* (Tab. 13).

Der Aufblühvorgang der Populationen im Versuchsgarten wird bei allen drei Arten durch längere Perioden mit nasskalter Witterung gehemmt und kann ganz zum Erliegen kommen. Dafür wird er, sobald wieder trockeneres und wärmeres Wetter einsetzt, mit verstärkter Intensität fortgeführt.

Die Beziehungen zwischen dem Entwicklungsverlauf im Versuchsgarten und den Eigenschaften der Herkunftstandorte wurden mit Hilfe der multiplen Regression untersucht (Tab. 12). Bei *A. curtisii* und *A. schleicheri* sind solche Beziehungen nur schwach ausgeprägt. Die Entwicklung von *A. alpina* steht in Beziehung mit dem Längengrad (Pflanzen westlicher Herkunft blühen früher als solche östlicher Herkunft) und der Temperaturzahl (Pflanzen von wärmeren Standorten blühen später). Eine entsprechende Korrelation zwischen den Temperaturverhältnissen am Herkunftstandort und der Blütezeit im Versuchsgarten ist auch bei anderen Arten beobachtet worden (Bannister 1978, Rathke & Lacey 1985, Briggs & Walters 1984). Ein Einfluss des Breitengrades, der gewöhnlich mit dem Zeitpunkt der Anthese im Versuchsgarten negativ korreliert ist (Rathke & Lacey 1985, Bannister 1978, Widén 1971), ist nur bei *A. curtisii* festzustellen (nur schwach signifikant). Dies könnte damit zusammenhängen, dass an den Standorten der beiden Gebirgsarten *A. alpina* und *A. schleicheri* die Temperaturverhältnisse hauptsächlich von der Höhe ü. M. und der Exposition und weniger vom Breitengrad bestimmt werden.

Die Populationsunterschiede in der Blütezeit sind zwar signifikant, trotzdem müssen sie als gering eingestuft werden. Die meisten Pflanzen blühen innerhalb weniger Tage (Abb. 25). Eine Anpassung der Blütezeit an die Standortsbedingungen scheint also bei keiner der drei Arten in grösserem Ausmass stattgefunden zu haben. Die gleiche Beobachtung machte auch Bradshaw (1960) bei *A. capillaris*.

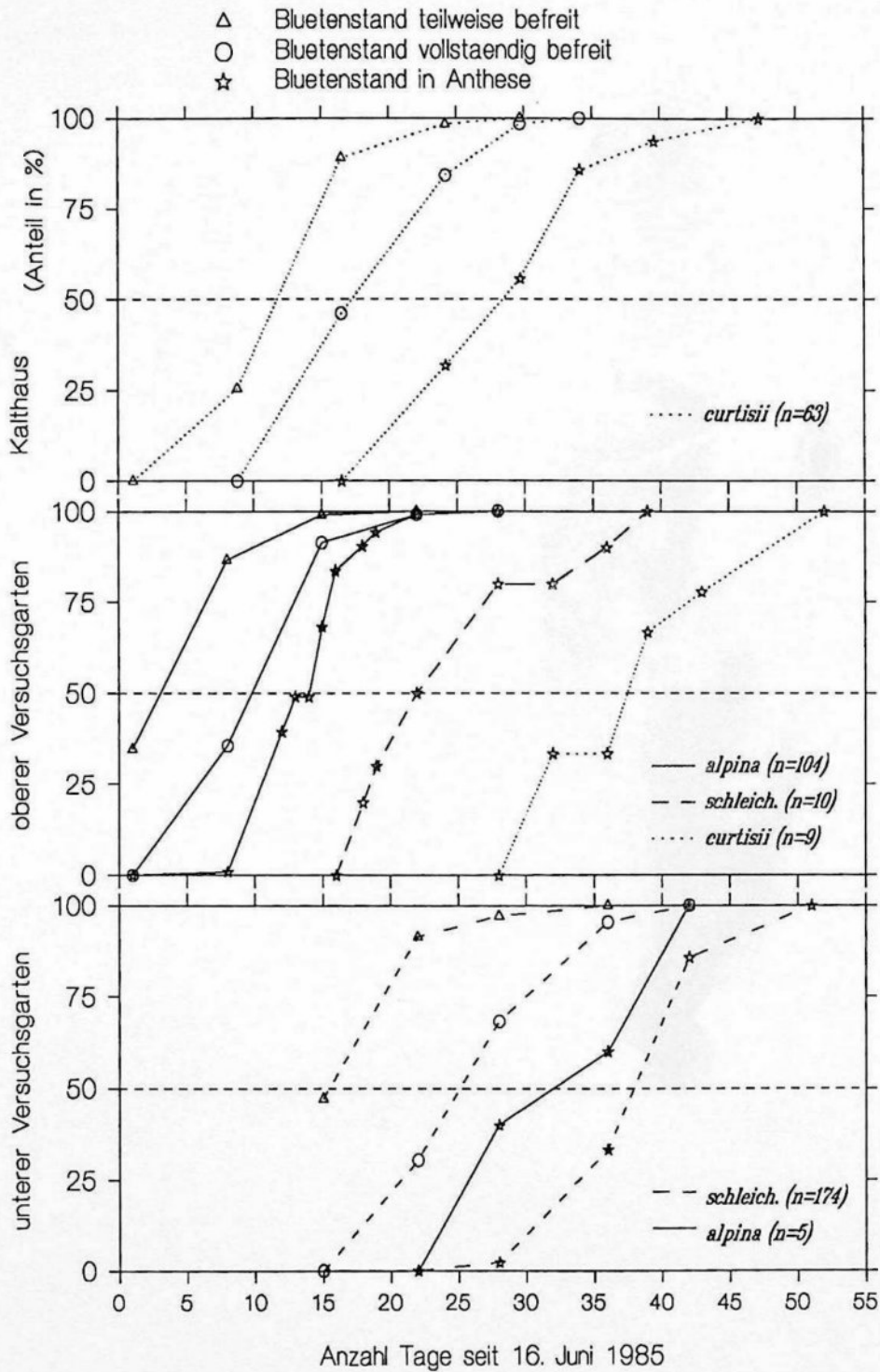


Abbildung 25: Entwicklungsverlauf der Blütenstände im Versuchsgarten.

Tabelle 11: Unterschiede im Entwicklungsverlauf zwischen den Populationen im Versuchsgarten im Sommer 1985. %VAR: % erklärte Varianz des 1. Faktors der Korrespondenzanalyse, n: Anzahl Pflanzen, KW: Testgrösse des Kruskal-Wallis-Tests mit 1. Faktor, VG: Versuchsgarten, Legende zu den übrigen Abkürzungen siehe Tab. 5.

Art	%VAR	n	KW	VG	p
<i>A. curtisii</i> (Kalthaus)	35	63	37.4	21	*
<i>A. alpina</i> (oberer VG)	49	103	56.8	25	* * *
<i>A. schleicheri</i> (unterer VG)	40	174	59.8	33	* *

Tabelle 12: Beziehungen zwischen der Entwicklung der Blütenstände im Versuchsgarten und verschiedenen Eigenschaften des Herkunftstandortes der Populationen. Multiple Regression mit dem Entwicklungszustand (1. Faktor der Korrespondenzanalyse, rangtransformiert, vgl. Kap. 2.3) als abhängige Variable. ns: kein signifikanter Einfluss ($p > 0.1$), (-)/(+): schwacher Einfluss ($0.05 > p \geq 0.1$), -/+ : $p \leq 0.05$, --/+++ : $p \leq 0.01$, ---/++++ : $p \leq 0.001$, - bzw. +: verzögernder bzw. beschleunigender Einfluss auf den Zeitpunkt der Anthese.

	<i>A. curtisii</i> (n=61)	<i>A. alpina</i> (n=96)	<i>A. schleicheri</i> (n=162)
Standortsfaktoren			
Exposition (S -> N)	ns	+	ns
Neigung	+	ns	ns
Höhe	(-)	ns	ns
Längengrad	ns	+++	ns
Breitengrad	(+)	ns	ns
Lichtzahl		(-)	ns
Temperaturzahl		-	ns
Kontinentalitätszahl		(-)	-
Feuchtezahl		ns	(-)
Reaktionszahl		+	++
Stickstoffzahl		ns	+
R ²	0.24	0.49	0.20
F-Wert	3.54	7.23	3.45
FG1	5	11	11
FG2	55	84	150
p	**	****	***

Tabelle 13: Entwicklungszustand einzelner Populationen von *A. schleicheri* (Art: S) und *A. alpina* (Art: A). Angegeben ist der Bereich (<-->) und der geschätzte mittlere Zustand (X).

Art	Population	Datum	Phänologischer Zustand						Höhe ü.M.	
			1	2	3	4	5	6		
S	SG	3.7.84						X		570
S	SAS	3.7.84						X		640
S	SAA	3.7.84						X		650
S	SHI	7.8.84						X		1210
S	SA	9.7.84						X		1030
S	SC	11.7.84						X		1230
S	SO	11.7.84						X		1080
S	SSE/ASE	4.8.84						X		1800
A	SSE/ASE	4.8.84						X		1800
S	SL	4.8.84						X		1720
A	AL	4.8.84						X		1720
S	SP1	16.8.84						X		2040
A	AP1	16.8.84						X		2100
S	SV	17.8.84						X		1050

- 1 Blütenstände noch vollständig von Blattscheiden umschlossen
- 2 Blütenstände teilweise aus Blattscheiden ausgetreten
- 3 Blütenstände ganz aus Blattscheiden ausgetreten
- 4 Blütenstände in Anthese
- 5 nach Anthese, Früchte noch unreif und stark haftend
- 6 Früchte reif und nurmehr schwach in Aehrchen haftend

5.3. Jahreszeit der Anthese an den Populationsstandorten

Der Zeitpunkt der Anthese ist abhängig von den Temperaturbedingungen am jeweiligen Standort. Bestimmend sind v.a. Höhe ü.M., Exposition, Beschattung und Dauer der Schneebedeckung. Besonders bei Populationen, die an heterogenen Standorten wachsen, kann das Entwicklungsstadium der Einzelpflanzen stark variieren (Tab. 13).

Die folgenden Angaben stützen sich auf eigene Beobachtungen an den Populationsstandorten und an Herbarbelegen sowie auf Angaben aus der Literatur. *Agrostis alpina* blüht im ganzen Verbreitungsgebiet etwa von Ende Juli bis Ende August. An gemeinsamen oder benachbarten Standorten blüht *A. alpina* etwas früher als *A. schleicheri*. *Agrostis schleicheri* blüht an wärmeren Standorten unterhalb 1000 m etwa von Anfang Juli bis Mitte Juli, in höheren Lagen und an kühleren Standorten unterhalb 1000 m etwa von Anfang bis Ende August. Im Atlas blüht *A. schleicheri* gemäss Maire (1953) im Juni und Juli. Bei *A. curtisii* tritt die Anthese im Norden des Verbreitungsgebietes (Südengland) im Juni und Juli ein (Philipson 1937), im Süden (Portugal, Marokko, Süds Spanien) im Mai bis Juni (Maire 1953, Valdés et al. 1987).

5.4. Tageszeit der Anthese

Die Aehrchen von *A. schleicheri* öffnen sich am Abend. Am folgenden Morgen sind sie grösstenteils wieder geschlossen. *Agrostis alpina* und *A. curtisii* beginnen beide nachts - etwa zwischen 20⁰⁰ und Mitternacht (MEZ) - zu blühen. Die Aehrchen von *A. curtisii* bleiben während mehrerer Tage geöffnet und schliessen sich erst, wenn der Blütenstand sich zu kontrahieren beginnt. Die Aehrchen von *A. alpina* schliessen sich zumeist schon am Tag nach der Anthese und öffnen sich dann aber am Abend ein zweites Mal. Dieser Wechsel von Öffnen und Schliessen kann sich über mehrere Tage hinziehen. Die Aehrchen von *A. schleicheri* dagegen öffnen sich nur einmal. Gemäss Bawa (1977, zitiert in Rathcke & Lacey 1985) dauert die Anthese bei selbstinkompatiblen Arten oft länger als bei selbstkompatiblen. Die im Vergleich zur selbstkompatiblen *A. schleicheri* (vgl. Kapitel 5.5) längere Anthesedauer von *A. curtisii* und *A. alpina* könnte damit in Zusammenhang stehen.

Der Aufblühvorgang erfolgt bei allen untersuchten Arten - auch bei *A. rupestris* und *A. nevadensis* - im wesentlichen gleich (Philipson 1937). Zuerst schwellen die Antheren an und die Hüllspelzen beginnen sich zu spreizen. Dann strecken sich die Filamente und die Antheren fallen seitlich heraus. Schliesslich spreizen sich die Narben. Bei geringer Luftfeuchtigkeit öffnen sich kurze Zeit später die Antheren und der Pollen wird bei Bewegung der Antheren ausgestreut. Ist die Luftfeuchtigkeit dagegen gross, so öffnen sich die Antheren nur zögernd oder gar nicht. Falls die Antheren infolge geringer Pollenfertilität dünn sind, können sie sich ebenfalls nicht öffnen. Die meisten Hybriden sind deshalb völlig "male sterile", auch wenn ein gewisser Anteil fertilen Pollens gebildet wird.

Tabelle 14: Tageszeit der Anthese verschiedener Arten der Gattung *Agrostis* (vgl. Tab. 6).Sektion *Agrostis* :

<i>A. alpina</i>	später Abend bis früher Morgen ⁶
<i>A. curtisii</i>	später Abend bis früher Morgen ⁶ , früher Morgen ²
<i>A. schleicheri</i>	Abend ⁶
<i>A. canina</i>	früher Morgen ^{1,2,3}
<i>A. vinealis</i>	früher Morgen und Abend ¹ , Nachmittag ³
<i>A. rupestris</i>	später Morgen ⁶

Sektion *Vilfa*:

<i>A. capillaris</i>	früher Nachmittag ^{2,3} , Nachmittag ^{1,5}
<i>A. stolonifera</i>	früher Morgen ³ , später Morgen ^{1,2,3,5}
<i>A. gigantea</i>	Nachmittag ^{1,2,3,4,5}
<i>A. castellana</i>	Nachmittag ⁵

¹ Davies (1953), ² Philipson (1937), ³ Vovk (1966), ⁴ Splechtner (1922), ⁵ Förderer (1982), ⁶ diese Arbeit

Es ist seit längerer Zeit bekannt, dass die Anthese vieler Gramineen einem bestimmten Tagesrhythmus folgt. Die meisten Arten blühen am Morgen oder am Nachmittag, einige auch des Nachts (Connor 1987). Liem (1980) konnte bei *Festuca rubra*, *Holcus lanatus* und *Poa annua*, die während der Nacht blühen, keinen Einfluss von Licht, Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf das Tagesmaximum der Anthese feststellen. Der Tagesrhythmus der Anthese ist bei diesen Arten demnach wahrscheinlich endogen.

Arten der Gattung *Agrostis* blühen zumeist am Tag. In Tab. 14 sind alle mir bekannten Angaben zur Tageszeit der Anthese von Arten der Gattung *Agrostis* zusammengestellt. Auf genaue Zeitangaben wurde verzichtet, da die Anthesezeit - in Abhängigkeit von Genotyp, Mikroklima und Witterung - stark variieren kann. Nach Vovk (1966) blühen die eher mesophilen Arten der Gattung *Agrostis* am Morgen, die mehr xerophilen am Nachmittag. Die Zusammenstellung in Tab. 14 deutet aber darauf hin, dass die Unterschiede im Blühverhalten z.T. auch verwandtschaftlicher und nicht nur ökologischer Art sind: So blühen Arten der Sektion *Agrostis* am Abend, des Nachts oder am frühen Morgen, diejenigen der Sektion *Vilfa* dagegen bevorzugt am Nachmittag.

Die Arten der Alpina-Gruppe weisen ein ähnliches Antheseverhalten auf. Dies gilt besonders für *A. alpina* und *A. curtisii*, die trotz sehr unterschiedlicher ökologischer Eigenschaften gleichzeitig blühen.

Tabelle 15: Selbstkompatibilität verschiedener Arten der Gattung *Agrostis* (Nomenklatur nach Tutin et al. 1980).

Art	Anzahl unters. Blütenstände	Mittlere Anz. Früchte pro Blütenstand	Anteil Blüten mit Früchten (%)	Quelle
Sektion <i>Agrostis</i> :				
<i>A. alpina</i>	16	0.13	0.00	diese Arbeit
<i>A. curtisii</i>	24	0.00	0.00	diese Arbeit
<i>A. curtisii</i>	432	0.36	0.00	Gray & Bates (1979)
<i>A. schleicheri</i>	27	34.56	48.76	diese Arbeit
<i>A. canina</i>	43	ca. 1	<0.01	Davies (1953)
<i>A. vinealis</i>	39	0.36	<0.01	Davies (1953)
<i>A. rupestris</i>	9	27.33	40.39	diese Arbeit
<i>A. nevadensis</i>	4	0.00	0.00	diese Arbeit
Sektion <i>Vilfa</i> :				
<i>A. capillaris</i>	77	ca. 2.4	ca. 0.25	Davies (1953)
<i>A. capillaris</i>	36	5.0	ca. 0.5	Förderer (1982)
<i>A. capillaris</i>	?	?	0.59	Splechtner (1922)
<i>A. capillaris</i>	?	?	6.63	Splechtner (1922)
<i>A. stolonifera</i>	26	ca. 1.7	ca. 0.7	Davies (1953)
<i>A. stolonifera</i>	11	1.4	ca. 0.6	Förderer (1982)
<i>A. gigantea</i>	15	ca. 1.5	ca. 0.1	Davies (1953)
<i>A. gigantea</i>	23	10.21	2.05	Splechtner (1922)
<i>A. gigantea</i>	4	5.3	ca. 0.5	Förderer (1982)

5.5. Selbstbestäubungsversuche

Die untersuchten Pflanzen von *A. alpina* und *A. curtisii* waren fast vollständig selbstinkompatibel. *Agrostis schleicheri* dagegen ist weitgehend selbstkompatibel (Tab. 20). Diese Resultate werden durch Untersuchungen von Herbarmaterial aus dem gesamten Verbreitungsgebiet der drei Arten ergänzt, aus denen hervorgeht, dass Belege von *A. schleicheri*, die im richtigen phänologischen Stadium gesammelt wurden, zumeist auch Früchte tragen, ganz im Gegensatz zu den anderen beiden Arten¹.

In Tab. 15 habe ich alle mir bekannten Angaben zur Selbstkompatibilität von europäischen Arten der Gattung *Agrostis* zusammengetragen. Neben *A. schleicheri* ist nur *A. rupestris* selbstkompatibel. Ob dies für das ganze Areal dieser Art bzw. für beide Chromosomenrassen ($2n=14$ und $2n=28$, Björkman 1960) gilt, bleibt dahingestellt, da nur Material aus den schweizerischen Alpen untersucht wurde, das nach Björkman (1960) vermutlich tetraploid ist.

Apomiktische *Agrostis*-Arten sind nicht bekannt (Connor 1979). In der nah verwandten Gattung *Calamagrostis* dagegen sind Apomikten recht häufig. Die anderen Arten dieser Gattung sind alle selbstinkompatibel (Nygren 1962). Die Arten der ebenfalls nah verwandten Gattungen *Polypogon* dagegen sind selbstkompatibel (Bedows 1931, zitiert in Connor 1979, eigene Beobachtungen).

5.6. Fuchtbildung

Im Gegensatz zu *Agrostis alpina* und *A. curtisii* ist *A. schleicheri* weitgehend selbstkompatibel (vgl. Kap. 5.5 und 6.3). Dies widerspiegelt sich auch in der Fruchtbildung: *A. alpina* und *A. curtisii* bilden im Durchschnitt deutlich weniger Früchte aus als *A. schleicheri* (Tab. 16). Bei den im Versuchsgarten gehaltenen Pflanzen sind die Artunterschiede in der Fruchtproduktion wesentlich geringer als am natürlichen Standort, da die Pflanzen im Versuchsgarten dicht beieinander standen und zudem relativ viele Blütenstände ausbildeten. Bei den beiden selbstinkompatiblen Arten ist am natürlichen Standort nur in dichten und blütenstandsreichen Populationen eine grosse Fruchtproduktion zu beobachten. Solche für die Fremdbestäubung günstigen Verhältnisse sind bei *A. curtisii* häufiger anzutreffen als bei *A. alpina*, da letztere - infolge der harten Umweltbedingungen, die an ihrem Standort gewöhnlich herrschen - oft keine oder nur wenige Blütenstände produziert. Manchmal sind in Populationen von *A. alpina* zwar viele Blütenstände vorhanden und trotzdem ist die Fruchtproduktion gering, wahrscheinlich infolge ungünstiger Witterung während Anthese und Fruchtreifung. An alleinstehenden Pflanzen beider Arten wurden keine Früchte gefunden.

¹ Dies gilt auch für *A. rupestris*, die ebenfalls selbstkompatibel ist.

Tabelle 16: Fruchtproduktion am natürlichen Standort und im Versuchsgarten. Angegeben ist der prozentuelle Anteil der im Verlauf der morphologischen Untersuchungen ausgemessenen Aehrchen, die Früchte enthalten. Pro Blütenstand wurden 2-3 Aehrchen ausgemessen. In die Anteilsberechnung gingen nur Aehrchen derjenigen Blütenstände ein, die ihre Anthese bei der Ernte schon abgeschlossen hatten (in Klammern Anzahl untersuchter Aehrchen).

ART	Belege aus gesamtem Areal	Pflanzen aus Versuchsgarten
<i>A. alpina</i>	17% (245)	47% (378)
<i>A. curtisii</i>	33% (258)	53% (220)
<i>A. schleicheri</i>	54% (357)	69% (536)

5.7. Keimung

Keimungsexperimente wurden bisher fast ausschliesslich mit den wirtschaftlich wichtigen Arten *A. capillaris*, *A. stolonifera*, *A. gigantea* und *A. canina* durchgeführt (Simpson 1990). Für die Keimung dieser Arten sind die folgenden Faktoren von Bedeutung:

Licht: Die Keimung ist im Licht im allgemeinen besser als im Dunkeln (Legatt 1946, Toole & Koch 1977, Förderer 1982).

Temperatur: Das Temperaturoptimum der Keimung liegt im Bereich zwischen 10 und 30°C (Toole & Koch 1977). Temperaturschwankungen wirken oft fördernd auf die Keimung (Legatt 1946, Toole & Koch 1977).

Chilling: Chilling (der Einfluss tiefer Temperaturen auf Früchte in gequollenem Zustand) wirkt je nach Temperatur- und Lichtbedingungen keimungsfördernd oder keimungshemmend (Simpson 1990, Förderer 1982).

Nitrat: Nitrat hat (v.a. bei noch nicht ganz keimungsreifen Früchten) einen positiven Einfluss auf die Keimung (Gadd 1955, Legatt 1946, Simpson 1990).

Die Untersuchungen zur Keimung konzentrieren sich deshalb auf diese Faktoren. Angaben zur Methodik sind in Kap. 2.3 zu finden. Die Resultate der Keimungsversuche sind in den Tab. 17 und 18 zusammengestellt.

Tabelle 17: Resultate der Keimungsversuche in der Klimakammer. Angegeben ist die Anzahl gekeimter Früchte pro Petrischale. Jede Petrischale enthielt insgesamt 30 Früchte.

Temp. wechsel	Chill.	Licht	KNO ₃	<i>alpina</i>				<i>schleicheri</i>				<i>curtisii</i>			
+	+	+	+	13	24	17	11	9*	26	30	30	19	29	20	21
+	-	+	+	18	15	19	11	19*	30	26	30	22	18	6	13
+	+	-	+	5	12	(13)	(13)	1*	4	(1)	(23)	8	9	(18)	(17)
+	-	-	+	8	7	(19)	(16)	2*	24	(9)	(27)	3	4	(13)	(23)
+	-	-	-	8	6	(13)	(11)	0	5	(15)	(23)	0	0	(9)	(17)
-	+	+	+	10	12			29	29			21	19		
-	-	+	+	6	8			24	27			24	30		
-	+	-	+	4	5			6	1			17	18		
-	-	-	+	13	15			29	25			21	20		

Legende:

*: Pilzbefall, Werte in Klammer: Anzahl Keimlinge im Licht, eine Woche nach Entfernen der Abdeckung.

Temperaturwechsel: + = 30 °C während 8 h bei Licht und 20 °C während 16 h im Dunkeln (Versuchsbeginn am 8.11.83), - = 20 °C während 24h (Versuchsbeginn am 25.1.84).

Chilling: + = Früchte vorbehandelt während 12 Tagen bei 5 °C in gequollenem Zustand, - = Früchte nicht vorbehandelt.

Licht: + = während 8 h Kunstlicht und während 16 h Dunkelheit, - = während 24 h Dunkelheit (Petrischalen mit Aluminiumfolie eingewickelt).

KNO₃: + = Keimungsversuche wurden in 0.2 % KNO₃ angesetzt, - = Keimungsversuche wurden in destilliertem Wasser angesetzt.

Tabelle 18: Anteil gekeimter Früchte je Behandlungskombination (ohne Proben mit Pilzbefall, in Klammern Anzahl Früchte).

Behandlung	<i>alpina</i> % gekeimte (n)	<i>schleicheri</i> % gekeimte (n)	<i>curtisii</i> % gekeimte (n)
TCLK			
++++	54 (120)	96 (90)	74 (120)
+---	53 (120)	96 (90)	49 (120)
++--	28 (60)	13 (30)	28 (60)
+---	25 (60)	80 (30)	12 (60)
----	23 (60)	8 (60)	0 (60)
-+++	37 (60)	97 (60)	67 (60)
---+	23 (60)	85 (60)	90 (60)
-+++	15 (60)	12 (60)	58 (60)
----	47 (60)	90 (60)	68 (60)

Legende: TCLK: Behandlung bezüglich Temperatur, Chilling, Licht und KNO₃ (Zur Legende vgl. Tab. 17).

Licht und Temperaturregime haben den grössten Einfluss auf die Keimung. Der Einfluss von Chilling ist je nach Behandlungskombination negativ oder positiv.

Früchte von *A. alpina* keimten am besten bei Licht und Temperaturwechsel. Die geringste Keimrate wiesen mit Chilling vorbehandelte Früchte bei konstanter Temperatur im Dunkeln auf. Eine deutliche Hemmung der Keimung von *A. schleicheri* war nur im Dunkeln nach Chilling oder in dest. Wasser festzustellen. Früchte von *A. curtisii* weisen v.a. bei der Kombination von Temperaturwechsel und Dunkelheit eine eingeschränkte Keimung auf. Bei konstanter Temperatur ist kein Lichteinfluss feststellbar.

Die unverpilzten Früchte, die nicht zur Keimung gelangten, wurden im Labor bei Raumtemperatur gelagert und ein Jahr später ein zweites Mal auf ihre Keimfähigkeit hin untersucht. 79% der Früchte von *A. alpina* (n=81) und 36% derjenigen von *A. curtisii* (n=25) erwiesen sich als keimfähig, währenddem von 12 Früchten von *A. schleicheri* keine zur Keimung gelangte.

Nach Grime (1979) sind Keimhemmung durch Dunkelheit und z.T. auch durch konstante Temperaturen die wichtigsten Voraussetzungen zur Bildung einer "persistent seed bank". Auch kleine Samen sind typisch für Arten mit "persistent seed bank" (Thompson & Grime 1979). Wie die Untersuchungen von Milton (1936) in England zeigen, sind in der "persistent seed bank" unter Wiesland viele Diasporen von Arten der Gattung *Agrostis* (hauptsächlich *A. capillaris*) zu finden. Im Gegensatz zu *A. capillaris*, deren Früchte im Boden mehr als 30 Jahre lang keimfähig bleiben können (Hill & Stevens 1981), bilden *A. stolonifera* und *A. gigantea* lediglich eine "transient seed bank" (Thompson & Grime 1979, Froud-Williams et al. 1983).

Für keine der drei Arten der Alpina-Gruppe konnten in der Literatur Hinweise dafür gefunden werden, dass sie eine "persistent seed bank" bilde. Dieser Frage wurde allerdings auch nie gezielt nachgegangen, obwohl sie für die Interpretation demographischer Studien wie derjenigen von Gray (1985) und Clément & Touffet (1981) eigentlich von zentraler Bedeutung wäre. Auch die Ergebnisse meiner Keimungsversuche sind zu deren Abklärung leider wenig hilfreich. Urbanska & Schütz (1986) vermuten allerdings, dass in Böden oberhalb der Waldgrenze meist Diasporen mehrerer Generationen lagern.

Keimlinge von *A. alpina* wurden im Feld nicht gefunden. Die Chance für eine Vermehrung durch Früchte ist an den Standorten von *A. alpina* wahrscheinlich sehr gering. Keimlinge von *A. schleicheri* und *A. curtisii* wurden dagegen öfters beobachtet.

Nach Söyrinki (1954) keimen die Früchte von *A. alpina* am Anfang der Vegetationsperiode, währenddem bei *A. curtisii* (Gray 1988) und *A. schleicheri* die Keimung bevorzugt im Herbst stattfindet. Dies drückt sich auch im Keimverhalten der Früchte aus. Diejenigen von *A. alpina* weisen eine geringere Keimrate auf (maximal 54%) als Früchte von *A. schleicheri* und *A. curtisii* (maximal 90% und mehr). Der grösste Teil der Früchte von *A. alpina*, die im Verlauf der Versuche nicht keimten, sind trotzdem keimfähig. Dies deutet daraufhin, dass Früchte von *A. alpina* eine relativ grosse "primary dormancy"² (Simpson 1990) aufweisen. Dadurch ist gewährleistet, dass ein grosser Teil der Früchte erst im Jahr nach der Fruchtbildung zur Keimung gelangt. Dieses Verhalten ist für viele alpine Pflanzen typisch, wobei die Keimung bevorzugt in den ersten 10 Tagen nach der Schneeschmelze stattfindet (Urbanska & Schütz 1986).

² "primary dormancy" entspricht der "innate dormancy" von Harper (1977).

Da die Keimungsversuche mit trocken gelagerten Früchten vorgenommen wurden, lassen sich die Resultate nicht ohne weiteres auf natürlich anzutreffende Gegebenheiten übertragen. So kann durch die Bedingungen, denen Früchte im Boden ausgesetzt sind, eine Keimruhe induziert werden, die sich nur durch Lichteinfluss wieder brechen lässt (Wesson & Wareing, zitiert in Cook 1980). Zudem deuten die z.T. starken Wechselwirkungen zwischen Chilling und den anderen Einflussfaktoren darauf hin, dass die trockene Lagerung zu einer allmählichen Desensibilisierung der Früchte gegenüber Umwelteinflüssen wie Licht und Wechseltemperaturen führt, die durch Chilling wieder rückgängig gemacht werden kann. In desensibilisiertem Zustand ist die hemmende Wirkung von Dunkelheit und konstanter Temperatur stark eingeschränkt. Hinweise für einen solchen Effekt wurden auch bei Keimungsversuchen mit *A. capillaris* (Förderer 1982) und einer Reihe weiterer Arten (Thompson & Grime 1983) gefunden.

5.8. Verbreitung der Früchte

Die Arten der Alpina-Gruppe weisen von den europäischen Arten der Gattung *Agrostis* die kräftigsten Grannen und - nach *A. agrostiflora* - die längsten Callushaare auf. Die Grannen der drei Arten drehen sich hygroskopisch. Durch plötzliche Entspannung der in ihrer Drehung behinderten Granne können die Aehrchen auch grössere Sprünge machen. Die Callushaare sind bei Trockenheit steif und bei hoher Luftfeuchtigkeit schlaff. Die Untersuchungen von Peart (1979) zeigen, dass diesen Strukturen bei Gräsern in Zusammenhang mit der Keimung eine grosse Bedeutung zukommt. Mit ihrer Hilfe sind die Grasdiasporen befähigt, durch hygroskopische Eigenbewegung für die Keimung geeignete Kleinstandorte ('safe sites') aufzufinden und sich dort in einer günstigen Lage zu verankern. Ihre Rolle bei der epizoochoren Verbreitung ist umstritten (Peart 1979). An diese Verbreitungsart angepasste Gräser haben eher stärker behaarte Früchte mit steiferen Haaren, die z.T. mit Widerhaken ausgestattet sind (vgl. Agnew & Flux 1970). In Zusammenhang mit der Windverbreitung sind Granne und Callusbehaarung sicher von einer gewissen Bedeutung (Rabinowitz & Rapp 1981).

Interessant ist, dass in Europa die meisten Gebirgsarten sowie alle schmalblättrigen Arten der Gattung *Agrostis* eine Granne und deutlich ausgebildete Callushaare aufweisen. Arten des Tieflandes, die eine viel grössere Verbreitung aufweisen, besitzen dagegen oft kleine, unspezialisierte Früchte ohne Anhängsel.

In der Literatur sind nur sehr wenige Angaben zur Fruchtverbreitung von Arten der Gattung *Agrostis* zu finden. Für *A. capillaris* ist endozoochore Verbreitung belegt (Müller 1977). Diasporen kanadischer *Agrostis*-Arten dienen Vögeln während des Frühjahrszugs als Nahrung (West & Peyton 1981) und könnten dadurch sowohl endo- als auch epizoochor verbreitet werden. Zudem habe ich beobachtet, dass Blütenstände von Gräsern (u.a. *Agrostis capillaris* und *Poa nemoralis*) auch als Nistmaterial verwendet werden. Bei *Agrostis hiemalis*, einer nordamerikanischen Art, werden nicht nur einzelne Früchte sondern ganze Blütenstände vom Wind verbreitet (Rabinowitz & Rapp 1981). Die starken Aufwinde, die bei Heidefeuern auftreten,

können Pflanzensamen in grosse Höhen tragen und so zu ihrer Verbreitung über weite Distanzen beitragen (Whelan 1986). Im Gebirge sind auch ohne Feuereinfluss starke Aufwinde nicht selten.

Jede der genannten Verbreitungsarten könnte bei den Arten der Alpina-Gruppe eine gewisse Rolle spielen. Welche im einzelnen vorherrscht, darüber kann allenfalls spekuliert werden. Auf Verbreitung über grössere Distanzen angewiesen ist wahrscheinlich *A. schleicheri*, die in kleinen, isolierten Populationen wächst. Zur Beurteilung der Verbreitungsbedürfnisse von *A. curtisii* wäre es wichtig, zu wissen, ob diese Art eine "persistent seed bank" bildet (vgl. Kap. 5.7).

6. Hybridisierung

6.1. Einleitung

Hybriden zwischen Arten der Gattung *Agrostis* treten in der Natur häufig auf, sind aber zumeist fast ganz steril (Widén 1971, Stace 1975, Paunero 1947). Trotzdem kann zuweilen Introgression in grossem Ausmass beobachtet werden (Fouillade 1932, Bradshaw 1958, Förderer 1982).

Am häufigsten sind Hybriden in der Sektion *Vilfa* (Stace 1975), zwischen den Arten *A. stolonifera*, *A. capillaris*, *A. gigantea* und *A. castellana* (Alba-Gruppe, vgl. Tab. 6.). Diese Arten kommen oft an anthropogen gestörten Standorten vor, die eine Hybridisierung begünstigen (Anderson 1949). Hybriden, an denen Arten aus der Sektion *Agrostis* beteiligt sind, sind eher selten (Stace 1975, Widén 1971). Kreuzungen zwischen Arten verschiedener Sektionen ergeben zumeist nur wenige Früchte (Davies 1953). Hinweise auf Hybriden zwischen Arten aus der Alpina-Gruppe wurden in der Literatur und bei den Herbarstudien nicht gefunden.

6.2. Chromosomenzählungen

Eine Uebersicht zu den Chromosomenzählungen gibt Tab. 19. Für *A. alpina* und *A. curtisii* wurden durchwegs $2n=14$ Chromosomen gezählt. Die wenigen Zählungen an Pollenmutterzellen von *A. schleicheri* ergaben $2n=42$. Meine Resultate stehen somit in Uebereinstimmung mit den Untersuchungen anderer Autoren (Björkman 1960, Romero García 1988). Die Messungen der Stomatalänge (Abb. 26) deuten nicht daraufhin, dass eine der drei Arten aus mehreren Chromosomenrassen bestehen könnte.

In der Meiose von *A. schleicheri* sind fast ausschliesslich Bivalente zu beobachten (Björkman 1960). Anzeichen von Autopolyploidie, wie sie Jones (1956) bei *A. vinealis* feststellen konnte, gibt es für *A. schleicheri* also nicht. Dies besagt jedoch nicht viel, denn die Meiosen autotetraploider Pflanzen von *A. rupestris* ($2n=4x=28$) zeigen nach Björkman (1960) ebenfalls fast durchwegs Bivalente.

Bei zwei Pflanzen (SB201 und SB202), die sich morphologisch fast nicht von *A. schleicheri* unterscheiden (Abb. 28, quadratisches Symbol), die aber eine geringe Pollenfertilität, dünne, sich nicht öffnende Antheren sowie eine geringe Fruchtbildung aufwiesen, wurden $2n=28$ Chromosomen gezählt. Bei diesen Pflanzen handelt es sich wahrscheinlich um Hybriden zwischen *A. alpina* und *A. schleicheri*. Neben der Chromosomenzahl sprechen weitere Indizien für diese Vermutung:

- *A. alpina* ist in der Umgebung der Population SB2 vorhanden (Population ABE, vgl. Anhang A).

- Die Unterseite der grundständigen Blätter ist bei den fraglichen Pflanzen nicht nur an der Blattspitze behaart, sondern weist im Gegensatz zu typischen Vertretern von *A. schleicheri* auch sonst einzelne Haare auf.
- In der Metaphase der Meiose sind hauptsächlich Bivalente vorhanden. Dies deutet darauf hin, dass zwischen den Chromosomensätzen der Eltern (und zwischen denjenigen der hexaploiden *A. schleicheri*) eine rel. enge Verwandtschaft besteht.
- Die Pflanzen sind nicht völlig steril. "Rückkreuzungen" mit *A. schleicheri* und *A. alpina* ergaben ein paar Früchte, aus denen sich vitale Pflanzen ziehen liessen. Diejenigen mit *A. schleicheri* weisen $2n = \text{ca. } 35$ Chromosomen auf (vgl. Tab. 19, (SXA?)xS).

Die Möglichkeit, dass sich Tetraploide ohne Hybridisierung aus normalen hexaploiden Pflanzen von *A. schleicheri* entwickeln, ist als gering einzuschätzen. Durch Parthenogenese könnten sich allenfalls Polyploide bilden, die triploid wären (de Wet 1980, Stebbins 1980).

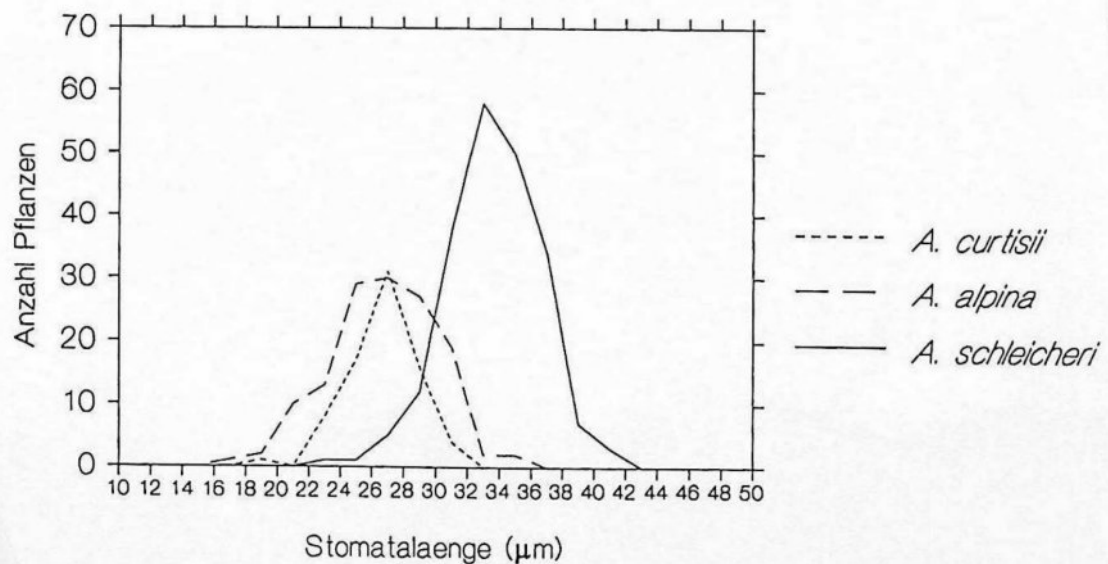


Abbildung 26: Häufigkeitsverteilung der Stomatalänge (gemessen am Halm unterhalb des Blütenstandes, vgl. Kap. 2.6).

Tabelle 19: Chromosomenzählungen an Melosen von Pollenmutterzellen. Falls Angaben zu Uni- und Multivalenten (UV bzw. MV) sowie Anaphasebrücken (AB) fehlen, wurden keine entsprechenden Teilungsstadien beobachtet. (Art: A=*A. alpina*, C=*A. curtisii*, S=*A. schleicheri*, Signatur: vgl. Pop. in Anhang A, 104: Pflanze aus Portugal, SWA NS: diverse Blütenstände, die am nat. Standort von Pop. SWA gesammelt wurden).

ART	SIGNATUR	UV	MV	AB	2n	B-Chrom.
<i>A. alpina</i>	AB#02	-	-	-	14	
<i>A. alpina</i>	AB#09	-	-	-	14	
<i>A. alpina</i>	AG#06	-	-	-	14	
<i>A. alpina</i>	AGS01	-	-	-	14	
<i>A. alpina</i>	AL#01	-	-	-	14	
<i>A. alpina</i>	ALB01				ca. 14	
<i>A. alpina</i>	AO205	-	-	-	14	
<i>A. alpina</i>	AP107	-	-	-	14	
<i>A. alpina</i>	APS2	-	-	-	14	
<i>A. alpina</i>	AS208	-	-	-	14	
<i>A. alpina</i>	AV#05	-	-	-	14	1
<i>A. alpina</i>	AW103	-	-	-	14	
<i>A. alpina</i>	AW202	-	-	-	14	
<i>A. alpina</i>	AW304	-	-	-	14	
<i>A. curtisii</i>	CA#02	-	-	-	14	1
<i>A. curtisii</i>	CF#04	-	-	-	14	
<i>A. curtisii</i>	CM#01	-	+	-	14	
<i>A. curtisii</i>	CM#04				ca. 14	
<i>A. curtisii</i>	CSA03	-	-	-	14	
<i>A. curtisii</i>	CSF02	-	+	-	14	1-2
<i>A. curtisii</i>	CSF03	-	-	-	14	
<i>A. curtisii</i>	CSW02	-		-	14	
<i>A. curtisii</i>	CSW06	-	-	-	14	
<i>A. curtisii</i>	104	-	-	-	14	
<i>A. schleicheri</i>	SA#08	-	-	-	ca. 42	
<i>A. schleicheri</i>	SB207				ca. 42	
<i>A. schleicheri</i>	SB209	-	-	-	42	
<i>A. schleicheri</i>	SB228	-	-	-	ca. 42	
<i>A. schleicheri</i>	SG#06	-	-	-	ca. 42	
<i>A. schleicheri</i>	SWA NS	-		-	42	
SXA?	SB201	+	+	+	28	
SXA?	SB202	+	+	+	28	
(SXA?)xS	SB202xSP112	+	+	+	ca. 35	
AxC	AW304xCSF03	+	+	+	14	

6.3. Kreuzungsversuche

Die Resultate der Kreuzungsversuche sind in Tab. 20 zusammengestellt. Kreuzungen innerhalb der selbstinkompatiblen Arten *A. alpina* und *A. curtisii* ergaben einen Fruchtansatz von etwa 15 %. Bei den Kreuzungen zwischen den beiden Arten bildeten ebenfalls etwa 15% der Blüten von *A. alpina* Früchte aus, dagegen nur 4% der Blüten von *A. curtisii*. Dies mag darauf zurückzuführen sein, dass die Blütenstände von *A. curtisii* viel mehr Aehrchen tragen als diejenigen von *A. alpina* (im Durchschnitt 216 gegenüber 46 bei den an den Kreuzungsversuchen beteiligten Blütenständen) und deshalb nur ungenügend bestäubt werden. Bei *A. schleicheri* sind kaum Unterschiede zwischen Selbst- und Kreuzbestäubung vorhanden. Sie ist weitgehend selbstkompatibel. Deshalb werden auch in den Kreuzungsversuchen wesentlich mehr Früchte gebildet als bei den beiden selbstinkompatiblen Arten.

Bei den selbstinkompatiblen Arten *A. alpina* und *A. curtisii* werden bei offener Bestäubung im Versuchsgarten viel mehr Früchte gebildet als bei Kreuzungsversuchen innerhalb der gleichen Art (ca. 50 % gegenüber 15 %, vgl. Tab. 16). Dies hat verschiedene Ursachen: Unterschiede in der Blütezeit zwischen den Kreuzungspartnern, feuchteres Mikroklima und geringere Luftbewegung innerhalb der Beutel aus Nyboltseide, geringere Eigenbewegung der Blütenstände, da diese an Stöcken festgebunden wurden. Mit ähnlichen Schwierigkeiten hatten auch Gray & Bates (1979) zu kämpfen.

Die Keimfähigkeit der Früchte von *A. schleicheri*, die aus den Selbstbestäubungsversuchen hervorgingen (Tab. 20, S SELBST), wurde nicht quantitativ ermittelt. Stichprobenweise durchgeführte Tests ergaben jedoch eine etwa gleich hohe Keimrate wie bei den Früchten aus den Kreuzungsversuchen.

77 Pflanzen der F1 aus den Kreuzungsversuchen konnten bis zur Blüte aufgezogen werden. 43 dieser Pflanzen haben *A. alpina* als weiblichen Elter, 29 *A. schleicheri* und 4 *A. curtisii*. Von jeder dieser F1-Pflanzen wurde die Blütenstandslänge (BSL) sowie die Aehrchenmerkmale (GLU, GLO, LE, PA, APG, GRL, LSP, CA) gemessen. In Abb. 27 ist die Distanz der F1-Pflanzen bezüglich der Aehrchenmerkmale (euklidische Distanz in Prozent der Distanz zwischen den Elternpflanzen) zum weiblichen gegen diejenige zum männlichen Elter aufgetragen. Punkte unterhalb der eingezeichneten Diagonalen beziehen sich auf F1-Pflanzen, die mehr dem männlichen Elter ähneln, Punkte oberhalb der Diagonalen auf solche, die dem weiblichen Elter ähnlicher sind. Bei den Kreuzungen mit *A. alpina* und *A. curtisii* als Mutterpflanze liegen die F1-Pflanzen zu gleichen Teilen unter und über dieser Diagonalen (Abb. 27). Demgegenüber befinden sich in der entsprechenden Abbildung mit *A. schleicheri* als Mutterpflanze die meisten Punkte oberhalb der Diagonalen. Der Nachwuchs von *A. schleicheri* entsteht demnach vornehmlich durch Autogamie oder Geitonogamie, selbst wenn die Kreuzungspartner - wie bei den hier beschriebenen Versuchen - dicht zusammengebunden wurden. Unter natürlichen Bedingungen ist der Anteil der Selbstbestäubung gegenüber der Fremdbestäubung wahrscheinlich noch grösser als im Versuchsgarten. Schätzungen für die Fremdbestäubungsrate selbstkompatibler Gräser liegen zum grössten Teil unter 10 % (Connor 1987). Bei drei der F1-Pflanzen aus den Kreuzungen zwischen *A. schleicheri* und *A. curtisii* handelt es sich um Hybriden (vgl. Kap. 6.4). Aus der reziproken Kreuzung gingen keine keimfähigen Früchte hervor. Hybriden zwischen *A. alpina* und *A. schleicheri* konnten unter den aufgezogenen Pflanzen keine identifiziert werden, obwohl zwei Pflanzen, bei denen es sich wahrscheinlich um solche handelt, im Feld gefunden wurden (*A. schleicheri* x *A. alpina* ? in Abb. 27 und 28).

Zusätzlich zu den in Tab. 20 aufgeführten Kreuzungsversuche, wurden einzelne Kreuzungen zwischen Arten der Alpina-Gruppe und *A. rupestris*, *A. capillaris*, *A. vinealis* und *A. canina* durchgeführt. Aus diesen Versuchen ging jedoch keine einzige Frucht hervor, die auf Kreuzbestäubung zurückgeführt werden kann. Möglicherweise spielt hier auch die unterschiedliche Tageszeit der Anthese eine gewisse Rolle (Kap. 5.4, Tab. 14).

Tabelle 20: Häufigkeitsverteilung des Anteils der Blüten mit ausgebildeten Früchten, Anzahl Blütenstände (ANZBS), Anteil insgesamt der Blüten mit ausgebildeten Früchten (INSGESAMT) und Keimfähigkeit der Früchte (GEKEIMTE). C: *A. curtisii*, A: *A. alpina*, S: *A. schleicheri*, AC und AS: Hybriden, SELBST: Selbstbestäubung, ++: Keimfähigkeit nicht quantitativ ermittelt.

		Anteil der Blüten mit ausgebildeten Früchten in %																		ANZ BS	INSGESAMT	GEKEIMTE		
ELT1 ♀	ELT2 ♂	0%	> 0	> 5	>10	>15	>20	>25	>30	>35	>40	>45	>50	>55	>60	>65	>70	>75	>80				>85%	
A	A	9	9	3	8	5	4	2	.	1	3	1	1	.	.	2	48	14.9%	55.7%	
A	C	4	1	2	3	.	3	3	.	.	1	.	1	1	19	15.5	73.0	
A	S	8	8	0.0	-	
C	A	5	6	3	2	16	3.7	94.0	
C	C	8	3	7	3	5	.	3	1	2	1	.	1	1	.	1	1	.	.	.	37	16.5	80.1	
C	S	9	1	10	0.0	0.0	
S	A	1	1	.	.	.	2	.	1	.	1	1	.	7	58.1	89.0	
S	C	.	.	1	1	.	2	.	.	.	1	1	1	.	1	.	8	54.0	77.1	
S	S	.	1	1	1	2	2	1	1	2	2	3	1	3	7	4	4	4	1	6	4	48	58.6	72.5
A	AS	2	2	0.0	-	
S	AS	1	2	.	.	1	.	4	64.7	91.2	
AS	A	1	1	2	0.7	0.0	
AS	S	2	2	4	1.8	75.0	
AS	AS	4	4	0.0	-	
C	AC	3	1	4	0.0	0.0	
AC	C	4	4	0.0	-	
A	SELBST	14	2	16	0.0	-	
C	SELBST	24	24	0.0	-	
S	SELBST	25	1	.	1	1	2	.	1	.	1	3	4	.	2	1	3	3	1	.	27	48.8	++	

6.4. Hybriden

Hybriden zwischen Arten der Alpina-Gruppe und anderen Arten der Gattung *Agrostis* wurden im Feld und unter den gesichteten Herbarbelegen nicht gefunden. Auch experimentell konnten solche nicht erzeugt werden. Interspezifische Kreuzungsversuche innerhalb der Alpina-Gruppe dagegen waren recht erfolgreich (vgl. Tab. 20).

Bei 12 der 77 F1-Pflanzen aus den Kreuzungsversuchen, die bis zur Anthese aufgezogen werden konnten, handelt es sich um Hybriden oder Rückkreuzungen. Die Hybriden zwischen *A. alpina* und *A. curtisii* sind an der intermediären Ausbildung der Blütenstände und Blätter (Abb. 29) eindeutig erkennbar. Hybriden zwischen *A. schleicheri* und *A. alpina* bzw. *A. curtisii* sind morphologisch kaum von *A. schleicheri* zu unterscheiden (Abb. 28 und 29), da sie drei Chromosomensätze von *A. schleicheri* und nur einen des diploiden Elters erhalten. Allen Hybriden gemeinsam ist jedoch das Merkmal der dünnen, sich nicht öffnenden Antheren. Bei der Unterscheidung zwischen den Selbstbestäubungsprodukten von *A. schleicheri* und den Hybriden wurde deshalb in zwei Schritten vorgegangen:

- Alle aus Früchten der Kreuzungen zwischen *A. schleicheri* und den beiden diploiden Arten aufgezogenen Pflanzen wurden daraufhin untersucht, ob sie Früchte und sich öffnende Antheren tragen.
- Pflanzen, auf welche dies nicht zutrifft, wurden morphologisch genauer untersucht (Blattbehaarung, Blattmorphologie).

Auf diese Weise konnten drei Hybriden zwischen *A. schleicheri* und *A. curtisii* identifiziert werden. Solche zwischen *A. schleicheri* und *A. alpina* wurden nicht entdeckt. Jedoch wurden zwei Individuen, bei denen es sich vermutlich um solche handelt, im Feld gefunden (vgl. Kap. 6.2).

Abb. 28 zeigt die Position der Hybriden im Diskriminanzraum der drei Elternarten. Die ihr zugrundeliegende kanonische Diskriminanzanalyse (vgl. Kap. 2.7) basiert auf der Datei AREAL, die eine einigermaßen repräsentative Stichprobe aus dem gesamten Areal der drei Arten beinhaltet, (vgl. Kap. 2.5). Die Hybriden dagegen wurden alle im Versuchsgarten aufgezogen (OVG). Da die Elternarten im Versuchsgarten nicht unter gleichen Bedingungen gehalten wurden (Kap. 2.1), kamen die Pflanzen aus dem Versuchsgarten als Basis für die Berechnung des Diskriminanzraumes nicht in Frage.

Die Hybriden zwischen *A. alpina* und *A. curtisii* sind in etwa intermediär. Sie sind den Artgenossen des weiblichen Elters meist ähnlicher als denjenigen des männlichen (Abb. 28). Die Hybriden und Rückkreuzungen mit *A. schleicheri* als der einen Elternpflanze sind meist von dieser Art kaum zu unterscheiden. In der kanonischen Diskriminanzanalyse (Abb. 28) wurde die Morphologie der grundständigen Blätter nicht berücksichtigt. Sie ist jedoch - wie Abb. 29 zeigt - bei den Hybriden zwischen *A. alpina* und *A. curtisii* ebenfalls intermediär. Bei den Hybriden zwischen der hexaploiden *A. schleicheri* und den beiden diploiden Arten ist die Gestalt der grundständigen Blätter ähnlich wie bei *A. schleicheri*, die Blattunterseite ist jedoch stärker behaart, besonders bei *A. schleicheri* x *A. curtisii*.

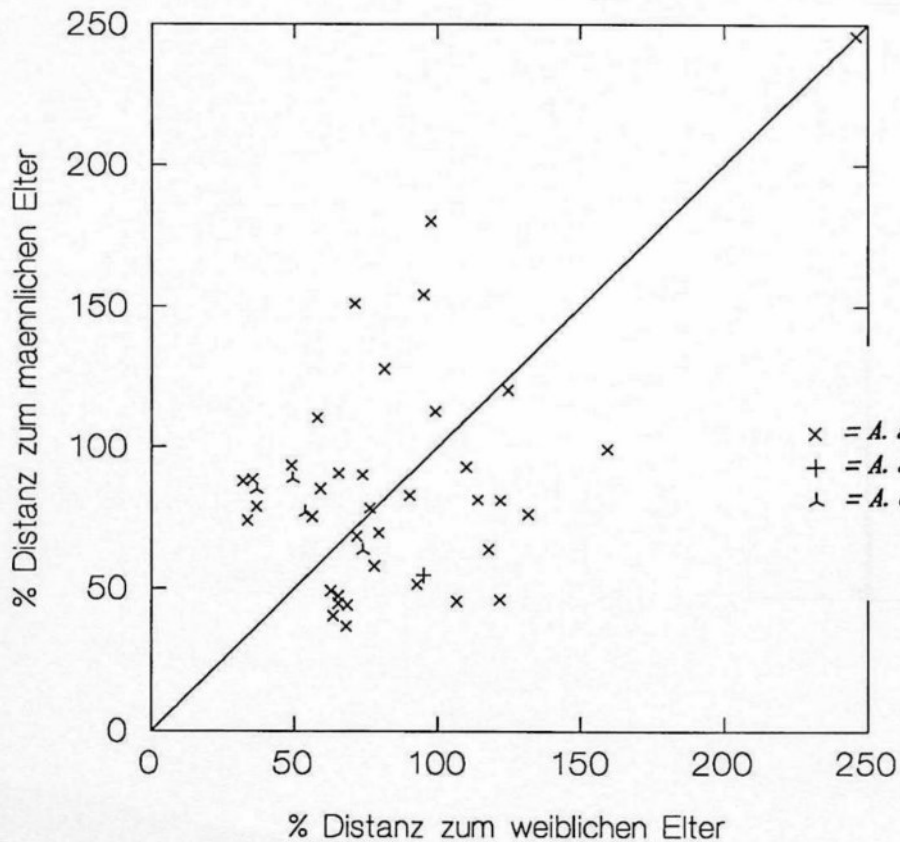
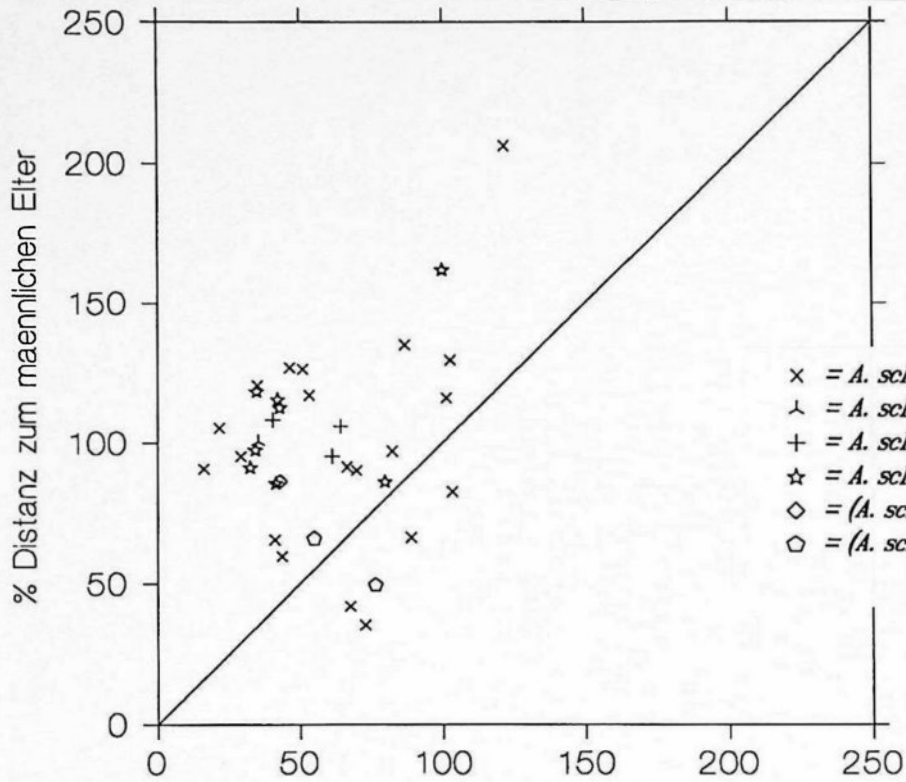


Abbildung 27: Distanzdiagramm für die F1 der Kreuzungen mit *A. schleicheri* bzw. *A. alpina* und *A. curtisii* als weiblichem Elter. Distanzmass: euklidische Distanz für die standardisierten Merkmale GLU, GLO, LE, PA, APG, CA, LS und GRL (Legende in Tab. 3). Aufgetragen ist das Verhältnis (in %) der Distanz zwischen F1-Pflanzen und Elternpflanzen zur Distanz zwischen den Elternpflanzen.

- *A. alpina* x *A. curtisii*
- △ *A. curtisii* x *A. alpina*
- *A. schleicheri* x *A. alpina* ?
- ◇ *A. schleicheri* x *A. curtisii*
- ⋈ (*A. schleicheri* x *alpina* ?) x *A. alpina*
- × (*A. schleicheri* x *alpina* ?) x *A. schleicheri*

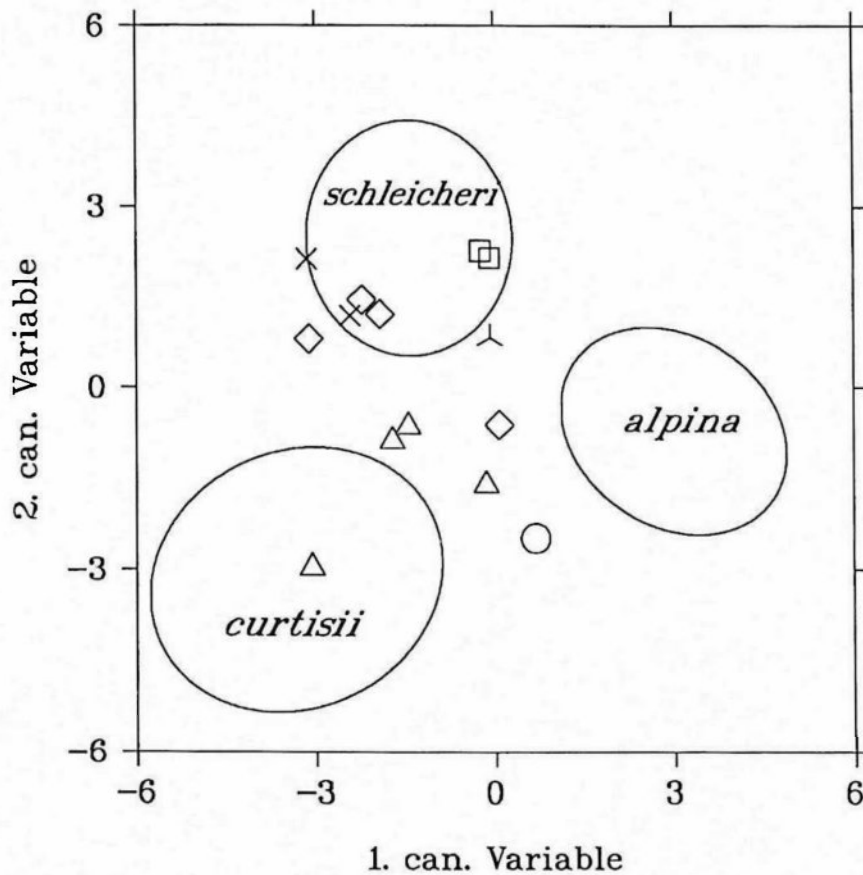


Abbildung 28: Position der Hybriden im Diskriminanzraum der drei Elternarten: Dargestellt ist die Position der Hybriden und Rückkreuzungen in der Ebene der 1. und 2. kanonischen Variable der Diskriminanzanalyse mit den Elternarten (Datensatz AREAL ohne Beobachtungen mit fehlenden Werten, vgl. Kap. 2.5) und den Merkmalen GLU, GLO, LE, PA, LSP, CA, APG, GRL, HL, BSL, LBSU, LBSZU, DKNOT, BL, LIG (Legende in Tab. 3, die Merkmale wurden logarithmisch transformiert). Anstelle der einzelnen Individuen ist für jede Elternart eine Konzentrationsellipse dargestellt, innerhalb der sich etwa 80 % der Punkte befinden.

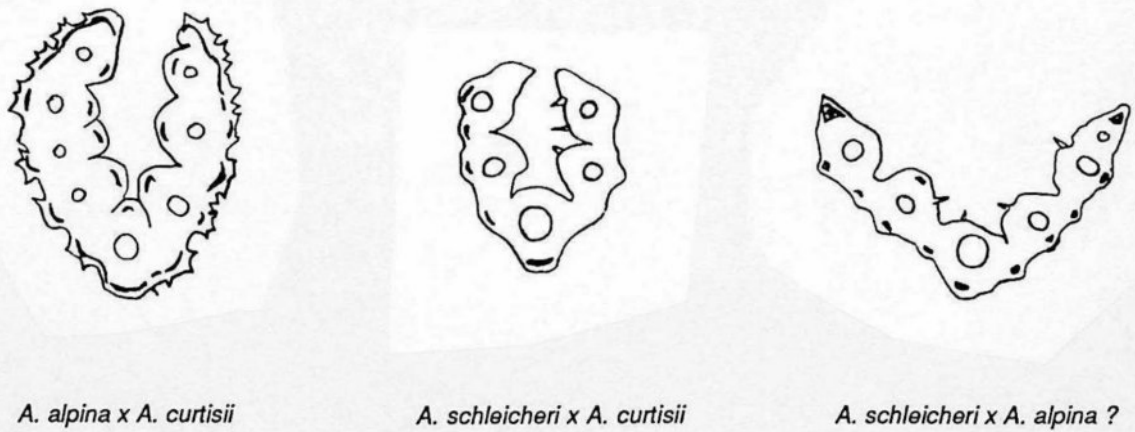
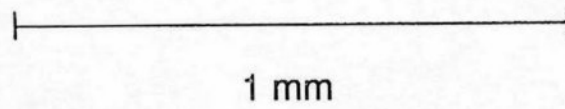
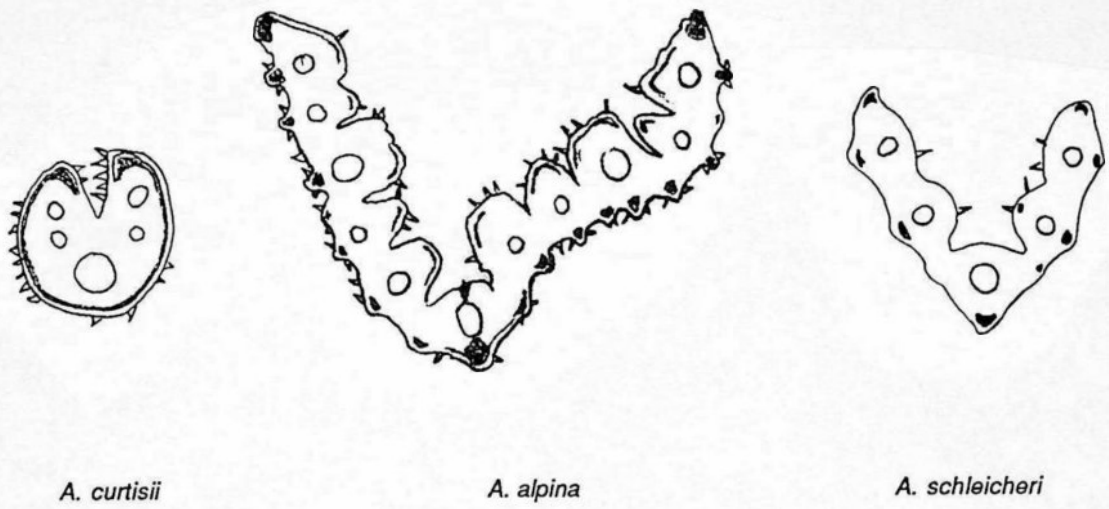


Abbildung 29: Querschnitte von grundständigen Blättern der Arten der Alpina-Gruppe und ihrer Hybriden.

7. Variabilität der drei Arten

7.1. Einleitung

Die Untersuchungen in diesem Kapitel basieren auf entliehenen Herbarbelegen und selbst gesammeltem Material (Populationsuntersuchungen). Die Zusammenstellung des Materials erfolgte mit dem Ziel, eine möglichst repräsentative Datenbasis für den morphologischen Artvergleich zu erlangen (Datei AREAL, vgl. Kap. 2.5). Das Idealziel, eine für die Variabilität jeder Art repräsentative Zufallsstichprobe, ist auf der Basis von entliehenem Herbarmaterial jedoch nicht erreichbar, da dieses kaum je in einer Weise gesammelt wird, die im statistischen Sinne zufällig genannt werden könnte. Gewöhnlich werden grössere, gut gewachsene Exemplare von leicht zugänglichen Standorten bevorzugt. Statistische Parameter zu den Gesamtstichproben der einzelnen Arten (Mittelwerte, Quantile, Standardabweichungen sowie Regressionskoeffizienten) sollten dadurch aber nicht allzusehr beeinflusst werden.

Das methodische Vorgehen bei der Durchführung der Messungen ist in Kap. 2.6 beschrieben. Dort ist auch eine ausführliche Legende zu den einzelnen Merkmalen zu finden (Tab. 3.). Für die Messungen wurde von jedem Herbarbeleg jeweils der grösste einigermassen vollständige Halm ausgewählt (vgl. Kap. 5.1). Die Ergebnisse gelten deshalb nur für die zuerst aufblühenden, grösseren Halme und nicht für die später blühenden und in ihrer Entwicklung oftmals gehemmten Blütenstände.

7.2. Morphologischer Vergleich der drei Arten

Grundlage für den Vergleich der drei Arten bildet die Zusammenstellung in Tab. 21. Für die metrischen Merkmale ist zumeist der Median sowie das 10 % und 90 % Perzentil angegeben. Innerhalb des Bereichs zwischen 10 % und 90 % Perzentil befinden sich 80 % aller Werte der jeweiligen Art. Als Mass für die Artunterschiede, die durchwegs hoch signifikant sind, ist zudem der F-Wert der Varianzanalyse aufgeführt. Zur visuellen Beurteilung der Artunterschiede können auch Abb. 32a-e herangezogen werden. Da sich die bivariaten Verteilungen der drei Arten meist stark überschneiden, ist in diesen Abbildungen für jede Art ein separates Diagramm enthalten. Nur die Konzentrationsellipsen (Wilkinson 1988b), die etwa 80 % der Beobachtungen einer Art einschliessen, sind als Referenzlinien in allen drei Diagrammen einer Abbildung aufgeführt.

Tabelle 21: Vergleich von *A. curtisii*, *A. alpina* und *A. schleicheri*. Zu den meisten metrischen Merkmalen wird der Median sowie das 10 % und 90 % Perzentil (in Klammern) angegeben, manchmal nur das 10 % und 90 % Perzentil (ABSU, ABSZU, MAXBL). Die Varianzanalyse wurde an den logtransformierten Daten vorgenommen. Die Angaben zur Stomatallänge basieren Material von den Populationsstandorten, diejenigen zum Pollendurchmesser und zur Blütenzahl von *A. curtisii* auf Material aus dem Versuchsgarten.

Merkmal	Abkürzung	<i>Agrostis curtisii</i> (n = 132)	<i>Agrostis alpina</i> (n = 217)	<i>Agrostis schleicheri</i> (n = 192)	Artunterschiede (ANOVA)		
					F-Wert	n	p
Länge der unteren Hüllspelze (mm)	GLU	(3,09-) 3,59 (-4,02)	(3,24-) 3,76 (-4,32)	(3,64-) 4,20 (-4,73)	110,3	541	****
Länge der oberen Hüllspelze (mm)	GLO	(2,63-) 3,06 (-3,51)	(2,67-) 3,12 (-3,59)	(3,34-) 3,76 (-4,20)	230,7	541	****
Länge der Deckspelze (mm)	LE	(2,02-) 2,26 (-2,56)	(2,30-) 2,61 (-2,88)	(2,54-) 2,81 (-3,11)	230,5	541	****
Länge der Vorspelze (mm)	PA	(0,61-) 0,77 (-0,93)	(0,66-) 0,77 (-0,91)	(1,01-) 1,15 (-1,32)	582,6	541	****
Länge der herausragenden Enden der lateralen Lemmanerven (mm)	LSP	(0,11-) 0,21 (-0,33)	(0,16-) 0,31 (-0,48)	(0,24-) 0,38 (-0,67)	99,5	541	****
Länge der Callushaare (mm)	CA	(0,57-) 0,72 (-0,85)	(0,50-) 0,60 (-0,71)	(0,70-) 0,85 (-1,02)	325,0	541	****
Ansatzpunkt der Granne (mm)	APG	(0,24-) 0,30 (-0,38)	(0,27-) 0,36 (-0,49)	(0,30-) 0,37 (-0,44)	51,9	541	****
Grannenlänge (mm)	GRL	(3,15-) 3,70 (-4,27)	(4,08-) 4,76 (-5,35)	(4,63-) 5,29 (-5,98)	448,0	541	****
Fruchtlänge (mm)	SA	(1,28-) 1,45 (-1,73)	(1,39-) 1,65 (-1,78)	(1,58-) 1,89 (-2,13)	83,3	184	****
Fruchtgewicht (mg)	SG	(0,09-) 0,11 (-0,13)	(0,13-) 0,16 (-0,22)	(0,09-) 0,12 (-0,17)	26,6	87	****
Antherenlänge (mm)	AL	(1,35-) 1,58 (-1,89)	(1,65-) 1,89 (-2,23)	(1,39-) 1,72 (-2,02)	48,4	327	****
Pollendurchmesser (µm)	PO	(21-) 23 (-24)	(22-) 23 (-24)	(28-) 29 (-39)	221,8	65	****
Ausbildung des Trichodiumnetzes	TN	Rippen breit und deutlich (Typ I-II nach Widen 1971)	Rippen schmal und undeutlich (Typ III nach Widen 1971)	Rippen breit und deutlich (Typ I-II nach Widen 1971)			
Behaarung der Pedicelli	PED	mässig bis stark	schwach bis stark	schwach bis mässig			
Blütenstandsform nach Anthese	BSF	zusammengezogen	ausgebreitet	zusammengezogen			
Länge des Blütenstandes (mm)	BSL	(64-) 83 (-105)	(32-) 44 (-55)	(49-) 62 (-78)	426,0	539	****
Länge der untersten Blütenstandsäste (mm)	LBSU	(23-) 31 (-41)	(15-) 22 (-28)	(19-) 29 (-39)	106,4	522	****
Zahl der untersten Blütenstandsäste	ABSU	>5	2 - 5	2 - 5			
Länge der zweitunt. Blütenstandsäste (mm)	LBSZU	(20-) 26 (-35)	(14-) 19 (-25)	(20-) 25 (-33)	112,5	533	****
Zahl der zweituntersten Blütenstandsäste	ABSZU	>5	2 - 4	2 - 3			
Distanz zwischen 1. und 2. Knoten (mm)	DKNOT	(12-) 19 (-26)	(6-) 10 (-14)	(9-) 14 (-21)	188,0	536	****
Anzahl Blüten pro Blütenstand	ANZBL	(ca. 80-400)	(35-) 59 (-95)	(31-) 61 (-108)			
Halmhöhe (inklusive Blütenstand) (mm)	HL	(363-) 510 (-668)	(134-) 205 (-285)	(205-) 290 (-388)	448,7	531	****
Stomatallänge am Halm (µm)	STO	(24-) 27 (-30)	(23-) 27 (-36)	(30-) 34 (-38)	292,9	421	****
Länge des obersten Halmblattes (mm)	BL	(14-) 28 (-49)	(15-) 25 (-43)	(22-) 32 (-49)	17,6	529	****
Ligulallänge des obersten Halmblattes (mm)	LIG	(2,53-) 3,60 (-4,56)	(2,64-) 3,50 (-4,16)	(2,23-) 3,09 (-3,94)	21,8	499	****
max. Länge der grundständigen Blätter (mm)	MAXBL	80 - 230	40 - 120	70 - 180	79,1	464	****
Blattform	BF	borstig	gefaltet, gerollt, selten flach	gefaltet			
Behaarung der grundständigen Blätter	BH	Blattunterseite dicht borstig behaart	Blattunterseite dicht borstig behaart	Blattunterseite nur an Blattspitze behaart			
Habitus		dichte Horste	dichte bis lockere Horste	dichte Horste			
Ausläufer		keine Stolonen und Rhizome	keine Stolonen, manchmal mit kurzen Rhizomen	keine Stolonen und Rhizome			

Aehrchen

Am stärksten unterscheiden sich die drei Arten in der Grannenlänge (GRL), der Länge der Callushaare (CA) und der Vorspelze (PA). Bei *A. schleicheri* sind diese Organe (auch relativ zur Deckspelze) am grössten (Abb. 32). *Agrostis alpina* besitzt die kürzesten Callushaare (CA) und im Vergleich zur Deckspelze die kleinste Vorspelze (PA). Bei *A. curtisii* ist die Granne deutlich kürzer als bei den anderen beiden Arten.

Wie Abb. 30 und Tab. 24 zeigen, lassen sich die drei Arten multivariat in bezug auf die Aehrchenmerkmale gut voneinander trennen. Die Mahalanobisdistanzen zwischen den drei Arten sind etwa gleich (Tab. 22). In den Proportionen der Aehrchenmerkmale stehen sich *A. schleicheri* und *A. curtisii* am nächsten, währenddem in bezug auf die Aehrchengrösse sich *A. alpina* und *A. schleicheri* am ähnlichsten sind (Abb. 31).

Die Antheren sind bei *A. schleicheri* - relativ zur Aehrchengrösse - deutlich kleiner als bei den beiden diploiden Arten (Abb. 32d). Dies entspricht der allgemein zu beobachtenden Tendenz in der Sektion *Agrostis*, nach der die Antheren mit zunehmendem Ploidiegrad kürzer werden (vgl. Kap. 3.3). Die umgekehrte Beziehung ist beim Pollendurchmesser festzustellen (PO, Tab. 21). Allerdings entspricht die Zunahme keiner Verdreifachung des Volumens, wie aufgrund der Chromosomenzahl (7 gegenüber 21) für Neopolyploidie zu erwarten wäre (Stebbins 1971), sondern nur einer Verdoppelung. Dies deutet daraufhin, dass *A. schleicheri* ältern Ursprungs ist und sich der DNA-Gehalt der Zellen seit ihrer Entstehung schon etwa um einen Drittel verringert hat (Levin 1983). Dafür spricht auch die Beobachtung, dass bei anderen Arten der Gattung *Agrostis* Chromosomenzahl und Zellvolumen zueinander proportional sind (Pollen- und Stomatagrösse verschiedener Chromosomenrassen von *A. rupestris*, Björkman 1960, Stomatagrösse von Arten der Sektion *Vilfa* und der Canina-Gruppe).

Das Trichodiumnetz ist bei *A. curtisii* und *A. schleicheri* stark ausgebildet, wie dies für Arten der Sektion *Agrostis* typisch ist. *Agrostis alpina* besitzt demgegenüber ein zwar vollständiges, aber nur schwach ausgebildetes Netz mit dünnen Rippen. In der Behaarung und der Textur der Lemma unterscheiden sich die drei Arten nicht.

Unterschiede in der Färbung der Hüllspelzen sind hauptsächlich eine Folge unterschiedlicher Sonneneinstrahlung und somit kaum genetisch bedingt. Im Versuchsgarten, bei gleichen Lichtverhältnissen, sind zwischen verschiedenen Populationen der gleichen Art keine Unterschiede erkennbar. Auch die Unterschiede zwischen den Arten sind gering: die Färbung ist bei *A. alpina* etwas intensiver als bei *A. curtisii* und *A. schleicheri*. Für taxonomische Zwecke ist dieses Merkmal wertlos.

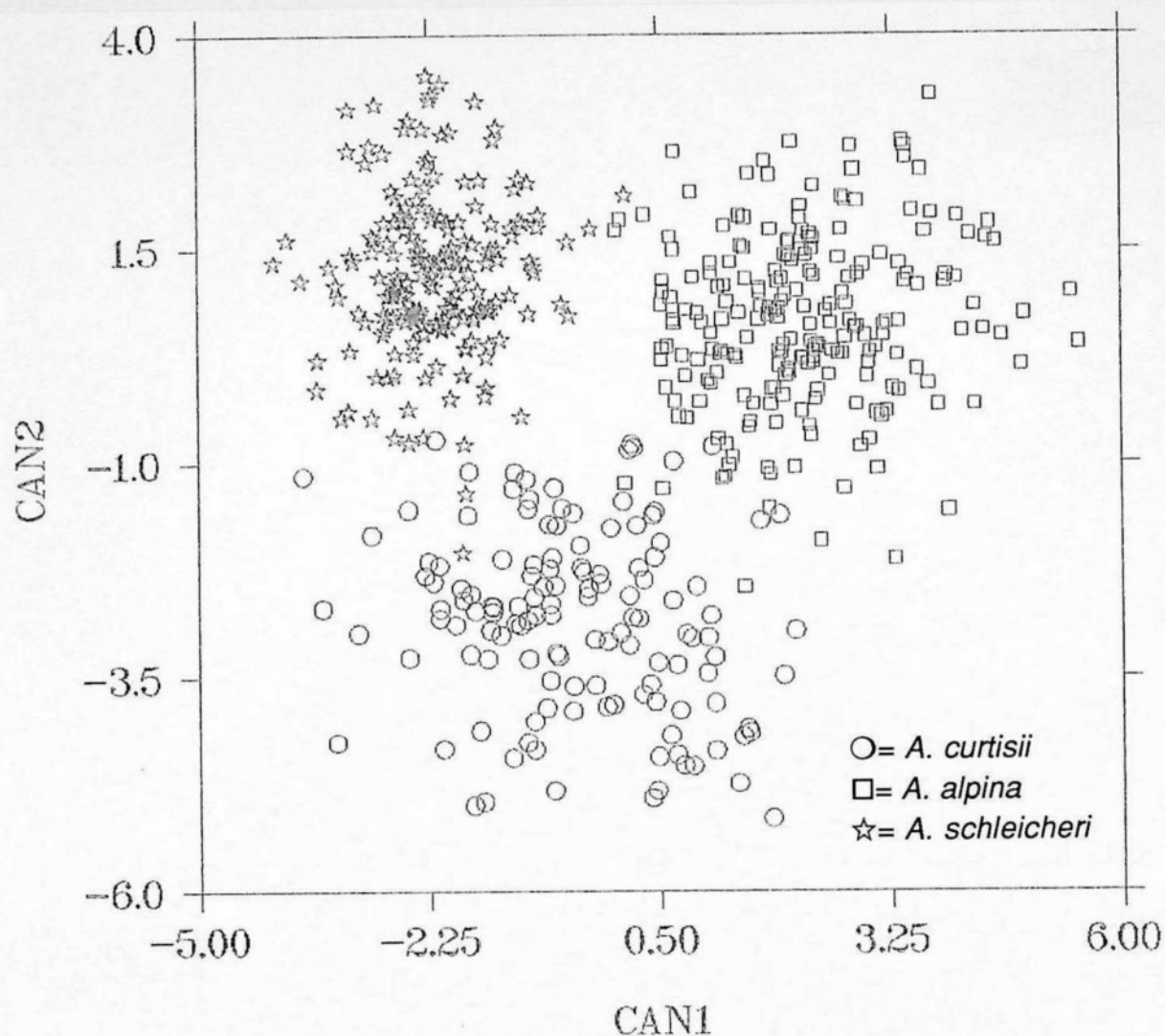


Abbildung 30: Streudiagramm der ersten beiden kanonischen Variablen der Diskriminanzanalyse mit den Aehrchenmerkmalen (GLU, GLO, LE, PA, CA, LSP, APG, GRL). Die erste kanonische Variable (CAN1) entspricht dem Verhältnis von GLO, PA und CA zur Aehrchengrösse, die zweite (CAN2) etwa der Aehrchengrösse.

Blütenstand

In bezug auf die Blütenstandsmerkmale bestehen die grössten Unterschiede zwischen *A. alpina* und *A. curtisii*. *A. schleicheri* ist etwa intermediär (Tab. 22). Die Blütenstände von *A. alpina* ziehen sich im Gegensatz zu den anderen beiden Arten nach der Anthese nicht zusammen und sind zudem im Mittel am kleinsten. Diejenigen von *A. curtisii* sind etwa doppelt so lang und tragen etwa 4mal so viele Aehrchen wie bei *A. schleicheri* und *A. alpina* (Tab. 21, ANZBL). Die Behaarung der Pedicelli ist bei *A. curtisii* am ausgeprägtesten und bei *A. schleicheri* am schwächsten. Die Unterschiede sind jedoch eher gering.

Halm und vegetative Merkmale

In den Halmmerkmalen und der maximalen Länge der grundständigen Blätter unterscheidet sich *A. curtisii* deutlich von *A. alpina* und *A. schleicheri*. Die Unterschiede in der Blattform sind so gravierend, dass ein quantitativer Artvergleich nicht mehr sinnvoll ist (vgl. Abb. 29).

A. alpina kann sich vegetativ durch verzweigte, wurzelschlagende, unterirdische Ausläufer verbreiten (ähnlich *A. capillaris*, Söyrinki 1954). Die dicht horstförmige *A. curtisii* wächst in isolierten Horsten oder bildet geschlossenen Rasen (Philipson 1937). *Agrostis schleicheri* zeigt kaum vegetative Vermehrung und bildet keine unterirdischen Ausläufer.

Die Stomatalänge am Halm (STO) beträgt bei den beiden diploiden Arten im Mittel 27 µm, bei der hexaploiden *A. schleicheri* dagegen 34 µm. Dies entspricht ungefähr einer Verdoppelung des Zellvolumens und nicht einer Verdreifachung, wie aufgrund der Chromosomenzahlen zu erwarten wäre. Die gleiche Beobachtung wurde auch beim Pollendurchmesser gemacht (Kap. 7.2). Im Gegensatz zur Alpina-Gruppe ist bei den von Widén (1971) untersuchten Arten der Canina-Gruppe und der Sektion *Vilfa* (vgl. Tab. 6) das Zellvolumen der Spaltöffnungen etwa proportional zur Stomatalänge. Dasselbe gilt auch für verschiedene Chromosomenrassen von *A. rupestris* (Björkman 1960).

Tabelle 22: Mahalanobisdistanzen zwischen den Arten in bezug auf Aehrchen- und Blütenstandsmerkmale. Die Distanzberechnung basiert auf der gepoolten Kovarianzmatrix der Arten. Die Merkmale wurden logarithmisch transformiert. Die Distanzen sind alle hochsignifikant. (Merkmalsabkürzungen siehe Tab. 3).

Aehrchenmerkmale (GLU, GLO, LE, PA, LSP, CA, APG, GRL):

<i>A. curtisii</i>	-	<i>A. alpina</i>	4.42
<i>A. curtisii</i>	-	<i>A. schleicheri</i>	4.37
<i>A. alpina</i>	-	<i>A. schleicheri</i>	4.42

Blütenstandsmerkmale (BSL, LBSU, LBSZU, DKNOT):

<i>A. curtisii</i>	-	<i>A. alpina</i>	3.78
<i>A. curtisii</i>	-	<i>A. schleicheri</i>	2.18
<i>A. alpina</i>	-	<i>A. schleicheri</i>	1.86

Diagnostisch wichtige Merkmale

In Tab. 23 sind die diagnostisch wichtigen Merkmale aufgeführt, anhand dieser sich die drei Arten der Alpina-Gruppe voneinander unterscheiden lassen. Die Unterschiede zu anderen Arten der Gattung *Agrostis* werden in Kap. 3 besprochen. Die Angaben in Tab. 23 beziehen sich auf die zuerst aufblühenden grösseren Halme einer Pflanze (vgl. Kap. 2.6). Am besten geeignet zur Unterscheidung der drei Arten ist die Morphologie der grundständigen Blätter (vgl. Abb. 29). Weitere wichtige Merkmale sind die Form und Grösse der Blütenstände. Anhand der Aehrchenmerkmale lassen sich die 3 Arten univariat nicht eindeutig voneinander trennen (vgl. Tab. 21 und Abb 32).

Tabelle 23: Diagnostisch wichtige morphologische Merkmale. In der Spalte 'Trennung' ist vermerkt, zur Unterscheidung welcher Arten die Merkmale geeignet sind (C: *curtisii*, A: *alpina*, S: *schleicheri*, Merkmalsabkürzungen siehe Tab. 3).

	Trennung	<i>A. curtisii</i>	<i>A. alpina</i>	<i>A. schleicheri</i>
Gestalt der grundständigen Blätter (BF, BH, Querschnitt)	C / A / S	Blätter borstenförmig, unterseits dicht behaart (rau), im Querschnitt rund bis oval mit einem meist durchgehenden Sklerenchym unterhalb der abaxialen Epidermis	Blätter gefaltet oder gerollt, gelegentlich (bei guter Wasserversorgung) auch flach, abaxial dicht behaart (rau), mit 5-13 (meist 7) Rippen. Sklerenchym ober- und unterhalb der Leitbündel sowie dazwischen	Blätter gefaltet, auf der abaxialen Seite nur an der Blattspitze behaart, sonst glatt, mit 3-7 (meist 5) Rippen. Sklerenchym nur ober- und unterhalb der Leitbündel sowie gelegentlich dazwischen
Blütenstand (BSL, BSF, ANZBL, ABSU, ABSZU)	C (/) S / A	nach der Anthese zusammengezogen, meist länger als 65 mm, mit mehr als 80 Aehrchen und mehr als 5 Aesten 1. Ordnung am untersten und zweituntersten Knoten	bleibt nach der Anthese ausgebreitet. Er ist meist kürzer als 55 mm und trägt weniger als 100 Aehrchen. Am untersten und zweituntersten Knoten entspringen nur 1-5 Aeste 1. Ordnung	nach der Anthese zusammengezogen, meist kürzer als 80 mm mit weniger als 110 Aehrchen. Am untersten und zweituntersten Knoten entspringen nur 1-5 Aeste 1. Ordnung
Halm (inklusive Blütenstand, HL)	C / A / S	meist länger als 360 mm, meist ohne Knick	meist kürzer als 290 mm, ohne Knick	meist kürzer als 390 mm, mit Knick am untersten Knoten
Palealänge (PA)	C A / S	meist kürzer als 0.95 mm	meist kürzer als 0.95 mm	meist länger als 1.0 mm
Grannenlänge (GRL)	C / S (A)	meist kürzer als 4.3 mm	meist länger als 4.1 mm	meist länger als 4.6 mm
Callushaarlänge (CA)	A / S	etwa 0.55 bis 0.9 mm	meist kürzer als 0.7 mm	meist länger als 0.7 mm
Trichodiumnetz (TN)	A / C S	Rippen breit und deutlich	schmal und undeutlich	breit und deutlich

Tabelle 24: Diskriminanzanalyse zur Unterscheidung der drei Arten der Alpina-Gruppe anhand der Aehrchenmerkmale (untransformiert). Schätzung der Diskriminanzfunktionen mittels der logistischen Regression. Lernstichprobe: n=704 (*A. alpina*: 262, *A. schleicheri*: 262, *A. curtisii*: 180), Teststichprobe: n=646.

Diskriminanzfunktionen zur Trennung der drei Arten:

$$D1 = -8.26 - 8.93 \text{ GLO} + 9.27 \text{ LE} - 1.58 \text{ PA} - 30.02 \text{ CA} + 8.31 \text{ GRL}$$

$$D2 = -23.65 - 0.98 \text{ GLO} - 1.97 \text{ LE} + 12.60 \text{ PA} - 10.06 \text{ CA} + 6.40 \text{ GRL}$$

Aus D1 und D2 lassen sich die Wahrscheinlichkeiten für die Zugehörigkeit zu einer der drei Arten wie folgt berechnen (e: Basis des natürlichen Logarithmus):

$$P_{alpina} = e^{D1} / (1 + e^{D1} + e^{D2})$$

$$P_{schleicheri} = e^{D2} / (1 + e^{D1} + e^{D2})$$

$$P_{curtisii} = 1 - P_{alpina} - P_{schleicheri}$$

Ein zu identifizierendes Aehrchen wird derjenigen Art zugeordnet, für die sich aus der Diskriminanzanalyse die grösste Wahrscheinlichkeit (p) ergibt. Insgesamt werden 95% der Aehrchen der Teststichprobe richtig bestimmt.

Klassifikation der Aehrchen in der Teststichprobe:

geschätzte Zuordnung aufgrund der Diskriminanzanalyse

beobachtete Zuordnung	<i>A. alpina</i>	<i>A. schleicheri</i>	<i>A. curtisii</i>	TOTAL
<i>A. alpina</i>	228	2	9	239
%	95	1	4	
<i>A. schleicheri</i>	8	208	5	221
%	4	94	2	
<i>A. curtisii</i>	5	5	176	186
%	3	3	95	
TOTAL	241	215	190	646

Multivariat dagegen - mit Hilfe sogenannter Diskriminanzfunktionen - ist auch mit diesen Merkmalen eine fast fehlerlose Identifikation möglich (Abb. 30, Tab. 24). Die Diskriminanzfunktionen in Tab. 24 wurden mittels der logistischen Regression berechnet (unabhängige Variable besteht aus drei Kategorien). Literaturhinweise dazu sind in Kap. 2.7 zu finden. Die Berechnungen basieren auf der Datei AREAL (Kap. 2.5), die zufällig in zwei etwa gleiche Teile geteilt wurde: Eine Lernstichprobe zur Berechnung der Diskriminanzfunktionen sowie eine Teststichprobe zur Abschätzung des Anteils der richtig identifizierten Pflanzen.

Die Diskriminanzfunktionen in Tab 24 können z.B. eingesetzt werden zur Überprüfung der Artzugehörigkeit von Fruchtproben. In den meisten Proben sind einzelne vollständige Aehrchen enthalten, an denen alle für die Berechnung der Diskriminanzfunktionen benötigten Merkmale gemessen werden können (vgl. Kap. 2.6 und Abb. 7). Sind keine Aehrchen mit Hüllspelzen vorhanden, so kann die Länge der oberen Hüllspelze (GLO), die in der Diskriminanzfunktion enthalten ist, wie folgt geschätzt werden: $EGLO = a + b \cdot LE$, wobei die Regressionsparameter (a: Achsenschnittpunkt, b: Steigung der Regressionsgeraden) für *A. alpina* $a=0.29$ und $b=1.079$, für *A. schleicheri* $a=0.909$ und $b=1.008$ und für *A. curtisii* $a=0.476$ und $b=1.143$ betragen. Mit EGLO anstelle GLO beträgt der Anteil der richtig bestimmten Aehrchen in der Teststichprobe immer noch 95%.

Die Halme von *A. schleicheri* weisen am untersten sichtbaren Knoten einen deutlichen Knick auf, wohl in Anpassung an die meist starke Neigung ihres Standortes. Auch bei anderen an Felsen vorkommenden Gramineen ist ein solcher Knick vorhanden (z.B. *Calamagrostis varia*). An stark beschatteten oder an stark geneigten Standorten wachsende Pflanzen von *A. curtisii* besitzen ebenfalls einen Knick am untersten Knoten des Halmes. Im Versuchsgarten ist bei allen Pflanzen von *A. schleicheri* ein Knick vorhanden, währenddem ein solcher hier bei *A. curtisii* nur selten und bei *A. alpina* nie beobachtet wurde.

Gemäss Björkman (1960) und Romero García et al. (1988) soll die Ausbildung des Trichodiumnetzes (TN, vgl. Kap. 2.6) auf der Lemma bei *A. alpina* dem Typ I von Widén (1971) entsprechen (Rippen des Netzes breit und deutlich). Meine Untersuchungen ergaben jedoch, dass das Netz bei *A. alpina* zwar vollständig ausgebildet ist, dessen Rippen im Gegensatz zu den anderen beiden Arten der Alpina-Gruppe jedoch nur schmal und undeutlich sind.

Als diagnostisches Merkmal zur Unterscheidung von *A. alpina* und *A. schleicheri* wird in Bestimmungsbüchern häufig die Färbung der Hüllspelzen verwendet, die bei *A. alpina* meist rot und bei *A. schleicheri* häufig grün ist. Es zeigte sich jedoch, dass die Ausprägung dieses Merkmals hauptsächlich standortsbedingt ist. Die Unterschiede zwischen den beiden Arten ergeben sich dadurch, dass *A. alpina* meist an besonnten und *A. schleicheri* häufig an schattigen Standorten angetroffen wird.

7.3. Artunterschiede in der Variabilität

Artunterschiede in der Variabilität sind nur für die Aehrchenmerkmale nachweisbar (Tab. 25): die diploiden Arten *A. curtisii* und *A. alpina* ($2n=14$) besitzen variabelere Aehrchen als die hexaploide *A. schleicheri* ($2n=42$). Wie aus der Hauptkomponentenanalyse mit der Korrelationsmatrix innerhalb der Arten hervorgeht (Abb. 31), bestehen die Unterschiede hauptsächlich in der grössenunabhängigen (FAK2-4) und weniger in der grössenabhängigen Varianz (FAK1).

In bezug auf die Halmmerkmale und die Merkmale des vegetativen Bereichs sind keine Variabilitätsunterschiede zwischen den Arten zu verzeichnen (Tab. 25).

7.4. Merkmalsbeziehungen

Die Anordnung in Tab. 26-28 wurde so gewählt, dass bezüglich der Korrelation ähnliche Merkmale soweit als möglich benachbart sind.

Die Aehrchenmerkmale sind untereinander eng korreliert. Die Grösse der Korrelationskoeffizienten widerspiegelt die positionelle Verwandtschaft und funktionelle Abhängigkeiten zwischen den Merkmalen. So sind die Hüllspelzen (GLO, GLU) untereinander enger korreliert als mit der Deck- und Vorspelze und die Lemmaspitze (LSP) ist am engsten mit der Grannenlänge korreliert. Grannenlänge (GRL) und Lemmaspitze (LSP) stehen dagegen in rel. enger funktioneller Beziehung zu den Hüllspelzen. Ihre Korrelation mit diesen Organen ist grösser als mit der Deckspelze, der sie positionell näher stehen.

Die Korrelationen zwischen den Aehrchenmerkmalen sind bei *A. alpina* oft geringer als bei *A. schleicheri*. Dies gilt für die Palealänge, die Länge der Callushaare, und die Länge der herausragenden Nervenenden an der Lemmaspitze. Der Ansatzpunkt der Granne dagegen ist bei *A. curtisii* wesentlich enger mit der Lemmalänge korreliert als bei den anderen beiden Arten (Abb. 32c).

Zwischen den Aehrchenmerkmalen und den Blütenstands- und Sprossmerkmalen bestehen bei *A. curtisii* abgesehen von MAXBL keine nennenswerten Beziehungen. Demgegenüber sind die Spelzen- und Grannenlängen von *A. alpina* und *A. schleicheri* positiv mit der Grösse der Pflanze korreliert.

Tabelle 25: Unterschiede in der Variabilität zwischen den drei Arten. Angegeben ist jeweils der Mittelwert und die Standardabweichung (s) der logarithmisch transformierten Daten. Für jede der drei Merkmalsgruppen wurden die Unterschiede mittels einer multivariaten Variante des Levene-Tests geprüft (vgl. Kap. 2.7). MDIST: mittlere euklidische Distanz zum Artzentroid, KW: Teststatistik des Kruskal-Wallis-Testes mit den Einzeldistanzen zum jeweiligen Artzentroid, zu den übrigen Abkürzungen vgl. Tab. 5.

Aehrchenmerkmale:						
Merkmal	<i>A. curtisii</i>		<i>A. alpina</i>		<i>A. schleicheri</i>	
	Mittel	s	Mittel	s	Mittel	s
GLU	0.549	0.044	0.575	0.047	0.622	0.044
GLO	0.485	0.045	0.493	0.046	0.574	0.039
LE	0.354	0.042	0.417	0.039	0.450	0.038
PA	-0.118	0.073	-0.110	0.055	0.062	0.045
LSP	-0.713	0.210	-0.548	0.205	-0.405	0.164
CA	-0.152	0.063	-0.227	0.060	-0.071	0.063
APG	-0.525	0.081	-0.439	0.098	-0.438	0.066
GRL	0.565	0.050	0.675	0.046	0.725	0.047
Test nach Levene:						
MDIST	0.222		0.230		0.191	
KW= 13.0, FG= 2, p< 0.005						
Blütenstandsmerkmale:						
Merkmal	<i>A. curtisii</i>		<i>A. alpina</i>		<i>A. schleicheri</i>	
	Mittel	s	Mittel	s	Mittel	s
BSL	1.913	0.092	1.631	0.094	1.792	0.084
LBSU	1.480	0.110	1.322	0.108	1.444	0.122
LBSZU	1.415	0.096	1.283	0.102	1.406	0.090
DKNOT	1.261	0.132	0.966	0.138	1.131	0.147
Test nach Levene:						
MDIST	0.185		0.193		0.197	
KW= 1.28, FG= 2, p> 0.1						
Halm und grundständige Blätter:						
Merkmal	<i>A. curtisii</i>		<i>A. alpina</i>		<i>A. schleicheri</i>	
	Mittel	s	Mittel	s	Mittel	s
HL	2.697	0.099	2.298	0.139	2.453	0.108
BL	1.431	0.222	1.403	0.180	1.507	0.142
LIG	0.544	0.116	0.528	0.082	0.482	0.093
MAXBL	1.127	0.169	0.870	0.188	1.020	0.173
Test nach Levene:						
MDIST	0.278		0.268		0.241	
KW= 3.84, FG= 2, p> 0.1						

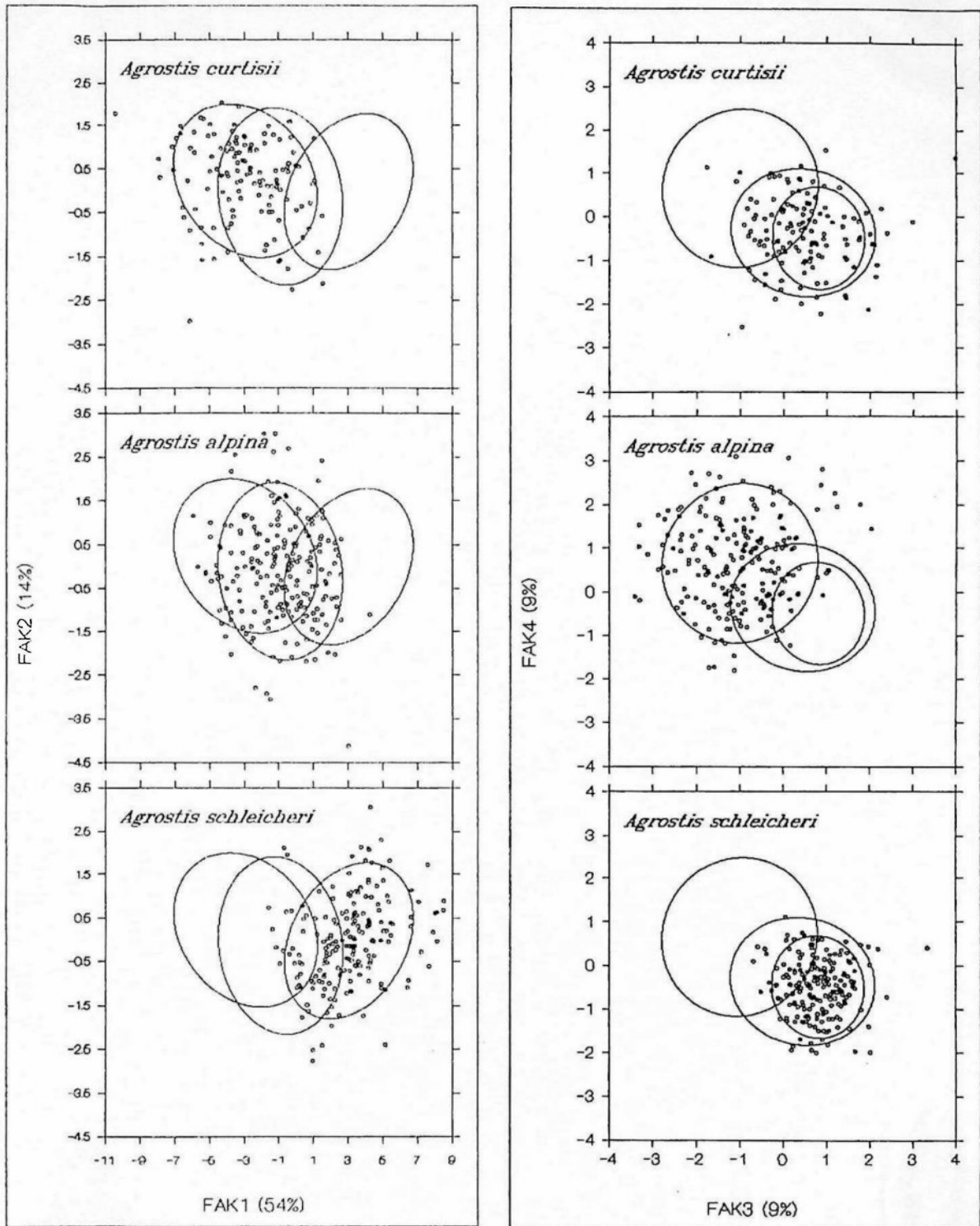


Abbildung 31: Hauptkomponentenanalyse mit der gepoolten Korrelationsmatrix innerhalb der Arten ("within group correlation matrix"). Der 1. Faktor (FAK1) kann als Aehrchengröße interpretiert werden. Die weiteren Faktoren (FAK2-4) widerspiegeln Formunterschiede (hauptsächlich APG, LSP und CA). Innerhalb der Konzentrationsellipsen befinden sich etwa 80% der Beobachtungen der jeweiligen Art.

Die Abhängigkeit der Aehrchenmerkmale von der Aehrchengrösse wurde mit Hilfe der Regressionsrechnung der logarithmisch transformierten Merkmale untersucht. Als Mass für die Aehrchengrösse wurde die Lemmalänge verwendet, da diese die grösste multiple Korrelation mit den übrigen Merkmalen aufweist und am engsten mit dem 1. Faktor der Hauptkomponentenanalyse mit der gepoolten Korrelationsmatrix der drei Arten korreliert ist (Abb. 31). Die Resultate dieser Auswertungen sind in Tab. 29 zusammengestellt. Steigungen (SL), die nicht signifikant von 1 abweichen, kennzeichnen eine isometrische Beziehung, solche, die kleiner sind als 1 eine negativ allometrische und solche, die grösser sind als 1 eine positiv allometrische Beziehung (d.h. eine überproportionale "Zunahme" gegenüber der Grösse). Signifikante Artunterschiede in der Grössenabhängigkeit sind für die Merkmale CA, APG und AL festzustellen (vgl. Abb. 32). Bei GLO ist zwar die Steigung nicht signifikant verschieden von 1, dafür besteht ein hochsignifikanter Unterschied im Achsenschnittpunkt, der darauf zurückzuführen ist, dass GLO bei *A. alpina* gegenüber LE im Mittel kleiner ist als bei den übrigen Arten (vgl. Abb. 32a). Bemerkenswert ist die stark positiv allometrische Grössenabhängigkeit von LSP bei *A. schleicheri* und *A. curtisii* (Abb. 32b).

Tabelle 26: Merkmalskorrelationen bei *Agrostis curtisii* (n=132, alle Merkmale logarithmisch transformiert, Korrelationskoeffizient nach Pearson, Legende zu den Abkürzungen siehe Tab. 3).

	APG	LSP	CA	PA	LE	GRL	GLO	GLU	HL	BSL	DKNOT	LBSU	LBSZU	BL	LIG	MAXBL
APG	1.00	0.20	0.34	0.41	0.65	0.42	0.54	0.48	-0.04	-0.10	0.04	0.04	-0.07	0.06	-0.08	0.26
LSP	0.20	1.00	0.32	0.22	0.38	0.44	0.36	0.40	-0.05	-0.07	0.03	0.10	-0.06	-0.02	-0.07	0.22
CA	0.34	0.32	1.00	0.49	0.55	0.49	0.53	0.56	0.05	-0.09	-0.00	0.07	0.02	-0.07	-0.15	0.14
PA	0.41	0.22	0.49	1.00	0.55	0.41	0.53	0.44	-0.06	-0.11	-0.04	0.02	0.02	-0.06	-0.17	0.27
LE	0.65	0.38	0.55	0.55	1.00	0.70	0.82	0.78	0.01	0.05	0.13	0.20	0.12	0.15	0.04	0.37
GRL	0.42	0.44	0.49	0.41	0.70	1.00	0.77	0.79	-0.06	-0.10	-0.05	0.03	0.03	0.08	-0.02	0.33
GLO	0.54	0.36	0.53	0.53	0.82	0.77	1.00	0.89	-0.02	0.03	0.06	0.15	0.09	0.17	0.03	0.38
GLU	0.48	0.40	0.56	0.44	0.78	0.79	0.89	1.00	0.02	0.08	0.04	0.16	0.15	0.21	0.11	0.38
HL	-0.04	-0.05	0.05	-0.06	0.01	-0.06	-0.02	0.02	1.00	0.68	0.56	0.63	0.56	0.30	0.36	0.41
BSL	-0.10	-0.07	-0.09	-0.11	0.05	-0.10	0.03	0.08	0.68	1.00	0.72	0.75	0.77	0.59	0.57	0.29
DKNOT	0.04	0.03	-0.00	-0.04	0.13	-0.05	0.06	0.04	0.56	0.72	1.00	0.76	0.58	0.35	0.26	0.23
LBSU	0.04	0.10	0.07	0.02	0.20	0.03	0.15	0.16	0.63	0.75	0.76	1.00	0.80	0.44	0.32	0.29
LBSZU	-0.07	-0.06	0.02	0.02	0.12	0.03	0.09	0.15	0.56	0.77	0.58	0.80	1.00	0.48	0.44	0.25
BL	0.06	-0.02	-0.07	-0.06	0.15	0.08	0.17	0.21	0.30	0.59	0.35	0.44	0.48	1.00	0.76	0.36
LIG	-0.08	-0.07	-0.15	-0.17	0.04	-0.02	0.03	0.11	0.36	0.57	0.26	0.32	0.44	0.76	1.00	0.25
MAXBL	0.26	0.22	0.14	0.27	0.37	0.33	0.38	0.38	0.41	0.29	0.23	0.29	0.25	0.36	0.25	1.00

Tabelle 27: Merkmalskorrelationen bei *Agrostis alpina* (n=217, alle Merkmale logarithmisch transformiert, Korrelationskoeffizient nach Pearson, Legende zu den Abkürzungen siehe Tab. 3).

	APG	LSP	CA	PA	LE	GRL	GLO	GLU	HL	BSL	DKNOT	LBSU	LBSZU	BL	LIG	MAXBL
APG	1.00	0.07	0.05	0.19	0.29	0.05	0.26	0.21	-0.02	0.08	0.07	0.11	0.08	0.09	0.04	-0.01
LSP	0.07	1.00	0.15	0.13	0.25	0.34	0.26	0.32	0.05	0.12	0.02	0.03	0.05	0.08	0.03	0.09
CA	0.05	0.15	1.00	0.26	0.29	0.22	0.15	0.16	0.18	0.18	0.17	0.14	0.12	0.08	0.05	0.13
PA	0.19	0.13	0.26	1.00	0.55	0.41	0.55	0.47	0.23	0.19	0.17	0.21	0.19	0.03	0.06	0.22
LE	0.29	0.25	0.29	0.55	1.00	0.69	0.77	0.71	0.35	0.33	0.28	0.32	0.21	0.10	0.26	0.34
GRL	0.05	0.34	0.22	0.41	0.69	1.00	0.66	0.71	0.36	0.33	0.26	0.30	0.26	0.11	0.20	0.35
GLO	0.26	0.26	0.15	0.55	0.77	0.66	1.00	0.87	0.42	0.39	0.35	0.41	0.30	0.14	0.20	0.35
GLU	0.21	0.32	0.16	0.47	0.71	0.71	0.87	1.00	0.47	0.46	0.38	0.46	0.38	0.19	0.25	0.40
HL	-0.02	0.05	0.18	0.23	0.35	0.36	0.42	0.47	1.00	0.81	0.66	0.74	0.67	0.47	0.36	0.69
BSL	0.08	0.12	0.18	0.19	0.33	0.33	0.39	0.46	0.81	1.00	0.71	0.78	0.81	0.58	0.48	0.63
DKNOT	0.07	0.02	0.17	0.17	0.28	0.26	0.35	0.38	0.66	0.71	1.00	0.73	0.44	0.32	0.27	0.51
LBSU	0.11	0.03	0.14	0.21	0.32	0.30	0.41	0.46	0.74	0.78	0.73	1.00	0.73	0.36	0.33	0.52
LBSZU	0.08	0.05	0.12	0.19	0.21	0.26	0.30	0.38	0.67	0.81	0.44	0.73	1.00	0.49	0.47	0.48
BL	0.09	0.08	0.08	0.03	0.10	0.11	0.14	0.19	0.47	0.58	0.32	0.36	0.49	1.00	0.51	0.46
LIG	0.04	0.03	0.05	0.06	0.26	0.20	0.20	0.25	0.36	0.48	0.27	0.33	0.47	0.51	1.00	0.30
MAXBL	-0.01	0.09	0.13	0.22	0.34	0.35	0.35	0.40	0.69	0.63	0.51	0.52	0.48	0.46	0.30	1.00

Tabelle 28: Merkmalskorrelationen bei *Agrostis schleicheri*, (n=192, alle Merkmale logarithmisch transformiert, Korrelationskoeffizient nach Pearson, Legende zu den Abkürzungen siehe Tab. 3).

	APG	LSP	CA	PA	LE	GRL	GLO	GLU	HL	BSL	DKNOT	LBSU	LBSZU	BL	LIG	MAXBL
APG	1.00	-0.17	-0.05	0.28	0.27	-0.03	0.10	0.00	-0.10	-0.12	-0.06	-0.07	-0.07	-0.17	-0.02	-0.15
LSP	-0.17	1.00	0.60	0.26	0.53	0.67	0.54	0.63	0.12	0.25	0.27	0.27	0.22	0.08	0.23	0.05
CA	-0.05	0.60	1.00	0.40	0.69	0.67	0.58	0.67	0.22	0.21	0.39	0.30	0.21	0.07	0.42	0.05
PA	0.28	0.26	0.40	1.00	0.77	0.58	0.62	0.56	0.22	0.22	0.46	0.37	0.26	0.08	0.17	0.15
LE	0.27	0.53	0.69	0.77	1.00	0.80	0.77	0.75	0.25	0.27	0.47	0.38	0.27	0.09	0.31	0.10
GRL	-0.03	0.67	0.67	0.58	0.80	1.00	0.74	0.78	0.35	0.48	0.53	0.49	0.42	0.26	0.35	0.26
GLO	0.10	0.54	0.58	0.62	0.77	0.74	1.00	0.93	0.32	0.37	0.50	0.42	0.32	0.11	0.43	0.14
GLU	0.00	0.63	0.67	0.56	0.75	0.78	0.93	1.00	0.38	0.44	0.55	0.49	0.38	0.15	0.48	0.20
HL	-0.10	0.12	0.22	0.22	0.25	0.35	0.32	0.38	1.00	0.74	0.66	0.64	0.60	0.56	0.36	0.69
BSL	-0.12	0.25	0.21	0.22	0.27	0.48	0.37	0.44	0.74	1.00	0.66	0.76	0.80	0.61	0.38	0.61
DKNOT	-0.06	0.27	0.39	0.46	0.47	0.53	0.50	0.55	0.66	0.66	1.00	0.82	0.49	0.37	0.35	0.50
LBSU	-0.07	0.27	0.30	0.37	0.38	0.49	0.42	0.49	0.64	0.76	0.82	1.00	0.74	0.42	0.40	0.48
LBSZU	-0.07	0.22	0.21	0.26	0.27	0.42	0.32	0.38	0.60	0.80	0.49	0.74	1.00	0.52	0.38	0.44
BL	-0.17	0.08	0.07	0.08	0.09	0.26	0.11	0.15	0.56	0.61	0.37	0.42	0.52	1.00	0.30	0.59
LIG	-0.02	0.23	0.42	0.17	0.31	0.35	0.43	0.48	0.36	0.38	0.35	0.40	0.38	0.30	1.00	0.08
MAXBL	-0.15	0.05	0.05	0.15	0.10	0.26	0.14	0.20	0.69	0.61	0.50	0.48	0.44	0.59	0.08	1.00

Tabelle 29: Grössenabhängigkeit verschiedener Aehrchenmerkmale. Y: abhängige Variable (Grösse), X: unabhängige Variable, ICP: Achsenschnittpunkt, SL: Steigung der Geraden, |t|: t-Wert zu 1-SL (Abweichung von Isometrie), p: Irrtumswahrscheinlichkeit zu |t|, r2: Bestimmtheitsmass.

Y	X	Agrostis curtisii						Agrostis alpina						Agrostis schleicheri						Artunterschiede	
		r2	ICP	SL		n	p	r2	ICP	SL		n	p	r2	ICP	SL		n	p	ICP	SL
GLO	GLU	0.78	-0.012	0.905	2.29	132	*	0.76	-0.003	0.862	4.18	217	****	0.87	0.062	0.823	7.55	192	****		
GLU	LE	0.61	0.260	0.817	3.16	132	**	0.51	0.216	0.863	2.36	217	*	0.56	0.239	0.852	2.71	192	**		
GLO	LE	0.68	0.172	0.884	2.19	132	*	0.60	0.106	0.927	1.41	217		0.59	0.226	0.774	4.84	192	****		
PA	LE	0.30	-0.452	0.943	0.45	132		0.30	-0.438	0.788	2.60	217	**	0.59	-0.350	0.912	1.60	192			
LSP	LE	0.14	-1.379	1.880	2.18	132	*	0.06	-1.108	1.343	0.98	217		0.28	-1.432	2.282	4.85	192	****		
CA	LE	0.30	-0.441	0.815	1.69	132		0.09	-0.418	0.457	5.35	217	****	0.48	-0.588	1.150	1.73	192		*	****
APG	LE	0.43	-0.971	1.259	2.02	132	*	0.08	-0.750	0.740	1.56	217		0.07	-0.650	0.469	4.37	192	****		**
GRL	LE	0.50	0.271	0.830	2.32	132	*	0.47	0.334	0.819	3.07	217	**	0.64	0.279	0.990	0.19	192			
SA	LE	0.30	-0.082	0.711	1.85	52		-	-	-	-	-	-	0.30	-0.036	0.693	2.90	103	**		
AL	LE	0.41	-0.097	0.874	1.02	73		0.30	-0.021	0.719	2.76	122	**	0.54	-0.360	1.305	2.88	132	**	****	***

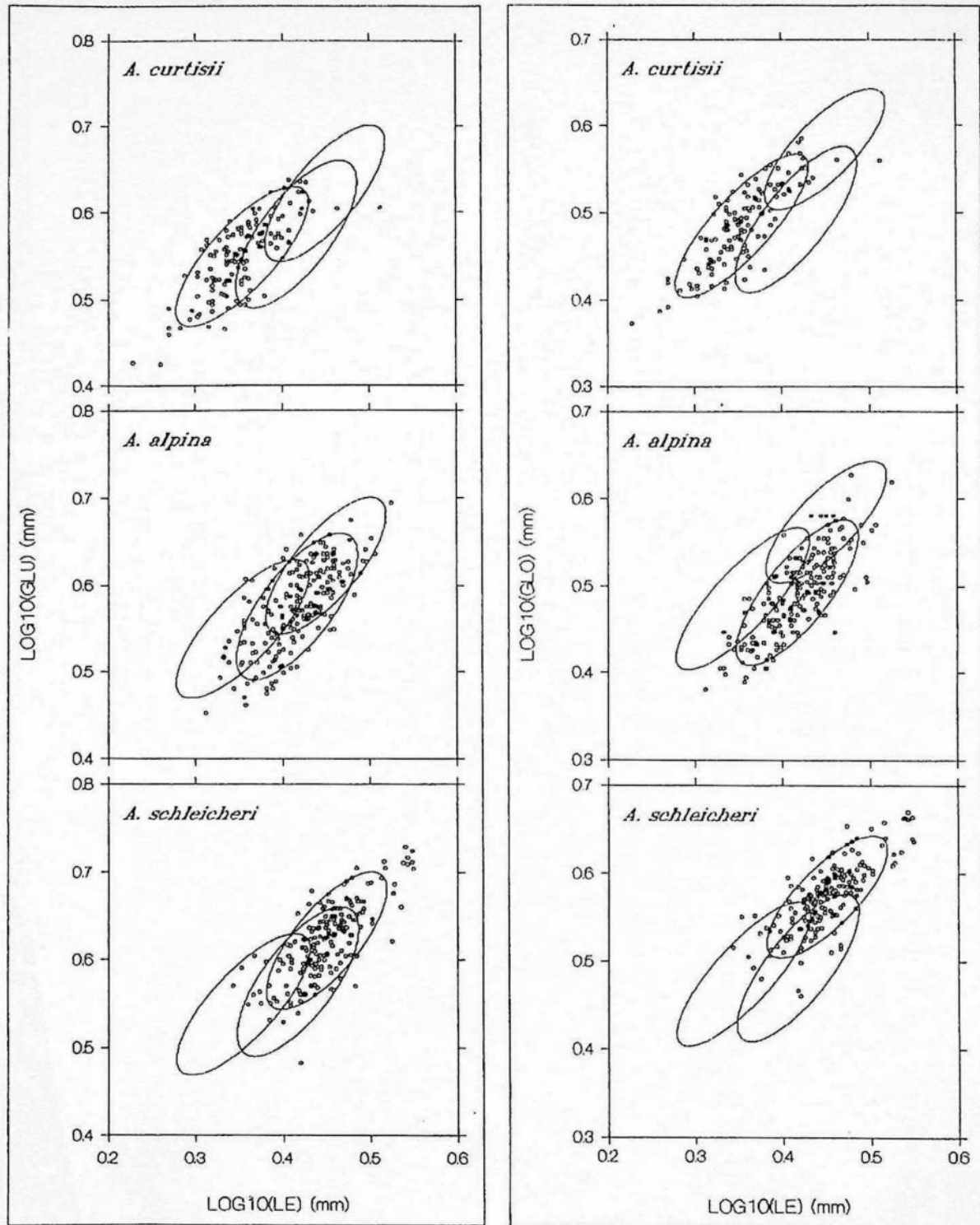


Abbildung 32a-e: Beziehungen zwischen den morphologischen Merkmalen. Innerhalb der Konzentrationsellipsen befinden sich etwa 80% der Beobachtungen der jeweiligen Art. In jeder der drei Abbildungen sind nur die Punkte einer Art dargestellt (Legende zu den Merkmalsabkürzungen siehe Tab. 3 und 21).

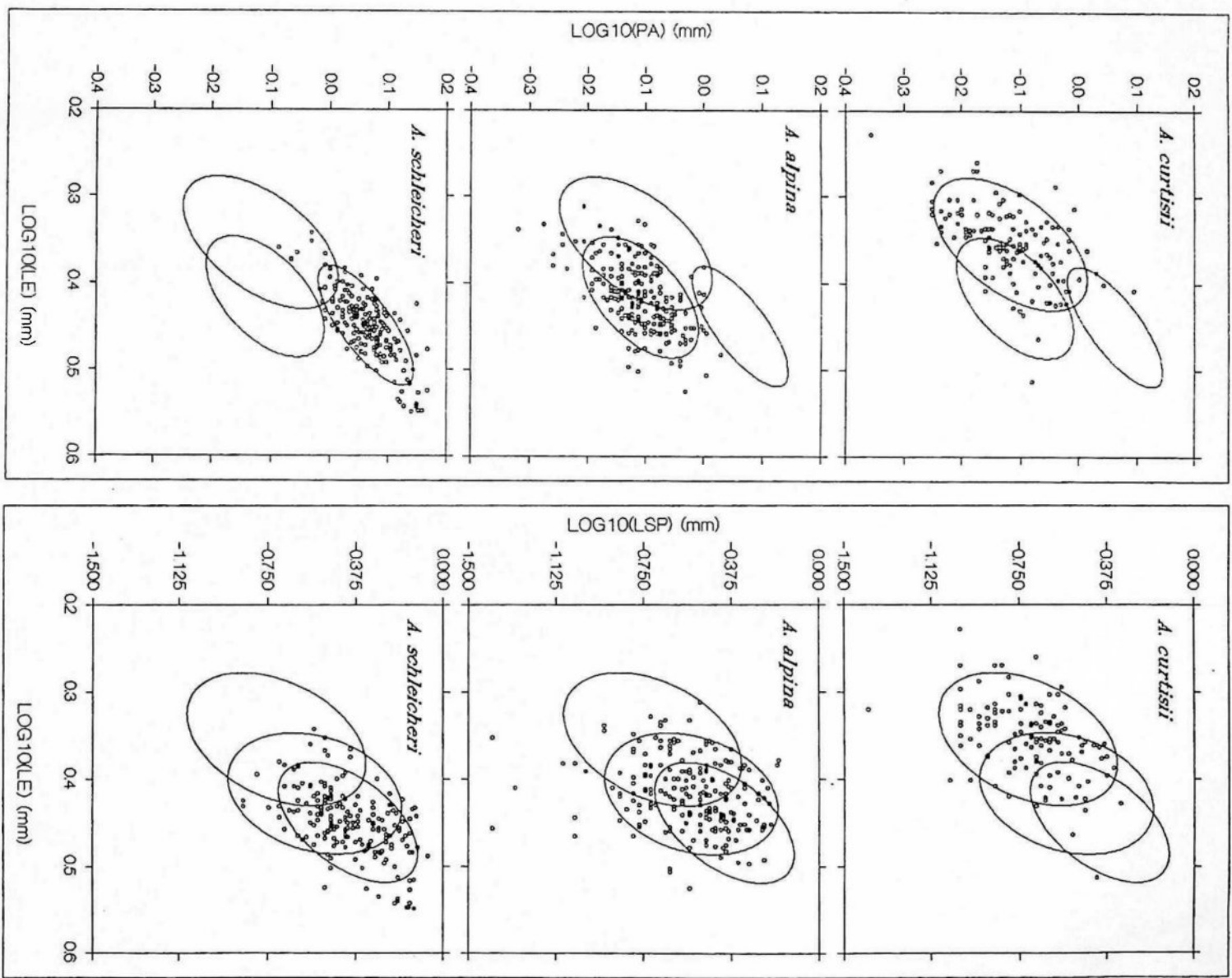


Abbildung 32b

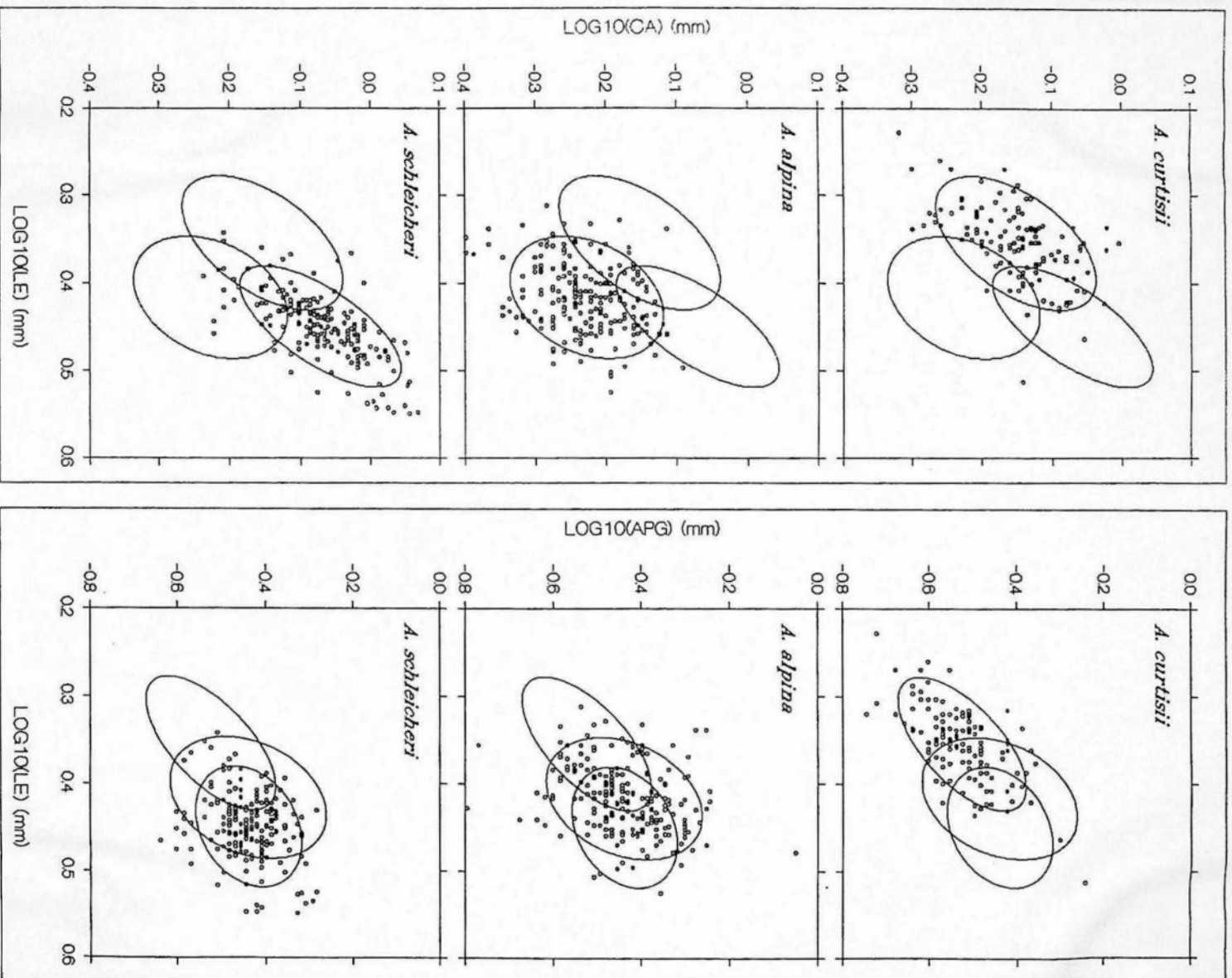


Abbildung 32c

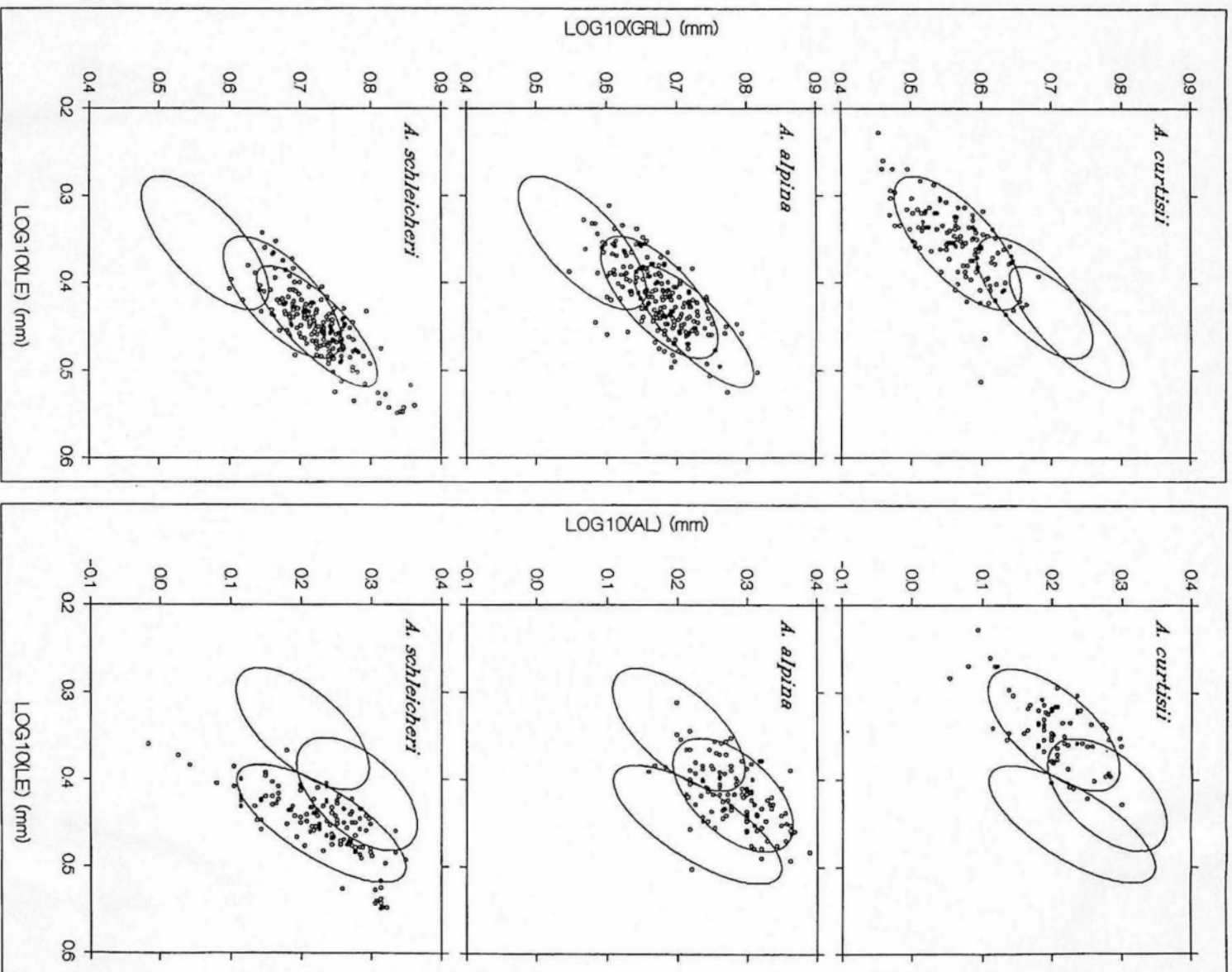


Abbildung 32d

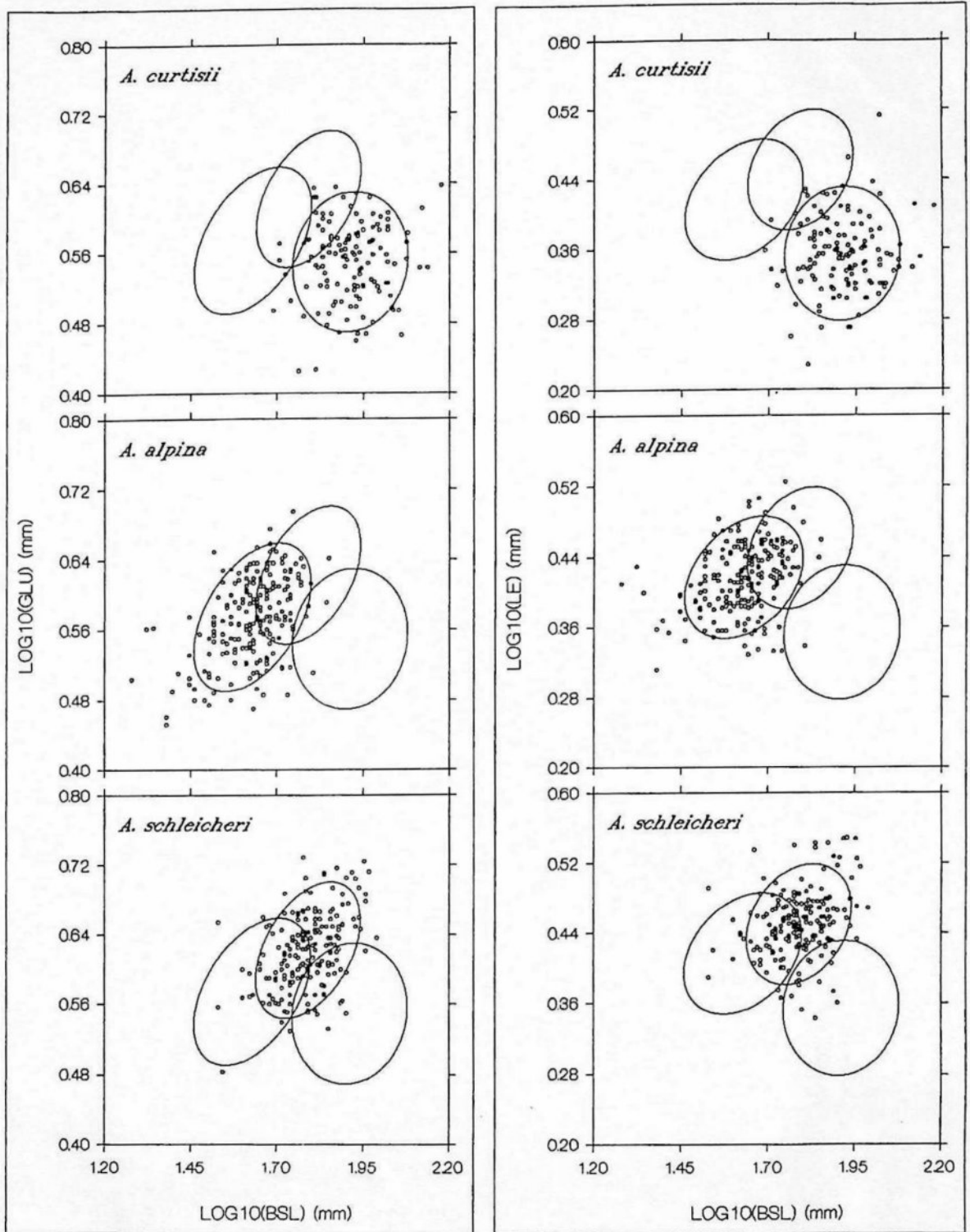


Abbildung 32e

7.5. Regionale Unterschiede innerhalb der Arten

Das Areal jeder der drei Arten wurde in verschiedene Teilareale (Regionen) unterteilt (vgl. Kap. 2.7). Bei den Aehrchenmerkmalen von *A. curtisii* und *A. schleicheri* sind die regionalen Unterschiede hoch signifikant (Tab. 30). Die Aehrchen von *A. alpina* dagegen unterscheiden sich regional nur wenig.

Tabelle 30: Regionale Unterschiede Innerhalb der drei Arten (univariate Varianzanalyse, Legende zu Abkürzungen siehe Tab. 3, Angaben zur regionalen Gliederung siehe Abb. 4-6).

Merkmal	<i>A. curtisii</i>				<i>A. alpina</i>				<i>A. schleicheri</i>			
	Freiheitsgrad	F-Wert	p	Freiheitsgrad	F-Wert	p	Freiheitsgrad	F-Wert	p			
Aehrchen:												
GLU	7	124	11.69	****	13	199	2.30	**	11	179	6.29	****
GLO	7	124	13.06	****	13	199	2.96	***	11	179	5.10	****
LE	7	124	11.75	****	13	199	1.32		11	179	8.83	****
PA	7	124	9.82	****	13	199	1.85	*	11	179	5.99	****
LSP	7	124	4.92	****	13	199	1.69		11	179	5.31	****
CA	7	124	9.80	****	13	199	2.85	***	11	179	5.46	****
APG	7	124	5.44	****	13	199	1.66		11	179	2.65	**
GRL	7	124	9.12	****	13	199	1.50		11	179	6.31	****
Blütenstand und Halm:												
BSL	7	124	5.18	****	13	197	2.34	**	11	179	4.99	****
HL	7	122	5.98	****	13	195	5.00	****	11	175	3.10	***
LBSU	7	114	3.78	***	13	195	2.80	**	11	174	3.19	***
LBSZU	7	121	3.35	**	13	197	3.59	****	11	176	7.25	****
DKNOT	7	123	4.65	***	13	197	1.65		11	178	2.38	**
LIG	7	124	1.27		13	185	1.35		11	175	2.11	*
BL	7	124	1.57		13	198	2.92	***	11	176	4.67	****

Zur Verdeutlichung allfälliger Beziehungen zwischen geographischer und morphologischer Distanz wurden die regionalen Mittelwerte der standardisierten Merkmale als Profile dargestellt (Abb. 33). Daraus ist ersichtlich, dass die morphologischen Distanzen zwischen benachbarten Teilarealen tendenziell kleiner sind als zwischen entfernten. Eine klinale Variation ist jedoch nicht erkennbar. Dies zeigen auch Auswertungen mit multivariaten Verfahren (kanonische Korrelationsanalyse), auf die hier nicht näher eingegangen wird. Gray et al. (1985) fanden in England bei *A. curtisii* für Genfrequenzen von 6 Isoenzymen einen Ost-West-Klin. Es liegen nicht genügend Daten aus England vor, um beurteilen zu können, ob ein solcher auch in der morphologischen Variation vorhanden sei.

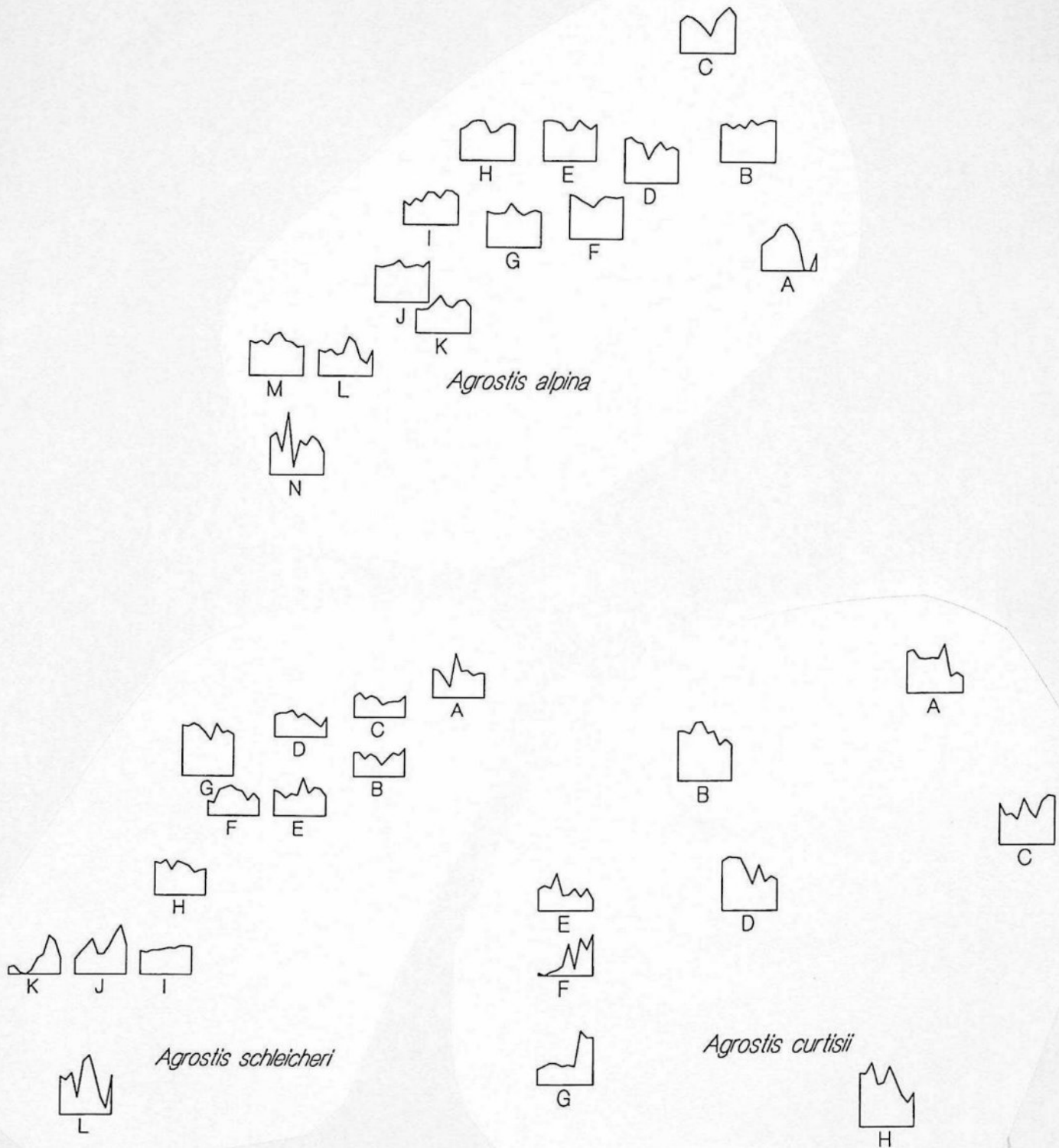


Abbildung 33: Profile von Pflanzen aus verschiedenen Regionen. Die Profile stellen die Mittelwerte der standardisierten, logtransformierten Merkmale dar, in folgender Reihenfolge: GLU, GLO, LE, PA, CA, LSP, GRL, BSL, LBSU, LBSZU, DKNOT. Die Anordnung der Profile entspricht etwa der geographischen Lage der Regionen (vgl. Abb. 4-6). Legende zu den Merkmalsabkürzungen siehe Tab. 3 und 21, zu den Regionen Abb. 4-6.

8. Populationsuntersuchungen

8.1. Einleitung

Die Untersuchungen zur Variabilität der drei Arten basieren auf Material aus dem ganzen Verbreitungsgebiet (Kap. 7, Datensatz AREAL). Sie repräsentieren deshalb das gesamte Spektrum der phänotypischen Variabilität, hinter der das gesamte genotypische Potential und alle Umwelteinflüsse stehen, unter denen die Pflanzen zu gedeihen vermögen. Die Populationsuntersuchungen dagegen decken nur einen Teil des jeweiligen Areals ab (vgl. Kap. 2.1, Abb. 1-3, Anhang A). Eine Beschreibung der Methodik ist in Kap. 2.1 und 2.6 zu finden. Die Untersuchungen basieren auf je einem Datensatz vom natürlichen Standort (POPNS) und aus dem Versuchsgarten (POPVG). Gewisse Auswertungen wurden an der gepaarten Datei dieser beiden Datensätze (POPVGNS) vorgenommen (vgl. Kap. 2.1).

Bei den Auswertungen zur Variabilität der Populationen werden ein paar Begriffe der quantitativen Genetik gebraucht, die im Folgenden kurz erläutert werden (vgl. Falconer 1984):

- V_G** Genotypische Varianz
- V_E** Umweltbedingte Varianz
- V_P** Phänotypische Varianz (V_G+V_E)

V_E kann in folgende Komponenten unterteilt werden:

- V_{EG}** generelle Umweltvarianz, die zur Zwischen-Individuen-Komponente beiträgt und von permanenten oder nichtlokalen Umständen herrührt. Beim Vergleich der Pflanzen vom Versuchsgarten mit denjenigen vom natürlichen Standort beinhaltet V_{EG} nur denjenigen Anteil der umweltbedingten Varianz, der die Pflanzen beiderorts gemeinsam beeinflusst.
- V_{ES}** spezielle Umweltvarianz innerhalb der Individuen, resultierend aus temporären oder lokalen Einflüssen, z.B. entwicklungsbedingte Variation zwischen verschiedenen Aehrchen eines Blütenstandes oder umweltbedingte Unterschiede zwischen Pflanzen gleichen Genotyps am natürlichen Standort und im Versuchsgarten.

Die Korrelation zwischen verschiedenen Messungen am selben Individuum (bzw. an verschiedenen Phänotypen gleichen Genotyps) wird als Wiederholbarkeit bezeichnet (Falconer 1984). Dabei kann es sich um zeitliche (z.B. bei Verpflanzungsexperimenten) oder räumliche (z.B. bei Messungen an verschiedenen Aehrchen eines Blütenstandes) Wiederholung handeln. Bei zwei Messungen pro Individuum kann die Wiederholbarkeit direkt als Korrelationskoeffizient berechnet werden. Liegen mehr als zwei Messungen vor, so wird die Wiederholbarkeit als Verhältnis der Varianz innerhalb der Individuen zur Totalvarianz berechnet:

$(V_G+V_{EG})/(V_G+V_{EG}+V_{ES})$ bzw. $(V_G+V_{EG})/V_P$. Zur Schätzung der Varianzkomponenten V_G , V_{EG} und V_{ES} wurde das Programm VARCOMP (SAS Institute Inc. 1985) eingesetzt.

Neben der Korrelation bzw. Wiederholbarkeit der Gesamtstichprobe der Individuen (RT) wird oft auch die gepoolte Korrelation innerhalb der Populationen berechnet (RI). Dadurch wird der Einfluss von Umweltunterschieden zwischen den Populationsstandorten rechnerisch eliminiert. Aus dem Vergleich der Wiederholbarkeit innerhalb der Populationen (RI) und der ohne Berücksichtigung der Populationszugehörigkeit berechneten Wiederholbarkeit (RT) lassen sich gewisse Rückschlüsse auf die genetische Populationsstruktur einer Art ziehen. Ist RI viel geringer als RT, so kann geschlossen werden, dass die genotypische Variabilität innerhalb der Populationen vergleichsweise gering sei.

Die phänotypische Plastizität eines Merkmals kann als ein Merkmal für sich angesehen werden, das unter genetischer Kontrolle steht (Bradshaw 1965). Sie beinhaltet vielfach gezielte Reaktionen auf bestimmte Umweltbedingungen, die genauso der Selektion unterworfen sind wie andere für das Überleben wichtige Eigenschaften (Schlichting 1986). Ein grosser Teil der phänotypischen Variabilität ist demnach eigentlich zu verstehen als das Produkt einer Interaktion von Umwelt und Genotyp (Sultan 1987). Manchmal kann ein Merkmal auch ohne Einfluss von Umweltfaktoren eine grosse Variabilität aufweisen. Als Beispiel hierfür können die Deckspelzen von *Agrostis castellana* angeführt werden, die sich im gleichen Blütenstand nicht selten bezüglich der Ausbildung der Granne und der Callushaare stark unterscheiden (Kap. 3.3). Variabilität dieser Art wird als Entwicklungsvariation ("developmental noise") bezeichnet (Falconer 1984).

8.2. Unterschiede zwischen den Populationen

Die Angaben zu den Populationsunterschieden am natürlichen Standort und im Versuchsgarten sind in den Tab. 31-33 zusammengestellt. Grundlage der Auswertungen waren die Stichproben vom natürlichen Standort und vom Versuchsgarten (POPNS bzw. POPVG). Wegen fehlender Werte (v.a. bei SA und AN) sind die Beobachtungszahlen recht unterschiedlich.

Die Unterschiede zwischen den Populationen sind bei den Pflanzen vom natürlichen Standort für die meisten Merkmale signifikant. Sie sind am grössten bei *A. schleicheri*. Bei *A. curtisii* und *A. schleicheri* unterscheiden sich die Populationen am stärksten in den Aehrchenmerkmalen, bei *A. alpina* dagegen sind die Unterschiede in den Blütenstandsmerkmalen am ausgeprägtesten. Die Pflanzen aus dem Versuchsgarten zeigen durchwegs geringere Populationsunterschiede als diejenigen vom natürlichen Standort. Die Populationen von *A. alpina* und *A. schleicheri* unterscheiden sich auch im Versuchsgarten in den meisten Merkmalen signifikant. Bei *A. curtisii* dagegen sind die entsprechenden Unterschiede oft nurmehr schwach oder nicht signifikant. Die Ergebnisse der hierarchischen Varianzanalyse (Tab. 37) zeigen, dass im Versuchsgarten zwischen den Aehrchen verschiedener Populationen von *A. curtisii* fast ausschliesslich Grössenunterschiede und nur sehr geringe Unterschiede in der Form vorhanden sind. Bei den anderen beiden Arten ist der Anteil der Form an der Varianz zwischen den Populationen im Versuchsgarten eher grösser als am natürlichen Standort.

Tabelle 31: Unterschiede zwischen den Populationen von *A. curtisii*. (MSQZ: Mittlere Summe der Quadrate zwischen den Populationen, MSQI: Mittlere Summe der Quadrate Innerhalb der Populationen, die Merkmale wurden logarithmisch transformiert, Legende zu den Merkmalen siehe Tab. 3 und 21; zu FG, s, p und n siehe Tab. 5).

Merkmal	Pflanzen aus dem Versuchsgarten					Pflanzen vom natürlichen Standort					F-Wert	p	n
	s	MSQZ	MSQI	FG1	FG2	s	MSQZ	MSQI	FG1	FG2			
GLU	0.0438	0.0040	0.0011	20	52	0.0485	0.0067	0.0010	19	59	7.024	****	79
GLO	0.0388	0.0029	0.0010	20	52	0.0475	0.0062	0.0010	19	59	6.203	****	79
LE	0.0416	0.0032	0.0012	20	52	0.0414	0.0041	0.0010	19	59	4.213	****	79
PA	0.0571	0.0041	0.0029	20	52	0.0718	0.0155	0.0018	19	59	8.564	****	79
LS	0.2456	0.0808	0.0524	20	52	0.2541	0.1067	0.0510	19	59	2.091	*	79
CA	0.0678	0.0084	0.0032	20	52	0.0716	0.0126	0.0027	19	59	4.618	****	79
APG	0.0809	0.0107	0.0050	20	52	0.0731	0.0103	0.0037	19	59	2.751	**	79
GRL	0.0550	0.0051	0.0023	20	52	0.0540	0.0066	0.0017	19	59	3.859	****	79
SA	0.0410	0.0021	0.0015	18	39	0.0442	0.0048	0.0007	15	34	7.088	****	50
AN	0.0461	0.0021	0.0022	20	35	0.0501	0.0046	0.0014	18	34	3.216	**	53
BSL	0.0923	0.0066	0.0093	20	52	0.0852	0.0103	0.0063	19	59	1.635		79
LBSU	0.1505	0.0310	0.0192	20	48	0.0923	0.0126	0.0069	19	49	1.813	*	69
LBSZU	0.1279	0.0187	0.0155	19	50	0.0897	0.0152	0.0057	18	54	2.697	**	73
DKNOT	0.1418	0.0252	0.0181	20	51	0.1243	0.0187	0.0144	18	58	1.292		77
HL	0.0695	0.0064	0.0042	20	52	0.0701	0.0058	0.0046	18	59	1.247		78
LIG	0.1057	0.0185	0.0083	20	51	0.1187	0.0235	0.0095	19	39	2.469	**	59
BL	0.2191	0.0426	0.0501	20	52	0.2386	0.1025	0.0412	19	55	2.489	**	75
HH/MAXBL	0.1250	0.0289	0.0114	21	65	0.1550	0.0564	0.0126	18	51	4.472	****	70
LVB	0.1074	0.0192	0.0091	20	62								
BVB	0.0619	0.0083	0.0024	20	62								
LIGU	0.1036	0.0184	0.0083	20	62								
STO						0.0338	0.0019	0.0009	18	58	2.033	*	77

Merkmal	Pflanzen aus dem Versuchsgarten								Pflanzen vom natürlichen Standort							
	s	MSQZ	MSQI	FG1	FG2	F-Wert	p	n	s	MSQZ	MSQI	FG1	FG2	F-Wert	p	n
GLU	0.0407	0.0039	0.0011	23	102	3.420	****	126	0.0479	0.0065	0.0015	23	127	4.216	****	151
GLO	0.0420	0.0035	0.0014	23	102	2.581	***	126	0.0468	0.0067	0.0014	23	127	4.926	****	151
LE	0.0333	0.0021	0.0009	23	102	2.407	**	126	0.0442	0.0056	0.0013	23	127	4.316	****	151
PA	0.0451	0.0036	0.0017	23	102	2.111	**	126	0.0510	0.0053	0.0021	23	127	2.530	***	151
LS	0.3291	0.2181	0.0835	23	102	2.611	***	126	0.2191	0.0871	0.0409	23	127	2.128	**	151
CA	0.0536	0.0056	0.0022	23	102	2.514	***	126	0.0548	0.0078	0.0021	23	127	3.676	****	151
APG	0.0771	0.0087	0.0053	23	102	1.643	*	126	0.0861	0.0146	0.0061	23	127	2.395	**	151
GRL	0.0450	0.0046	0.0014	23	102	3.339	****	126	0.0475	0.0065	0.0015	23	127	4.377	****	151
SA	0.0381	0.0025	0.0012	20	71	2.128	*	92	0.0473	0.0030	0.0019	9	19	1.574		29
AN	0.0393	0.0011	0.0023	18	9	0.492		28	0.0541	0.0059	0.0020	22	68	3.014	***	91
BSL	0.0827	0.0188	0.0041	23	102	4.565	****	126	0.1222	0.0503	0.0084	23	125	5.954	****	149
LBSU	0.1288	0.0459	0.0098	23	99	4.700	****	123	0.1361	0.0502	0.0121	23	114	4.145	****	138
LBSZU	0.1182	0.0247	0.0115	23	102	2.138	**	126	0.1267	0.0520	0.0090	22	112	5.776	****	135
DKNOT	0.1415	0.0411	0.0153	23	102	2.690	***	126	0.1902	0.0761	0.0285	22	114	2.671	***	137
HL	0.0825	0.0144	0.0050	23	95	2.907	***	119	0.1532	0.0945	0.0094	22	111	10.061	****	134
LIG	0.0794	0.0117	0.0051	23	101	2.304	**	125	0.0907	0.0170	0.0064	23	111	2.654	***	135
BL	0.1410	0.0198	0.0199	23	102	0.995		126	0.2001	0.1017	0.0271	23	110	3.748	****	134
HH/MAXBL	0.1122	0.0347	0.0084	26	139	4.109	****	166	0.1837	0.1049	0.0183	21	97	5.722	****	119
LVB	0.1078	0.0312	0.0079	26	138	3.920	****	165								
BVB	0.0626	0.0074	0.0033	26	138	2.279	**	165								
LIGU	0.0876	0.0182	0.0057	26	138	3.207	****	165								
STO									0.0554	0.0114	0.0014	22	112	8.008	****	135

Tabelle 33: Unterschiede zwischen den Populationen von *A. schleicheri* (Legende siehe Tab. 31).

Merkmal	Pflanzen aus dem Versuchsgarten					Pflanzen vom natürlichen Standort					p	n				
	s	MSQZ	MSQI	FG1	FG2	F-Wert	p	n	s	MSQZ			MSQI	FG1	FG2	F-Wert
GLU	0.0359	0.0044	0.0006	33	144	7.757	****	178	0.0394	0.0062	0.0006	37	181	10.041	****	219
GLO	0.0323	0.0034	0.0005	33	144	6.600	****	178	0.0349	0.0046	0.0005	37	181	8.862	****	219
LE	0.0287	0.0026	0.0004	33	144	6.148	****	178	0.0347	0.0046	0.0005	37	180	8.908	****	218
PA	0.0326	0.0032	0.0006	33	144	5.471	****	178	0.0450	0.0061	0.0012	37	180	5.099	****	218
LS	0.1617	0.1044	0.0082	33	144	12.682	****	178	0.1627	0.1203	0.0072	37	180	16.695	****	218
CA	0.0377	0.0045	0.0007	33	144	6.401	****	178	0.0484	0.0082	0.0011	37	180	7.159	****	218
APG	0.0484	0.0065	0.0014	33	144	4.757	****	178	0.0520	0.0090	0.0014	37	180	6.448	****	218
GRL	0.0406	0.0060	0.0007	33	144	9.113	****	178	0.0480	0.0100	0.0007	37	180	13.723	****	218
SA	0.0256	0.0013	0.0005	31	128	2.662	****	160	0.0319	0.0018	0.0008	32	95	2.339	***	128
AN	0.0334	0.0014	0.0008	29	33	1.758		63	0.0406	0.0040	0.0010	34	121	4.071	****	156
BSL	0.0795	0.0147	0.0044	33	144	3.330	****	178	0.1091	0.0366	0.0068	37	179	5.386	****	217
LBSU	0.1407	0.0297	0.0175	33	142	1.700	*	176	0.1405	0.0489	0.0127	37	153	3.858	****	191
LBSZU	0.1165	0.0253	0.0108	33	137	2.351	***	171	0.1150	0.0350	0.0087	37	178	4.024	****	216
DKNOT	0.1175	0.0222	0.0119	33	144	1.873	**	178	0.1666	0.0756	0.0178	37	177	4.256	****	215
HL	0.0746	0.0113	0.0042	33	142	2.689	****	176	0.1215	0.0407	0.0085	37	153	4.792	****	191
LIG	0.0821	0.0153	0.0048	32	139	3.192	****	172	0.0922	0.0259	0.0049	37	177	5.317	****	215
BL	0.1257	0.0223	0.0142	33	136	1.564	*	170	0.1559	0.0585	0.0170	37	173	3.444	****	211
HH/MAXBL	0.1340	0.0375	0.0143	34	184	2.620	****	219	0.1826	0.0704	0.0204	36	103	3.454	****	140
LVB	0.1285	0.0404	0.0121	34	182	3.350	****	217								
BVB	0.0550	0.0072	0.0022	34	182	3.211	****	217								
LIGU	0.1184	0.0279	0.0114	34	182	2.441	****	217								
STO									0.0370	0.0044	0.0007	37	171	6.026	****	209

In den Tab. 31-33 ist auch die mittlere Summe der Quadrate aufgeführt (MSQI bzw. MSQZ¹), welche die Variabilität innerhalb und zwischen den Populationen wiedergibt. Die Standardabweichung (s) kann als Mass für die Gesamtvariabilität (ohne Berücksichtigung der Populationsstruktur) interpretiert werden. Währenddem zwischen natürlichem Standort und Versuchsgarten in der Variabilität innerhalb der Populationen kaum Unterschiede bestehen, ist die Variabilität zwischen den Populationen im Versuchsgarten erwartungsgemäss bei den meisten Merkmalen deutlich geringer. Allerdings trifft dies auf mehrere Merkmale von *A. curtisii* nicht zu (PA, SA, AN, Blütenstandsmerkmale), bei welchen im Versuchsgarten innerhalb der Populationen eine deutlich grössere Streuung festzustellen ist. Das gleiche gilt für LS bei *A. alpina*. Die Gründe dafür können in der für die Pflanzen ungewohnt günstigen Wasser- und Nährstoffversorgung liegen, die eine grössere Entfaltung des Variabilitätspotentials ermöglicht als unter den härteren Bedingungen am natürlichen Standort (Bradshaw 1965). Die Gesamtvariabilität (Standardabweichung s in Tab. 31-33) ist im Versuchsgarten (POVVG) etwas geringer als am natürlichen Standort (POPNS). Die Standardabweichung der Pflanzen vom natürlichen Standort aus den Populationsuntersuchungen (POPNS) entspricht bei allen drei Arten etwa derjenigen der Stichprobe aus dem ganzen Areal (AREAL, vgl. s in Tab. 25), obwohl die Populationsuntersuchungen nur einen Teil des Artareals abdecken.

8.3. Vergleich der Pflanzen vom natürlichen Standort mit denjenigen aus dem Versuchsgarten

Pflanzen von *A. curtisii* und *A. schleicheri* aus dem Versuchsgarten unterscheiden sich in den meisten Merkmalen signifikant von denjenigen vom natürlichen Standort (Tab. 34). Die Aehrchenmerkmale (GLU, GLO, LE, PA, LS, GRL) sind bei beiden Arten im Versuchsgarten deutlich kleiner und die Blütenstands- und Halmmerkmale (z.B. BSL, HL) signifikant grösser als am natürlichen Standort. Bei *A. alpina* sind zwischen natürlichem Standort und Versuchsgarten nur bei CA und GRL signifikante Unterschiede in den Aehrchenmerkmalen feststellbar, währenddem die Blütenstands- und Halmmerkmale ebenfalls deutlich grösser sind. In Tendenz und Ausmass der Veränderungen im Versuchsgarten gegenüber dem natürlichen Standort sind bei *A. curtisii* nur geringe Unterschiede zwischen den Populationen vorhanden (Tab. 34, p(ANOVA)). Bei *A. alpina* dagegen sind die Veränderungen der Aehrchenmerkmale von Population zu Population signifikant verschieden. Das gleiche gilt für die Halm- und Blütenstandsmerkmale von *A. schleicheri*.

¹ MSQI entspricht der Varianzkomponente innerhalb der Populationen, die Varianzkomponente zwischen den Populationen (V_2) muss aus MSQI und MSQZ berechnet werden:
 $V_2 = (MSQZ - MSQI)/n$, wobei n bei ausgewogener Belegung der Zellen der Anzahl der Individuen pro Population entspricht (Freund & Littell 1981).

Tabelle 34: Unterschiede zwischen den Pflanzen vom Versuchsgarten und vom natürlichen Standort. VG-NS: mittlere Differenz, s: Standardabweichung von VG-NS, p (t): Irrtumswahrscheinlichkeit zum t-Test für gepaarte Stichproben, p (ANOVA): Irrtumswahrscheinlichkeit zur Varianzanalyse bezüglich der Populationsunterschiede von VG-NS, im übrigen vgl. Tab. 5).

<i>A. curtisii</i>						
Merkmal	VG - NS	s	t	FG	p (t)	p (ANOVA)
GLU	-0.11	0.27	-3.58	63	****	**
GLO	-0.18	0.20	-7.03	63	*****	**
LE	-0.11	0.14	-6.67	63	*****	
PA	-0.04	0.09	-3.83	63	****	*
LS	-0.03	0.04	-6.35	63	*****	
CA	-0.05	0.08	-4.91	63	*****	
APG	-0.04	0.03	-8.95	63	*****	***
GRL	-0.26	0.32	-6.45	63	*****	
BSL	23.84	23.38	8.15	63	*****	
LBSU	6.27	13.19	3.49	54	****	*
LBSZU	7.91	10.14	5.89	56	*****	*
DKNOT	2.20	6.55	2.66	61		
HL	121.75	119.56	8.08	62	*****	**
LIG	1.42	1.50	6.49	46	*****	
BL	17.85	22.85	6.10	60	*****	
HH/MAXBL	197.78	61.32	23.92	54	*****	*
<i>A. alpina</i>						
Merkmal	VG - NS	s	t	FG	p (t)	p (ANOVA)
GLU	-0.02	0.36	-0.48	90		**
GLO	0.01	0.32	0.21	90		****
LE	0.02	0.23	0.63	90		*****
PA	0.00	0.07	0.36	90		**
LS	0.01	0.09	0.52	90		*
CA	0.05	0.07	6.73	90	*****	**
APG	0.00	0.06	-0.53	90		**
GRL	-0.13	0.44	-2.84	90	**	**
BSL	4.19	11.59	3.44	90	****	*
LBSU	3.27	7.17	4.13	81	*****	
LBSZU	0.57	6.38	0.82	83		
DKNOT	1.97	4.39	4.14	84	*****	
HL	53.90	61.89	7.69	77	*****	*****
LIG	-0.18	0.88	-1.84	82		
BL	-0.13	17.55	-0.07	82		
HH/MAXBL	47.89	13.52	30.05	71	*****	***
<i>A. schleicheri</i>						
Merkmal	VG - NS	s	t	FG	p (t)	p (ANOVA)
GLU	-0.25	0.31	-9.27	132	*****	
GLO	-0.16	0.28	-6.76	132	*****	
LE	-0.11	0.21	-6.47	131	*****	
PA	-0.05	0.09	-5.52	131	*****	
LS	-0.04	0.09	-4.84	131	*****	
CA	-0.01	0.08	-1.43	131		*
APG	-0.01	0.04	-1.56	131		***
GRL	-0.33	0.51	-7.34	131	*****	
BSL	18.72	16.95	12.64	130	*****	**
LBSU	9.62	11.69	8.79	113	*****	*
LBSZU	6.68	8.51	8.74	123	*****	***
DKNOT	5.58	6.33	10.09	130	*****	**
HL	95.47	85.09	11.82	110	*****	**
LIG	0.03	0.70	0.53	124		**
BL	8.93	12.76	7.77	122	*****	**
HH/MAXBL	155	37.78	37.42	82	*****	***

Im Versuchsgarten werden die Pflanzen unter vergleichsweise einheitlichen Umweltbedingungen gehalten. Da sich der Versuchsgarten ausserhalb des Verbreitungsgebietes bzw. der Vertikalverbreitung der drei Arten befindet, muss angenommen werden, dass solche Umweltbedingungen, wie sie die Pflanzen hier erfahren, an ihrem natürlichen Standort kaum anzutreffen sind. Ein Ausdruck dieser Umstände ist vielleicht die Beobachtung, dass die Veränderungen zwischen natürlichem Standort und Versuchsgarten bei verschiedenen Populationen oft gleichgerichtet sind, auch wenn ihre ursprünglichen Standorte sich stark unterscheiden.

8.4. Verpflanzungsexperimente innerhalb des Versuchsgartens

Im kleineren Rahmen wurden auch im Versuchsgarten Verpflanzungsexperimente durchgeführt. Dazu wurden von jeder Art etwa 12 grössere Individuen aus verschiedenen Populationen zweigeteilt und

Tabelle 35: Verpflanzungsexperimente im Versuchsgarten: Unterschiede zwischen den Standorten (t-Test für gepaarte Stichproben mit den untransformierten Merkmalen, MDIFF: mittlere Differenz zwischen den Standorten im Versuchsgarten, KVG: Kalthaus, OVG: oberer Versuchsgarten, UVG: unterer Versuchsgarten, vgl. Kap. 2.1).

Merkmal	<i>A. curtisii</i>				<i>A. alpina</i>				<i>A. schleicheri</i>			
	MDIFF (KVG-OVG)	t	FG	p (t)	MDIFF (UVG-OVG)	t	FG	p (t)	MDIFF (UVG-OVG)	t	FG	p (t)
GLU	0.39	5.14	6	**	-0.11	-1.23	5		-0.01	-0.08	7	
GLO	0.18	3.64	6	*	-0.02	-0.17	5		0.01	0.15	7	
LE	0.09	2.23	6		-0.10	-1.15	5		0.01	0.20	7	
PA	0.05	1.88	6		-0.01	-0.34	5		-0.04	-1.11	7	
LS	0.00	-0.13	6		-0.04	-1.10	5		0.01	0.30	7	
CA	0.06	2.90	6	*	-0.04	-1.40	5		-0.04	-2.07	7	
APG	-0.02	-1.66	6		-0.03	-0.94	5		-0.02	-0.96	7	
GRL	0.36	4.64	6	**	-0.06	-0.37	5		0.22	1.42	7	
BSL	52.3	7.17	6	****	-1.3	-0.29	5		12.4	2.70	7	*
LBSU	15.6	3.11	6	*	0.7	0.21	5		7.3	1.88	7	
LBSZU	15.0	5.21	6	**	-1.9	-0.63	5		5.3	1.61	7	
DKNOT	7.4	2.57	6	*	1.1	0.61	5		5.0	1.83	7	
HL	315.5	12.37	6	****	15.5	1.01	5		52.9	2.30	7	
LIG	2.44	7.13	6	****	-0.41	-3.86	5	*	-0.30	-1.77	7	
BL	27.9	3.00	6	*	6.4	1.01	5		8.6	2.40	7	*
HH	180.0	10.90	10	****	51.7	5.66	14	***	94.6	9.81	11	****
LVB	189.5	8.88	8	****	41.4	5.47	13	***	78.1	11.53	11	****
BVB	0.02	2.44	8	*	0.00	-0.04	13		0.00	-0.06	11	
LIGU	1.92	4.71	8	**	0.27	1.62	13		-0.15	-1.65	11	
AR	-	-	-		-0.24	-0.71	13		0.78	3.88	11	**

die eine Hälfte an den Versuchsstandort einer der beiden anderen Arten verpflanzt (vgl. Kap. 2.1). Ein Jahr später wurde Material von beiden Hälften geerntet und die Unterschiede zwischen ihnen mit Hilfe des t-Testes für gepaarte Stichproben geprüft (Tab. 35). Bei den Aehrchenmerkmalen sind die Unterschiede im allgemeinen gering. Deutliche Veränderungen sind nur bei naturgemäss eher plastischen Merkmalen wie Blattlänge und Halmlänge zu finden. Am feuchteren Standort (UVG, KVG) sind die Blätter länger, weniger behaart und von eher mesomorpher Art, währenddem am besonneren und trockeneren Standort im obern Versuchsgarten (OVG), eine mehr xeromorphe Blattmorphologie zu beobachten ist. Bei *A. curtisii* erweisen sich auch die Blütenstands- und Halmmerkmale als sehr plastisch, die gleichen Merkmale also, in denen sich im Versuchsgarten die Populationen kaum unterscheiden (Tab. 31).

8.5. Variabilität der Populationen

Rückschlüsse auf die Verteilung der genotypischen Varianz innerhalb und zwischen den Populationen lassen sich auf Grund der vorliegenden Daten auf zweierlei Weise gewinnen: zum einen mittels des direkten Vergleichs der Pflanzen vom Versuchsgarten und vom natürlichen Standort (Tab. 36), zum anderen durch die Schätzung von Varianzkomponenten für die beiden Standorte und deren Vergleich (Tab. 37).

Für eine Reihe morphologischer Merkmale wurden die Korrelationskoeffizienten zwischen ihrer Ausprägung im Versuchsgarten und am natürlichen Standort berechnet (Tab. 36). Diese Koeffizienten, die auch Wiederholbarkeit genannt werden (vgl. Kap. 8.1), entsprechen im Falle der Verpflanzungsexperimente dem Anteil der Summe der genotypischen Varianz (V_G) und der beiden Standorten gemeinsamen umweltbedingten Varianz (V_{EG}) an der gesamten phänotypischen Variabilität (V_P). Jene umweltbedingten Unterschiede zwischen den Pflanzen am natürlichen Standort, die nach der Verpflanzung in den Versuchsgarten verschwinden, werden der Umweltvarianz innerhalb der Individuen (V_{ES}) zugeschrieben. Es wird deshalb angenommen, dass V_{EG} nur sehr klein ist und die Wiederholbarkeit annähernd den Anteil der genotypischen Varianz wiedergibt. Eine Trennung von V_G und V_{EG} ist jedoch nicht möglich.

Bei Aehrchen von *A. curtisii* und *A. alpina* ist die Wiederholbarkeit der Gesamtstichprobe (RT) etwa gleich gross wie diejenige innerhalb der Standorte (RI). Bei *A. schleicheri* ist RT etwa gleich wie bei den anderen beiden Arten, innerhalb der Standorte dagegen ist die Wiederholbarkeit (RI) verschwindend gering. Dies spricht dafür, dass die Aehrchen *A. schleicheri* von im Gegensatz zu denjenigen von *A. curtisii* und *A. alpina* innerhalb der Populationen nur eine geringe genotypisch bedingte Variabilität aufweisen. Zwischen den Populationen bestehen jedoch bei den Aehrchenmerkmalen ausgesprochen grosse Unterschiede, die zu einem wesentlichen Teil genotypischen Ursprungs sein dürften (Tab. 33). Für die Blütenstandsmerkmale und die Merkmale des vegetativen Bereichs (Halm und grundständige Blätter) ergeben sich bei *A. curtisii* und *A. schleicheri* keine signifikanten Beziehungen zwischen Versuchsgarten und natürlichem Standort. Zwischen den Populationen von *A. alpina* jedoch scheinen auch in diesen Merkmalen genotypisch bedingte Unterschiede vorhanden zu sein.

Die Korrelationskoeffizienten der Faktoren der Hauptkomponentenanalyse (Tab. 36, F1, F2 und F3) mit den Aehrchenmerkmalen zeigen, dass bei *A. schleicheri* im Gegensatz zu den anderen beiden Arten nur die Grössenkomponente eine deutliche Wiederholbarkeit aufweist.

Wie die Ergebnisse der hierarchischen Varianzanalyse (Tab. 37) zeigen, liegen die Unterschiede zwischen Aehrchen verschiedener Populationen von *A. curtisii* hauptsächlich in der Grössenkomponente. Besonders deutlich ist dies bei den Pflanzen aus dem Versuchsgarten, bei denen auf die Formkomponente zwischen den Populationen gar keine Varianzanteile entfallen. Am meisten zur Variabilität dieser Art tragen die Unterschiede zwischen Individuen innerhalb der Populationen bei. Das gleiche gilt auch für *A. alpina*, bei der es zudem zwischen natürlichem Standort und Versuchsgarten kaum zu Verschiebungen in den Varianzanteilen kommt. Bei *A. schleicheri* wird ein grosser Teil der phänotypischen Varianz durch Grössenunterschiede zwischen den Populationen verursacht (F1). Der Varianzanteil der Grössenunterschiede innerhalb der Populationen ist gering. Die von der Aehrchengrösse unabhängige Varianz entfällt zu etwa gleichen Teilen auf Unterschiede zwischen den Populationen und Unterschiede zwischen Individuen innerhalb der Populationen.

Bei der Berechnung der Varianzkomponenten ist der Anteil der umweltbedingten Varianz (V_{EG}), der nicht von der genotypisch bedingten Varianz (V_G) trennbar ist, wahrscheinlich wesentlich grösser als beim Vergleich der Pflanzen aus dem Versuchsgarten mit denjenigen vom natürlichen Standort. Dies deshalb, weil sich in V_{EG} auch entwicklungs- und umweltbedingte Unterschiede zwischen den Blütenständen verschiedener Pflanzen widerspiegeln. Die Wiederholbarkeit innerhalb der Populationen (RI) ist deshalb in Tab. 37 deutlich grösser als in Tab. 36.

8.6. Beziehungen zwischen Standortseigenschaften und morphologischen Merkmalen

Zur Untersuchung der Beziehungen zwischen den morphologischen Merkmalen von *A. alpina* und *A. schleicheri* und den Standortseigenschaften wurden die Korrelationskoeffizienten zwischen den beiden Merkmalsgruppen berechnet (Tab. 38). Da die Aehrchenmerkmale untereinander eng korreliert sind, wurden sie nicht direkt, sondern in Form der ersten 3 Faktoren der Hauptkomponentenanalyse in die Berechnungen einbezogen. Dieses Vorgehen bringt auch den Vorteil mit sich, dass zwischen Grössen- und Formaspekt der Aehrchen unterschieden werden kann. Der 1. Faktor entspricht der Aehrchengrösse, die übrigen Faktoren - die hier nicht weiter interpretiert werden sollen - widerspiegeln die Form. Es zeigt sich, dass zwischen den Standortsfaktoren und den morphologischen Merkmalen nur lose Beziehungen bestehen, wobei jedoch in der Tendenz dieser Beziehungen zwischen Versuchsgarten und natürlichem Standort weitgehende Übereinstimmung besteht. Entgegen der Erwartung sind die Beziehungen der Pflanzen vom natürlichen Standort zu den Standortsfaktoren kaum enger als diejenigen der Pflanzen aus dem Versuchsgarten. Dies deutet daraufhin, dass die phänotypische Anpassung an die Standortbedingungen bei

A. alpina und *A. schleicheri* von untergeordneter Bedeutung ist. Bei *A. alpina* lassen sich die meisten Korrelationen damit erklären, dass mit zunehmender Höhe und Exponiertheit der Standorte die Pflanzen immer kleiner werden². Auch die Grösse der Pflanzen von *A. schleicheri* korreliert hauptsächlich mit Standortmerkmalen, die mit der Höhe ü. M. in Zusammenhang stehen (Tab. 38, Höhe ü. M. und Temperaturzahl).

Eine Beziehung zwischen geographischer und morphometrischer Distanz zwischen den Populationen ist besonders dann in ausgeprägter Form zu erwarten, wenn sich die Besiedlungsgeschichte in der geographischen Verteilung der Variabilität widerspiegelt. Zur Untersuchung solcher Zusammenhänge wurde eine kanonische Diskriminanzanalyse mit den Daten aus dem Versuchsgarten durchgeführt. Die entsprechende Auswertung mit *A. curtisii* ergab nur eine signifikante kanonische Variable, welche die portugiesischen und französischen Populationen voneinander trennt. Bei *A. alpina* und *A. schleicheri* sind die Unterschiede zwischen den Populationen wesentlich grösser. Die ersten 5 bzw. 6 kanonischen Variablen der Diskriminanzanalyse, die alle hoch signifikant sind, wurden einer hierarchischen Clusteranalyse nach Ward unterzogen. Die geographische Verteilung der sich daraus ergebenden Gruppen ähnlicher Populationen ist in Abb. 34 und 35 dargestellt. Im Gegensatz zu *A. schleicheri* ist bei *A. alpina* keine deutliche Beziehung zwischen geographischer und morphologischer Distanz erkennbar. Aber auch bei *A. schleicheri* sind Cluster ähnlicher Populationen über ein grösseres Gebiet verteilt.

² Standorte von *A. alpina* mit geringer Neigung sind meist solche in Kuppenlage (positive Korrelation der Grösse mit der Neigung) ohne allzulange Schneebedeckung (negative Korrelation mit Anteil der Zeigerarten für lange Schneebedeckung).

Tabelle 36: Korrelation gleicher Merkmale zwischen Pflanzen aus dem Versuchsgarten (VG) und vom natürlichen Standort (NS). RT: Korrelationskoeffizient, RI: Gepoolte Korrelation innerhalb der Populationen, kan. CORR.: 1. kanonischer Korrelationskoeffizient der entsprechenden Merkmalsgruppe, F1 - F3: 1. bis 3. Faktor der Hauptkomponentenanalyse mit der gepoolten Korrelationsmatrix der Pflanzen aus VG und vom NS (der 1. Faktor ist jeweils eine Grössenkomponente, die weiteren Faktoren sind Formkomponenten).

Merkmal	A. curtisii (n=64, Pop=20)			A. alpina (n=91, Pop=21)			A. schleicheri (n=133, Pop=32)		
	RT	RI	n	RT	RI	n	RT	RI	n
Aehren und BSL:									
GLU	0.72	0.59	64	0.53	0.46	91	0.64	0.05	133
GLO	0.74	0.67	64	0.48	0.47	91	0.54	-0.03	133
LE	0.81	0.69	64	0.53	0.60	91	0.52	0.01	132
PA	0.70	0.64	64	0.58	0.61	91	0.49	0.11	132
LS	0.87	0.85	64	0.73	0.72	91	0.69	0.19	132
CA	0.77	0.57	64	0.63	0.64	91	0.45	0.09	132
APG	0.75	0.81	64	0.63	0.71	91	0.36	0.24	132
GRL	0.85	0.81	64	0.62	0.58	91	0.59	-0.12	132
BSL	0.21	0.24	64	0.41	0.07	91	0.31	0.04	131
can. CORR.	0.93 ****		64	0.87 ****		91	0.76 ****		130
Blütenstand:									
BSL	0.21	0.24	64	0.41	0.07	91	0.31	0.04	131
LBSU	0.13	0.21	54	0.52	0.27	81	0.18	0.09	114
LBSZU	0.08	0.10	57	0.33	0.03	83	0.20	0.24	124
DKNOT	0.33	0.16	62	0.28	0.23	84	0.21	0.14	131
can. CORR.	0.37 ns		64	0.45 *		91	0.36 ns		131
Halm und grundst. Blätter:									
HL	0.06	0.29	63	0.36	0.26	77	0.17	0.00	111
LIG	0.16	0.00	47	0.39	0.27	83	0.28	0.07	125
BL	0.04	0.02	61	0.21	0.08	83	0.26	0.26	123
MAXBL	0.37	0.26	63	0.28	0.10	99	0.09	-0.04	108
can. CORR.	0.49 ns		61	0.60 ****		91	0.31 ns		128
Hauptkomponentenanalyse mit Aehrenmerkmalen:									
F1 (Grösse)	0.85	0.78	64	0.52	0.54	91	0.62	-0.01	130
F2 (Form)	0.61	0.69	64	0.65	0.68	91	0.30	0.16	130
F3 (Form)	0.79	0.83	64	0.79	0.78	91	0.39	0.00	130

Tabelle 37: Hierarchische Varianzanalyse mit den Aehrchenmerkmalen zur Abschätzung der Anteile der phänotypischen Varianz, die auf Unterschiede zwischen den Populationen, zwischen den Individuen innerhalb der Populationen sowie zwischen den Aehrchen innerhalb der Individuen zurückzuführen sind. Die Auswertung wurde mit PROC VARCOMP mit Option MIVQUE0 vorgenommen (SAS Institute Inc. 1985), mit den ersten drei Hauptkomponenten der Aehrchenmerkmale. F1 - F3: 1. bis 3. Faktor der Hauptkomponentenanalyse mit der Korrelationsmatrix der Aehrchen; der 1. Faktor ist jeweils eine Grössenkomponente, die weiteren Faktoren sind Formkomponenten, die mit APG (F2) und mit LS und CA (F3) enger korreliert sind, n: Anzahl Aehrchen, K: Anzahl Populationen bzw. Individuen, pro Pflanze wurden 3 Aehrchen untersucht.

	Pflanzen aus Versuchsgarten Hauptkomponenten				Pflanzen vom natürlichen Standort Hauptkomponenten			
<i>A. curtisii:</i>	(n=220)				(n=237)			
Varianzkomponente	K	F1 (Grösse)	F2 (Form)	F3 (Form)	K	F1 (Grösse)	F2 (Form)	F3 (Form)
		Anteil an Varianz in %				Anteil an Varianz in %		
zwischen Populationen	21	42.3	0	0	19	59.4	30.4	4.4
zwischen Individuen innerhalb Pop.	73	47.1	80.5	82.6	78	29.8	46.6	69.3
Innerhalb Individuen		10.6	19.5	17.4		10.8	23.1	26.3
Wiederholbarkeit innerh. Pop. (RI)		0.82	0.81	0.83		0.73	0.67	0.73
Erklärte Varianz der Hauptkomponenten (%)		57.6	11.8	11.0		63.4	10.5	9.9
<i>A. alpina:</i>	(n=378)				(n=456)			
Varianzkomponente	K	F1 (Grösse)	F2 (Form)	F3 (Form)	K	F1 (Grösse)	F2 (Form)	F3 (Form)
		Anteil an Varianz in %				Anteil an Varianz in %		
zwischen Populationen	24	19.8	22.1	23.4	24	32.4	19.4	13.9
zwischen Individuen innerhalb Pop.	126	60.8	62.9	61.1	151	51.4	60.5	64.4
Innerhalb Individuen		19.4	15.0	15.5		16.1	20.2	21.6
Wiederholbarkeit innerh. Pop. (RI)		0.76	0.81	0.80		0.76	0.75	0.75
Erklärte Varianz der Hauptkomponenten (%)		47.1	14.0	12.7		51.0	14.7	11.8
<i>A. schleicheri:</i>	(n=536)				(n=653)			
Varianzkomponente	K	F1 (Grösse)	F2 (Form)	F3 (Form)	K	F1 (Grösse)	F2 (Form)	F3 (Form)
		Anteil an Varianz in %				Anteil an Varianz in %		
zwischen Populationen	34	66.2	28.9	46.3	38	69.9	23.8	38.8
zwischen Individuen innerhalb Pop.	177	16.5	43.5	33.2	218	8.5	46.4	27.3
Innerhalb Individuen		17.3	27.6	20.5		21.7	29.8	34.0
Wiederholbarkeit innerh. Pop. (RI)		0.49	0.61	0.62		0.28	0.61	0.44
Erklärte Varianz der Hauptkomponenten (%)		58.7	15.0	9.8		63.4	10.5	9.9

Tabelle 38: Beziehungen zwischen morphologischen Merkmalen und Standortsfaktoren (vgl. Tab. 1) für *A. alpina* und *A. schleicheri* vom natürlichen Standort und aus dem Versuchsgarten. Nur Korrelationskoeffizienten mit Betrag ≥ 0.2 sind aufgeführt. Die Faktoren F1 bis F3 basieren auf der Hauptkomponentenanalyse mit der gepoolten Korrelationsmatrix der Pflanzen vom natürlichen Standort und vom Versuchsgarten (Merkmale GLU, GLO, LE, PA, CA, LS, APG, GRL).

<i>A. alpina</i>	Versuchsgarten								natürlicher Standort					
	Aehrchenmerkmale: Hauptkomponentenanalyse								Aehrchenmerkmale: Hauptkomponentenanalyse					
	F1	F2	F3	BSL	HL	HH	LVB	BVB	F1	F2	F3	BSL	HL	MAXBL
	(Grösse)	(Form)	(Form)						(Grösse)	(Form)	(Form)			
Erklärte Varianz	50%	15%	12%						50%	15%	12%			
Höhe ü.M.		0.22	-0.21	-0.37	-0.22			-0.21	-0.32		-0.21	-0.43	-0.51	-0.41
Neigung				0.40	0.44			0.22				0.53	0.43	0.46
Exposition		-0.33		0.38	0.29			0.28		-0.23				
Lichtzahl	-0.34		0.20		-0.22				-0.32			-0.33	-0.39	-0.38
Temperaturzahl		-0.29		0.45	0.33	0.22	0.21	0.20				0.47	0.39	0.36
Kontinentalitätszahl		0.21				0.26								
Feuchtzahl	0.27	0.24		-0.33	-0.27			-0.22				-0.30		
Reaktionszahl	-0.24	-0.23		0.31	0.21							0.23		
Stickstoffzahl														0.22
Kurze Schneebedeckung	-0.20													
Lange Schneebedeckung		0.32		-0.46	-0.36							-0.38		-0.21
Pot. Höhe der Vegetation				0.22		0.29	0.35		0.23			0.30	0.32	0.34
Hygromorphe Blattmorph.	0.22										0.23			
Mesomorphe Blattmorph.														
Skleromorphe Blattmorph.														
Landeskoord. X	0.30													
Landeskoord. Y		-0.47	0.21	0.30	0.20					-0.35		0.21		
<i>A. schleicheri</i>	Versuchsgarten								natürlicher Standort					
	Aehrchenmerkmale: Hauptkomponentenanalyse								Aehrchenmerkmale: Hauptkomponentenanalyse					
	F1	F2	F3	BSL	HL	HH	LVB	BVB	F1	F2	F3	BSL	HL	MAXBL
	(Grösse)	(Form)	(Form)						(Grösse)	(Form)	(Form)			

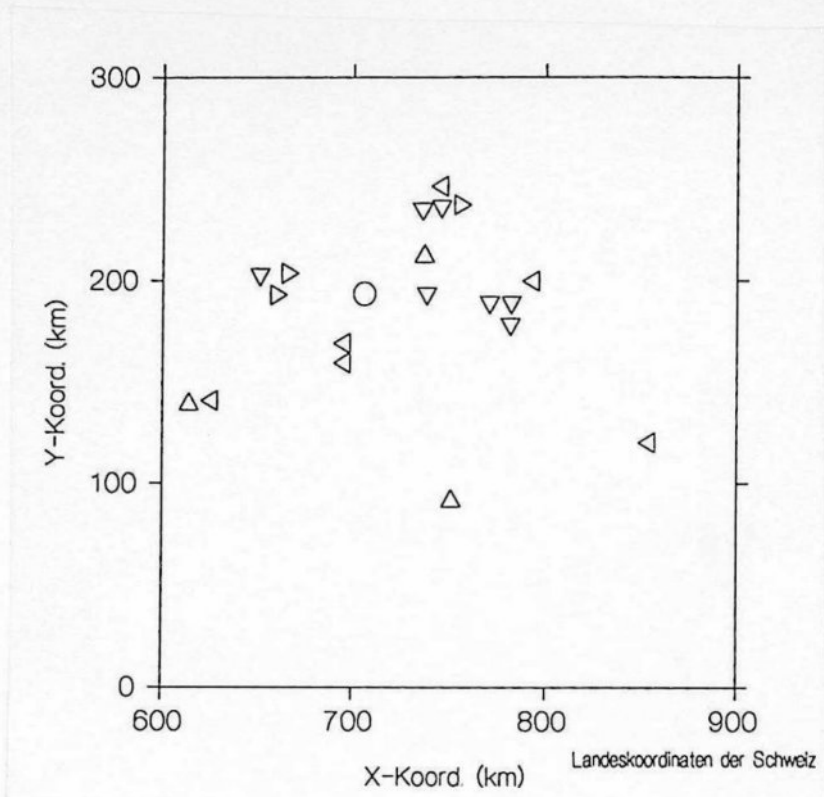


Abbildung 34: Beziehungen zwischen morphologischer und geographischer Distanz bei den Populationen von *A. alpina*. Die Symbole stellen fünf Cluster der Clusteranalyse nach Ward mit der Mahalanobisdistanz (geschätzt aufgrund der ersten 5 kanonischen Variablen der Diskriminanzanalyse) dar.

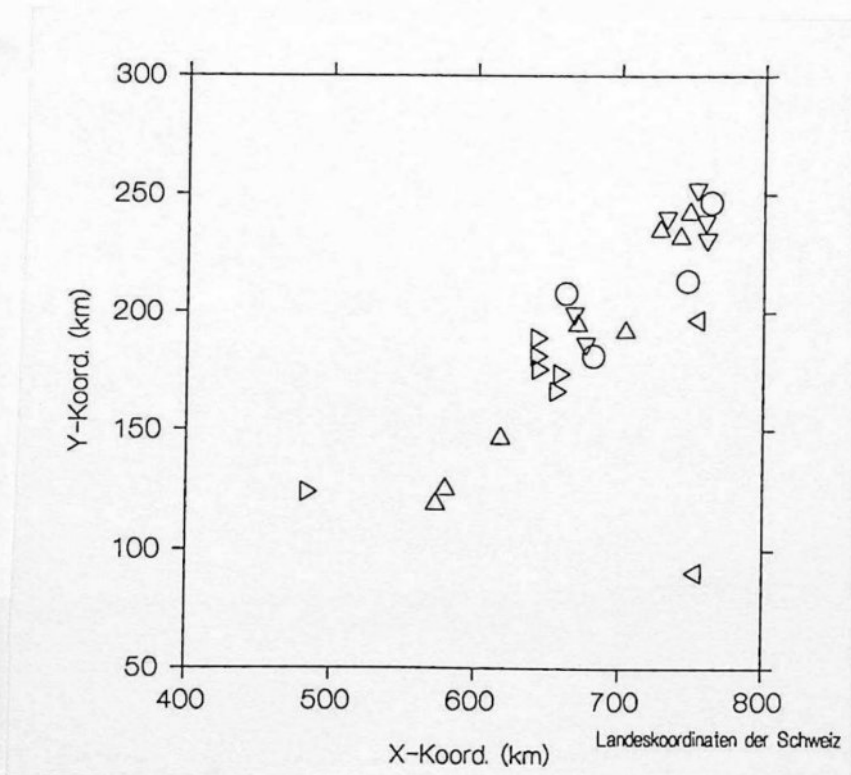


Abbildung 35: Beziehungen zwischen morphologischer und geographischer Distanz bei den Populationen von *A. schleicheri*. Die Symbole stellen fünf Cluster der Clusteranalyse nach Ward mit der Mahalanobisdistanz (geschätzt aufgrund der ersten 6 kanonischen Variablen der Diskriminanzanalyse) dar.

9. Ueberblick über die Ergebnisse und Diskussion

Im folgenden werden die wichtigen Ergebnisse kurz rekapituliert und als Basis der abschliessenden Diskussion in einer tabellarischen Uebersicht zusammengestellt (Tab. 43). Im Zentrum der Diskussion steht die morphologische Variabilität und ihre Beziehungen zur Oekologie und Phänologie der jeweiligen Art. Eine Uebersicht zu den Populationsstandorten ist im Anhang zu finden (Anhang A-C), ebenso eine alphabetisch sortierte Legende zu den Abkürzungen (Anhang D).

9.1. Ergebnisse

Taxonomische Stellung

Die morphologischen Gemeinsamkeiten zwischen *A. curtisii*, *A. alpina* und *A. schleicheri* beschränken sich hauptsächlich auf die Ausbildung der Aehrchen. Bezüglich der Blütenstände und der Blattmorphologie besteht zwischen ihnen, im Vergleich zum Spektrum der Variabilität der europäischen Arten der Gattung *Agrostis*, wenig Uebereinstimmung. Die Clusteranalysen mit verschiedenen Merkmalsgruppen zeigen zudem, dass die Ausprägung der Blütenstands- und Blattmerkmale mit den phänologischen und ökologischen Charakteristika der in Europa vorkommenden Arten in einer gewissen Uebereinstimmung steht (Abb.14).

Verbreitung

Bei *A. alpina* und *A. schleicheri* handelt es sich um eigentliche Gebirgsarten. *Agrostis alpina* ist in den meisten europäischen Gebirgen, die eine alpine Höhenstufe aufweisen, anzutreffen (Abb. 15). *Agrostis schleicheri* kommt auch in weniger hohen Gebirgen vor, in denen *A. alpina* fehlt (Jura, Kantabrische Gebirge). Zudem kommt diese Art im Gegensatz zu *A. alpina* auch im Atlas und in der Sierra Nevada vor, fehlt dafür aber in den Ostalpen und den Osteuropäischen Gebirgen (Abb. 17). *Agrostis curtisii* besitzt ein atlantisches Verbreitungsgebiet, das sich von Marokko bis Südengland erstreckt (Abb. 16).

Oekologie

Die drei Arten unterscheiden sich stark in ihren ökologischen Ansprüchen. *Agrostis curtisii*, eine Charakterart der atlantischen Heiden, ist an trockenere Standorte auf saurem Substrat gebunden. *Agrostis alpina*

kommt sowohl auf saurem als auch auf basischem Substrat vor. Sie ist nur oberhalb der Waldgrenze anzutreffen und bevorzugt Standorte geringer Konkurrenz und kurzer Schneebedeckungsdauer. *Agrostis schleicheri* wächst nur auf karbonathaltiger Unterlage (hauptsächlich Kalk, gelegentlich auch Dolomit), meist auf grossen Felsblöcken und an Felswänden. Sie ist ein Chasmophyt und hat zumeist direkten Wurzelkontakt zum Gestein. Die Vertikalverbreitung von *A. schleicheri* erstreckt sich von 600 bis 2100 m ü. Meer. In höheren Lagen bevorzugt sie besonnte, südexponierte Standorte, in tieferen solche mit stärkerer Beschattung und grösserer Luftfeuchtigkeit (Abb. 19). In der unteren alpinen Stufe kann *A. schleicheri* gelegentlich gemeinsam mit *A. alpina* angetroffen werden.

Jahreszeit der Anthese

Im Versuchsgarten, unter gleichen klimatischen Bedingungen, blüht *A. alpina* als erste, gefolgt von *A. schleicheri* und *A. curtisii*. Im Feld findet die Anthese bei *A. alpina* im ganzen Verbreitungsgebiet zwischen Anfang Juli und Ende August statt. *Agrostis schleicheri* blüht an wärmeren Standorten unterhalb 1000 m ü.M. in der ersten Julihälfte, in höheren Lagen und an kühleren Standorten unterhalb 1000 m etwa von Anfang bis Ende August. Die Blütezeit von *A. curtisii* erstreckt sich von Mitte Mai bis anfangs Juli.

Die Unterschiede im Zeitpunkt der Anthese zwischen den Populationen im Versuchsgarten sind bei allen drei Arten signifikant. Sie lassen sich in Beziehung setzen zu gewissen Eigenschaften des ursprünglichen Standortes (Tab. 12). Eindeutige Beziehungen zu den Temperaturverhältnissen des Herkunftsortes sind jedoch nicht erkennbar.

Tageszeit der Anthese

Die bisher untersuchten europäischen Arten der Gattung *Agrostis* blühen alle bei Tag (Tab. 14). Die Anthese von *A. alpina* und *A. curtisii* dagegen findet des Nachts statt, diejenige von *A. schleicheri* am Abend (Untersuchungen im Versuchsgarten). Dass *A. alpina* und *A. curtisii* trotz sehr unterschiedlicher ökologischer Ansprüche etwa zur gleichen Tageszeit blühen, ist ein Hinweis für die enge Verwandtschaft der beiden Arten.

Selbstkompatibilität und Fruchtbildung

Von den 10 entsprechend untersuchten europäischen Arten der Gattung ist *A. schleicheri* neben *A. rupestris* die einzige selbstkompatible Art (Tab. 15). *Agrostis alpina* und *A. curtisii* sind wie alle übrigen untersuchten Arten weitgehend selbstinkompatibel. Die Unterschiede in der Blütenbiologie drücken sich

auch in der Fruchtproduktion aus. Diese ist bei *A. schleicheri* deutlich grösser als bei *A. alpina* und *A. curtisii* (Tab. 16).

Fruchtkeimung und -verbreitung

Die Keimungsversuche wurden im Winter mit trocken gelagerten Früchten der vorangehenden Vegetationsperiode durchgeführt (Tab. 17 und 18). Die maximale Keimrate war bei *A. schleicheri* deutlich höher (97%) als bei *A. alpina* (54%) und *A. curtisii* (74%). Bei diesen beiden Arten befindet sich ein Teil der Früchte in einem Ruhestadium. Den grössten Einfluss auf die Keimraten haben Licht- und Temperaturregime. Der Einfluss von Chilling ist teils negativ, teils positiv, je nach Behandlungskombination (Kap. 5.7).

Die Arten der Alpina-Gruppe weisen vergleichsweise kräftig ausgebildete Grannen und Callushaare auf, die sich hygroskopisch bewegen können (Kap. 5.8). Wie Untersuchungen von Peart (1979) zeigen, dienen diese Organe wahrscheinlich weniger der Fruchtverbreitung über grössere Distanzen, sondern sind eher Hilfsmittel zum Auffinden von Kleinstandorten mit günstigen Keimbedingungen ("safe sites") und zur geeigneten Ausrichtung und Verankerung der Früchte für die Keimung. Untersuchungen zur Fruchtverbreitung der Arten der Alpina-Gruppe liegen nicht vor. Es kommen verschiedene Verbreitungsarten in Frage, hauptsächlich Windverbreitung sowie endo- und epizoochore Verbreitung.

Chromosomenzählungen

Die Chromosomenzählungen (Meiose der Pollenmutterzellen) ergaben in Uebereinstimmung mit Untersuchungen anderer Autoren folgende Ergebnisse: *A. alpina*, $2n=14$ (diploid), *A. curtisii*, $2n=14$ (gelegentlich B-Chromosomen), *A. schleicheri*, $2n=42$ (hexaploid, nur Bivalente).

An Pflanzen eines Populationsstandortes (SB2) der subalpinen Stufe, die morphologisch kaum von typischen Vertretern von *A. schleicheri* abweichen, wurden $2n=28$ Chromosomen gezählt. Es wird vermutet, dass es sich dabei um Hybriden zwischen *A. schleicheri* und *A. alpina* handle. Aus Kreuzungen zwischen diesen und *A. schleicheri* ($2n=42$) gingen Pflanzen hervor, an denen $2n=$ ca. 35 Chromosomen gezählt wurden.

Kreuzungsversuche

Kreuzungsversuche zwischen den selbstinkompatiblen *A. alpina* und *A. curtisii* ergaben eine ähnlich hohe Fruchtausbeute wie Kreuzungen innerhalb der beiden Arten. Aus Kreuzungen dieser beiden Arten mit der selbstkompatiblen *A. schleicheri* dagegen gingen kaum Früchte hervor, die auf Fremdbestäubung zurück-

zuföhren sind. Ein morphologischer Vergleich der F1-Pflanzen mit ihren Eltern zeigt, dass bei *A. schleicheri* die Selbstbestäubung überwiegt (Abb. 27).

Hybriden

Hybriden zwischen Arten der Alpina-Gruppe und anderen Arten der Gattung *Agrostis* wurden weder im Feld gefunden noch konnten solche experimentell erzeugt werden. Interspezifische Kreuzungsversuche innerhalb der Alpina-Gruppe dagegen waren recht erfolgreich, besonders zwischen den diploiden, selbstinkompatiblen Arten *A. alpina* und *A. curtisii* (Tab. 20). Bei 12 von 77 F1-Pflanzen aus den Kreuzungsversuchen, die bis zur Blüte aufgezogen werden konnten, handelt es sich um Hybriden, erkennbar an den dünnen, sich nicht öffnenden Antheren. Diejenigen zwischen *A. alpina* und *A. curtisii* sind zudem an der intermediären Ausbildung der Blütenstände und Blätter (Abb. 29) eindeutig zu identifizieren. Hybriden der beiden diploiden Arten mit der hexaploiden *A. schleicheri* dagegen sind von *A. schleicheri* kaum unterscheidbar (Unterschiede nur in der Blattmorphologie, vgl. Abb. 29). Dies ist leicht zu verstehen, wenn man davon ausgeht, dass diese Hybriden drei Chromosomensätze von *A. schleicheri* und nur einen des diploiden Elters enthalten.

Morphologischer Vergleich der drei Arten

Die Datenbasis für den Artvergleich bilden Stichproben, die aus entliehenen Herbarbelegen und selbst gesammeltem Material aus dem gesamten Areal der jeweiligen Art zusammengestellt wurden. Es wird angenommen, dass diese Stichproben einigermaßen repräsentativ seien.

Die Artunterschiede sind für die meisten Merkmale hochsignifikant. Zur Unterscheidung der Arten am besten geeignet ist die Blattmorphologie (Tab. 23, Abb. 29). Multivariat gesehen lassen sich die Arten auch in bezug auf die metrischen Aehrchenmerkmale gut voneinander trennen (Tab. 24, Abb. 30). Ein Vergleich der Mahalanobisdistanzen macht deutlich, dass die hexaploide *A. schleicheri* bezüglich der morphologischen Merkmale *A. alpina* nicht näher steht als *A. curtisii* (Tab. 22). Zum gleichen Ergebnis führt auch ein Artvergleich hinsichtlich der qualitativ erfassten Merkmale (Trichodiumnetz, Form der Blütenstände, Blattmorphologie).

Artunterschiede in der Variabilität sind nur für die Aehrchenmerkmale nachweisbar: die Aehrchen von *A. schleicheri* sind weniger variabel als diejenigen der anderen beiden Arten (Tab. 25). Diese Unterschiede betreffen hauptsächlich grössenunabhängige Varianzanteile, also die Form (Abb. 31).

Bei allen drei Arten widerspiegeln die Merkmalskorrelationen im wesentlichen die positionelle und funktionelle Verwandtschaft zwischen den Merkmalen (Tab. 26-28). Die Korrelationen zwischen den Aehrchen-

merkmalen sind bei *A. alpina* oft deutlich kleiner als bei *A. schleicheri* und *A. curtisii*. Dies ist in Zusammenhang mit der relativ grossen Variabilität in der Form bei *A. alpina* zu sehen. Die Grösse der Aehrchenmerkmale ist bei *A. curtisii* im Gegensatz zu den anderen beiden Arten weitgehend unabhängig von der Grösse von Halm und Blütenstand.

Artunterschiede in der Abhängigkeit der Aehrchenmerkmale von der Aehrchengrösse wurden mit Hilfe der Regression der logarithmierten Variablen untersucht (Tab. 29). Für mehrere Merkmale wurden signifikant positiv oder negativ allometrische Beziehungen gefunden (LSP, AL bzw. APG, CA, GLU, GLO, AL).

Zur Untersuchung der regionalen Unterschiede wurde das Areal der drei Arten in 8-14 Regionen unterteilt (Abb. 4-6). Die Unterschiede zwischen diesen Regionen sind bei *A. curtisii* am grössten (Tab. 30). Auch bei *A. schleicheri* sind sie hoch signifikant. Demgegenüber sind die regionalen Unterschiede bei *A. alpina* vergleichsweise gering. Klinale Tendenzen in der Variation der morphologischen Merkmale wurden keine gefunden (Abb. 33).

Populationsstruktur

Grundlage der Populationsuntersuchungen bilden Stichproben von insgesamt 88 Populationen, die in den Versuchsgarten verpflanzt wurden. Da die drei Arten der Alpina-Gruppe sich in ihren ökologischen Ansprüchen stark unterscheiden, wurde nicht angestrebt, alle Pflanzen im Versuchsgarten unter gleichen Umweltbedingungen zu halten. Statt dessen wurde versucht, jeder Art Bedingungen zu bieten, die möglichst denjenigen an ihren natürlichen Standorten entsprechen. Von jeder Pflanze wurde wenn möglich fertiles Material vom Versuchsgarten und vom ursprünglichen Standort herbarisiert und später auf mehrere morphologische Merkmale hin untersucht.

Die Variabilität innerhalb der Populationen ist im Versuchsgarten nicht geringer als am natürlichen Standort. Die Populationsunterschiede hingegen sind erwartungsgemäss deutlich kleiner, besonders bei *A. curtisii*, bei der diese im Versuchsgarten für die meisten Merkmale nicht signifikant sind.

Die Unterschiede zwischen den Pflanzen vom natürlichen Standort und vom Versuchsgarten sind bei *A. curtisii* und *A. schleicheri* zumeist hochsignifikant. Bei den Aehrchenmerkmalen von *A. alpina* sind die Differenzen im Mittel gering, dafür unterscheiden sie sich stark von Population zu Population.

Wie Umpflanzungsexperimente im Versuchsgarten zeigen, weisen die Blattmerkmale erwartungsgemäss eine hohe phänotypische Variabilität auf. Die Aehrchenmerkmale hingegen werden von Umweltfaktoren nur wenig beeinflusst.

Aus den Beziehungen zwischen den morphologischen Merkmalen der Pflanzen am natürlichen Standort und im Versuchsgarten lassen sich gewisse Schlussfolgerungen hinsichtlich der genotypischen Variabilität der Populationen und der genotypisch bedingten Populationsunterschiede ableiten. Die entsprechenden Korrelationen (Wiederholbarkeiten) deuten daraufhin, dass die diploiden, selbstinkompatiblen Arten *A. curtisii* und *A. alpina* eine recht grosse genotypisch bedingte Variabilität innerhalb der Populationen aufweisen,

die morphologische Variabilität innerhalb der Populationen der selbstkompatiblen *A. schleicheri* dagegen grösstenteils umwelt- oder entwicklungsbedingt ist. Dafür sind die Unterschiede zwischen den Populationen von *A. schleicheri* bei den Pflanzen aus dem Versuchsgarten ausgesprochen gross, währenddem die entsprechenden Unterschiede bei *A. curtisii* grösstenteils nicht signifikant sind. Die Populationsunterschiede bei *A. alpina* sind zwar meist signifikant, aber doch deutlich geringer als bei *A. schleicheri*.

Zwischen den morphologischen Merkmalen und den Standortseigenschaften (Zeigerwerte, Höhe, Neigung u.a.) bestehen nur lose Beziehungen. Entgegen der Erwartung sind diese für die Pflanzen vom natürlichen Standort kaum enger als für diejenigen aus dem Versuchsgarten.

9.2. Diskussion

Die Ergebnisse der morphologischen Untersuchungen, der Kreuzungsversuche und der Untersuchungen zur Phänologie und Oekologie erhärten die zu Beginn der Arbeit gehegte Vermutung, dass die drei Arten der Alpina-Gruppe eng miteinander verwandt sind. *Agrostis schleicheri* wurde früher gelegentlich als Unterart von *A. alpina* betrachtet. Es wurden jedoch keine Hinweise dafür gefunden, dass *A. schleicheri* *A. alpina* näher stehen soll als *A. curtisii*. Insbesondere die Form des Blütenstandes und die Ausbildung des Trichodiumnetzes ist bei *A. schleicheri* ähnlich wie bei *A. curtisii*, jedoch deutlich verschieden von *A. alpina*.

Im folgenden wird versucht, die Lebensstrategie der Arten der Alpina-Gruppe kurz zu charakterisieren und Beziehungen aufzuzeigen zwischen Strategie, Variabilität und genetischer Struktur. Eine Zusammenstellung der wichtigsten Informationen, auf denen diese Ausführungen beruhen, ist in Tab. 43 zu finden.

Im Modell der r- und K-Selektion (MacArthur & Wilson 1967) werden die Organismen entlang eines Gradienten zunehmender Störung zwischen zwei Extremen angeordnet, den sogenannten r- und K-Strategen.

Grime (1977) erweiterte dieses Modell um eine zweite Dimension: Stress, verstanden als Mangel an lebenswichtigen Ressourcen (Wasser, Nährstoffe, Licht usw.). Die Anknüpfungspunkte zwischen dem Modell von Grime und demjenigen von MacArthur & Wilson sind in Abb. 36 dargestellt.

Grime (1977) geht von drei primären Strategien aus: C-Strategen ("competitors"), R-Strategen ("ruderals") und S-Strategen ("stresstolerators"). Die "ruderals" entsprechen den r-Strategen im Modell von MacArthur & Wilson (1967), die "stresstolerators" und die "competitors" ungefähr den K-Strategen. Die gemäss Grime (1977) für die Vegetation wichtigsten Faktoren Stress und Störung lassen nur drei für Gefässpflanzen bewohnbare Extremstandorte zu. Standorte, die zugleich starkem Stress und starker Störung unterworfen sind, können von Kormophyten nicht bewohnt werden (Abb. 36). Das Modell von Grime eignet sich gut als Bezugsrahmen für die Interpretation der Unterschiede zwischen den drei Arten der Alpina-Gruppe.

Untersuchungen von Gray (1988) an *A. curtisii* zeigen, dass an Standorten, die nach einem Heidefeuer neu besiedelt werden, nur die Erstbesiedler sich durch Früchte ausbreiten können. In der Pionierphase der Besiedlung ist es deshalb von Vorteil, einen grossen reproduktiven Aufwand zu betreiben (R-Strategie), währenddem später die Konkurrenzfähigkeit (C-Strategie) und Stresstoleranz bzw. das Durchhaltevermögen (S-

Strategie) wichtiger werden. Dies gilt z.B. auch für Populationen von *A. capillaris*, die Waldschläge besiedeln (Förderer 1982).

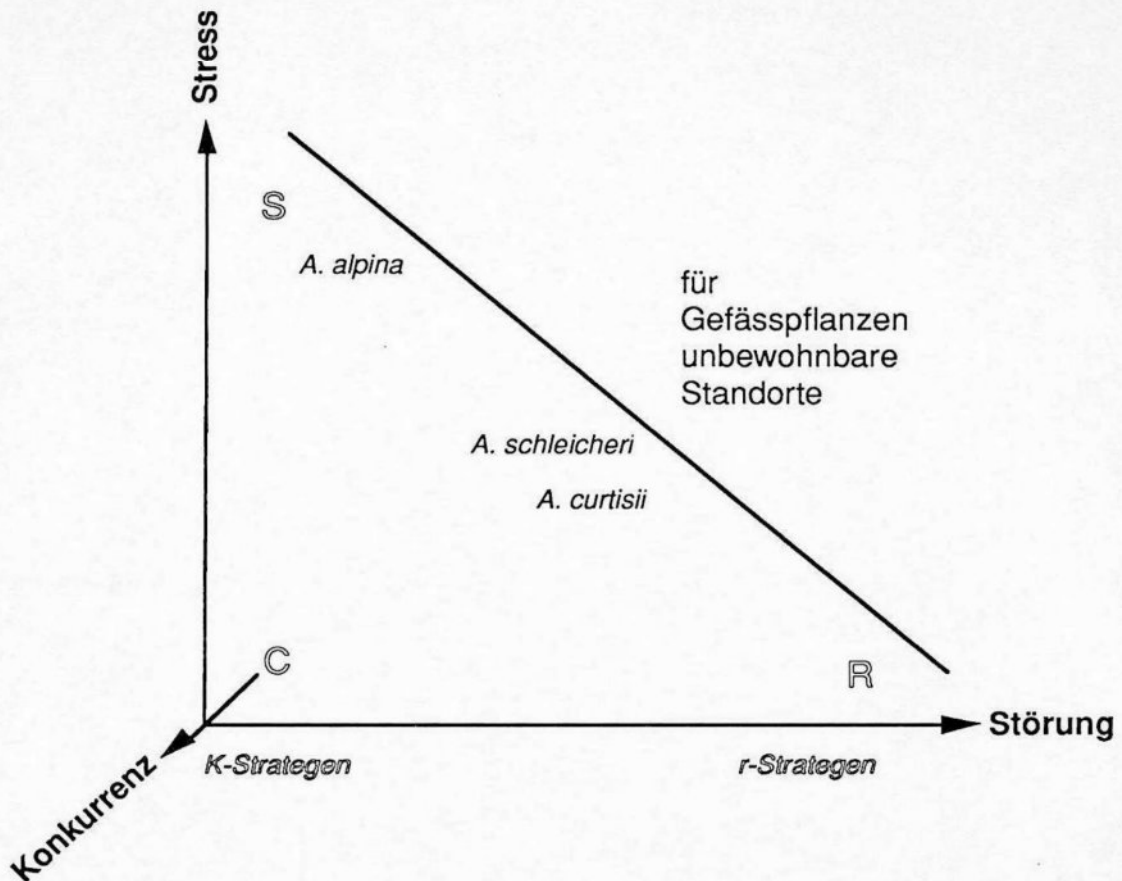


Abbildung 36: Beziehung zwischen dem Modell von MacArthur & Wilson (1967) und dem auf diesem aufbauenden Modell von Grime (1977). C: C- Strategen ("competitors"), R: R-Strategen ("ruderals"), S: S-Strategen ("stresstolerators").

Unter günstigen, konkurrenzarmen Bedingungen, wie sie z.B. entstehen, wenn durch Feuer oder andere Störungseinflüsse die Vegetation weitgehend vernichtet wird, bilden einzelne Individuen von *A. curtisii* oft Hunderte von Blütenständen aus. Dies wurde auch im Versuchsgarten beobachtet, wo die Pflanzen unter ähnlich konkurrenzarmen Bedingungen gehalten wurden. Dort waren einzelne Pflanzen in der Folge so geschwächt, dass sie eingingen.

Die Populationen von *A. curtisii* sind meist sehr dicht und bilden in der Regel viele Blütenstände aus. Dadurch wird eine ausreichende Bestäubung gewährleistet, und es werden trotz Selbstinkompatibilität viele Früchte produziert. Keimlinge von *A. curtisii* wurden oft beobachtet, vornehmlich an konkurrenzarmen Standorten (Oedland, Strassenböschungen, Kiesgruben, umgepflühtes Heideland).

Agrostis curtisii wächst dicht horstförmig und kann sich nur sehr langsam vegetativ ausbreiten. Sie ist deshalb fast ausschliesslich auf generative Vermehrung angewiesen. Viele Populationen, besonders solche in lichten Wäldern, bestehen aus isolierten Horsten. In Heiden mit geringer Deckung von Holzpflanzen bildet *A. curtisii* oft grössere, geschlossene Rasenflächen. Diese Rasen bestehen vermutlich meist aus mehreren Genotypen.

Agrostis curtisii besitzt gewisse Eigenschaften von R-Strategen, zugleich ist ihre Wachstumsrate und damit ihre Konkurrenzfähigkeit - wohl in Anpassung an die Nährstoffarmut ihrer Standorte - deutlich geringer als bei anderen Arten der Gattung (Clarkson 1967, Osborne et al. 1981). Es wird deshalb postuliert, dass *A. curtisii* eine S-R-Strategin ist.

Agrostis alpina besiedelt Windecken und andere konkurrenzarme Extremstandorte der alpinen Stufe. Die geringe Wachstumsrate und der vergleichsweise kleine reproduktive Aufwand kennzeichnen diese Art als eine S-Strategin. Je nach Topographie und Bodenverhältnissen bildet *A. alpina* kleine, isolierte Populationen oder (seltener) grössere Bestände. An den meisten Standorten entwickeln sich nur wenige Blütenstände, deren Dichte oft so gering ist, dass nur eine ungenügende Bestäubung erfolgt. Da *A. alpina* spät blüht, werden zudem in Jahren mit ungünstiger Witterung kaum Früchte gebildet. Die Fruchtproduktion von *A. alpina* ist deshalb meist klein. Die Früchte weisen eine gewisse "primary dormancy" (Simpson 1990) auf und keimen deshalb grösstenteils erst im Jahr nach ihrer Bildung. Es ist zu vermuten, dass es nur sehr wenigen Keimlingen gelingt, sich zu erwachsenen Pflanzen zu entwickeln. Die Fähigkeit zur vegetativen Ausbreitung, die *A. alpina* in geringem Masse besitzt, ist deshalb wahrscheinlich von adaptiver Bedeutung.

Agrostis schleicheri wächst in vielen kleinen, isolierten Populationen, die wahrscheinlich zum grössten Teil auf eine einzige Frucht zurückgehen. In Felsspalten können extreme Konkurrenzbedingungen herrschen (Oettli 1904). Das Substrat in Felsspalten besitzt oft einen grossen Humusgehalt (Oettli 1904) und genügt deshalb auch den Ansprüchen konkurrenzfähiger Arten anderer Standorte (Weiden, Wiesen, Waldränder). Zugleich müssen Felsstandorte in bezug auf viele Umweltfaktoren als Extremstandorte betrachtet werden (Oettli 1904). Da die Felswände oft einer schnellen Verwitterung unterliegen, sind die Spalten, in denen *A. schleicheri* wurzelt, recht kurzlebig. *Agrostis schleicheri* muss demnach über Fähigkeiten von S-Strategen, R-Strategen und in gewissem Masse auch von K-Strategen verfügen. Die Selbstkompatibilität und die damit verbundene vergleichsweise grosse Fruchtproduktion können als Eigenschaften von R-Strategen gesehen werden. *Agrostis schleicheri* besitzt keine Fähigkeiten zur vegetativen (spaltenübergreifenden) Ausbreitung wie mehrere andere Felspflanzen (vgl. Oettli 1904) und ist deshalb auf die Verbreitung durch Diasporen angewiesen. Die Selbstkompatibilität dieser Art ist wahrscheinlich in Anpassung an die Kurzlebigkeit der Wuchsorte und das sporadische Auftreten geeigneter Standorte entstanden¹. Im übrigen ist die Wachstumsrate von *A. schleicheri* vergleichsweise gering, denn an produktiveren Standorten ist diese Art nicht konkurrenzfähig. Wie für *A. curtisii* wird deshalb für *A. schleicheri* eine S-R-Strategie postuliert.

¹ Gramineen besitzen ein Inkompatibilitätssystem, das auf 2 oder mehr Loci mit mehreren Allelen beruht und bei Polyploidisierung nicht zusammenbricht (Connor 1979).

Tabelle 39: Artvergleich bezüglich Ökologie, Phänologie und Variabilität. RT: Wiederholbarkeit insgesamt, RI: Wiederholbarkeit innerhalb der Populationen (zum Begriff der Wiederholbarkeit vgl. Kap. 8.1), VG: Versuchsgarten, NS: natürlicher Standort, HH: Horsthöhe bzw. maximale Blattlänge, F-Wert: Bereich der F-Werte der univariaten Varianzanalysen, Quelle: Hinweise auf Tabellen (T), Abbildungen (A) oder Kapitel (K) mit ausführlicheren oder ergänzenden Angaben.

	<i>A. curtisii</i>	<i>A. alpina</i>	<i>A. schleicheri</i>	Quelle
Chromosomenzahl (2n)	14	14	42	T19
Blattmorphologie	skleromorph	mesomorph-skleromorph	mesomorph-hygromorph	A29
Areal	Atlantikküste Westeuropas	Spanien bis Rumänien	Marokko bis Oesterreich	A15-17
Höhe ü.M. (m)	bis 1450	1400 - 3000	600 - 3250	T7
Substrat	pH tief, trocken, oft sandig	sauer bis basisch, eher trocken	Kalkfelsen, gute Wasservers.	K4.1-4.3
Blütenbiologie	selbstinkompatibel	selbstinkompatibel	selbstkompatibel	T20
Tageszeit der Anthese	Nacht	Nacht	Abend	T14
Anteil der Aehrchen mit Früchten an NS	17%	33%	54%	T16
Anteil der Aehrchen mit Früchten im VG	47%	53%	69%	T16
reproduktiver Aufwand (Blütenstände, Früchte)	gross	klein	gross	
Keimruhe ("primary dormancy")	gering	gross	unbedeutend	K5.7
Fähigkeit zur vegetativen Vermehrung	gering	mässig	keine	K7.2
postulierte Strategie nach Grime (1979)	S - R	S	S - R	K9.2
Variabilität bezüglich Grösse	++	++	++	A31
Variabilität bezüglich Form	+++	+++	+	A31
phänotypische Plastizität	++++	+	++	T31-35
regionale Unterschiede für Aehrchen (F-Wert)	5 - 13	1 - 3	3 - 9	T30
regionale Unterschiede für Blütenstand und Halm (F-Wert)	3 - 6	2 - 5	2 - 7	T30
Populationsunterschiede im VG für Aehrchen (F-Wert)	1 - 4	2 - 4	5 - 13	T31-33
Populationsunterschiede an NS für Aehrchen (F-Wert)	2 - 9	2 - 5	5 - 17	T31-33
Populationsunterschiede in VG für übrige Merkmale (F-Wert)	1 - 4	1 - 5	1.5 - 3.5	T31-33
Populationsunterschiede an NS für übrige Merkmale (F-Wert)	1 - 4	3 - 10	3 - 5	T31-33
RT für Aehrchen	0.7 - 0.9	0.5 - 0.7	0.4 - 0.7	T36
RI für Aehrchen	0.6 - 0.9	0.5 - 0.7	0 - 0.2	T36
RT für Blütenstand	0 - 0.3	0.3 - 0.5	0.1 - 0.3	T36
RI für Blütenstand	0.1 - 0.2	0 - 0.3	0 - 0.2	T36
Differenz VG-NS für Aehrchen (T-Wert)	3 - 9	0 - 3 (7)	1 - 9	T34
Differenz VG-NS für übrige Merkmale ohne HH (T-Wert)	3 - 8	0 - 8	0 - 13	T34
Populationsunterschiede in der Differenz für Aehrchen	gering	gross	gering	T34
Populationsunt. in der Differenz für übrige ohne HH	gering	gering	gross	T34

Die Arten der Alpina-Gruppe haben sehr spezifische Standortsansprüche. Für keine der drei Arten wurden bisher morphologisch unterscheidbare Ökotypen beschrieben (Romero Garcia et al. 1988). Dies deutet daraufhin, dass sie - im Gegensatz zu vielen anderen der Gattung *Agrostis* (vgl. z.B. Bradshaw 1960) - nicht in der Lage sind, sich an ein grosses Spektrum von Standortfaktoren genotypisch und phänotypisch anzupassen.

Bei *A. curtisii* sind nur kleine genotypisch bedingte Populationsunterschiede feststellbar. Gemäss Hamrick (1987) besteht zwischen Populationen allogamer, windbestäubter Arten mit grossem Genfluss - durchwegs Eigenschaften, die auch auf *A. curtisii* zutreffen - nur eine vergleichsweise geringe genetische Differenzierung². *Agrostis curtisii* wächst zudem in ausgedehnten, sich manchmal über ganze Landstriche erstreckenden Populationen, so dass Gendrift keine wichtige Rolle spielen dürfte. Die extrem grossen regionalen Unterschiede innerhalb dieser Art müssen auf phänotypische Anpassung an unterschiedliche klimatische Bedingungen zurückgeführt werden. Ihre phänotypische Plastizität ist wesentlich grösser als bei *A. alpina* und *A. schleicheri*.

Die starke genetische Differenzierung, die besonders bei *A. schleicheri*, aber auch bei *A. alpina* festgestellt wurde, deren Populationen oft klein sind, ist wohl meist eine Folge von Gendrift. Die geringen Korrelationen zwischen den morphologischen Merkmalen und den ökologischen Standortfaktoren (Tab. 39) können als Hinweise dafür interpretiert werden, dass nur ein geringer Teil der Populationsunterschiede selektionsbedingter Natur sein dürfte.

A. schleicheri unterscheidet sich in zwei wesentlichen Punkten von den zwei anderen untersuchten Arten: sie ist selbstkompatibel und hochpolyploid. Beides kann die Variabilität und die ökologischen Eigenschaften einer Art beeinflussen (Schlichting 1986, Levin 1983).

Arten, bei denen die Selbstbestäubung überwiegt, weisen innerhalb der Populationen tendenziell eine geringere Variabilität auf als vornehmlich allogame Arten. Zugleich sind jedoch die Unterschiede zwischen den Populationen grösser (Jain 1976, Levin 1978). *Agrostis schleicheri* ist da keine Ausnahme: die genotypische Variabilität der untersuchten morphologischen Merkmale innerhalb der Populationen ist sehr klein, die Unterschiede zwischen den Populationen dagegen sind ausgesprochen gross, viel grösser als bei den beiden selbstinkompatiblen Arten. Dies und die Populationsstruktur (viele kleine Populationen) deuten darauf hin, dass die meisten Populationen von *A. schleicheri* wahrscheinlich von einem einzigen Keimling abstammen. Aehnliche Verhältnisse wurden auch beim Farn *Asplenium ruta-muraria* gefunden, der wie *A. schleicheri* in kleinen, isolierten Populationen Kalkfelsen (aber auch Mauern) besiedelt und zur Selbstbefruchtung befähigt ist (Schneller 1991).

Durch Polyploidisierung entstehen in gewissem Sinne Makromutanten mit neuen physiologischen Eigenschaften und ökologischen Ansprüchen (Levin 1983). Polyploide unterscheiden sich deshalb in den ökologischen Eigenschaften oft stark von ihren diploiden Vorgängern und besiedeln andere Habitate.

² Unter ökotypischer Differenzierung ist die Entstehung einer genetischen Struktur in Anpassung an bestimmte ökologische Faktoren zu verstehen. Der übergeordnete Begriff der genetischen Differenzierung umfasst auch zufällige oder historisch bedingte Vorgänge wie Gendrift und Migration.

Zudem kann Polyploidie auch zu Veränderungen in Art und Ausmass der phänotypischen Plastizität führen (Schlichting 1986). Die geringere Variabilität der Aehrchenform bei *A. schleicheri* könnte eine Folge der stabilisierenden Wirkung der Polyploidie sein (Tal 1980).

Abschliessend kann festgehalten werden, dass sich die Unterschiede in der Lebensstrategie der Arten der Alpina-Gruppe so in der Variabilität ihrer Populationen niederschlagen, wie es aufgrund der Ergebnisse und Modelle anderer Autoren (Jain 1976, Levin 1978 und 1983, Schlichting 1986) zu erwarten ist. Den stärksten Einfluss auf die genetische Differenzierung der untersuchten Arten haben vermutlich Blütenbiologie, Populationsgrösse und Genfluss.

10. Zusammenfassung

Im Zentrum der vorliegenden Arbeit steht die vergleichende Untersuchung der Variabilität der drei verwandten Arten *Agrostis curtisii* ($2n=14$), *A. alpina* ($2n=14$) und *A. schleicheri* ($2n=42$), die als Alpina-Gruppe angesprochen werden. Die morphologischen Gemeinsamkeiten zwischen den drei Arten bestehen hauptsächlich im Bereich der Aehrchen. Am besten geeignet zur Unterscheidung der Arten der Alpina-Gruppe ist die Gestalt der Blätter. Mit Hilfe der Diskriminanzanalyse lassen sich auch einzelne Aehrchen mit grosser Sicherheit identifizieren. *A. schleicheri* wurde gelegentlich als Unterart von *A. alpina* eingestuft. Hinweise dafür, dass sich diese beiden Arten innerhalb der Alpina-Gruppe besonders nahe stehen, gibt es jedoch bei Berücksichtigung aller untersuchten morphologischen Merkmale nicht. Unterschiede in der phänotypischen Variabilität zwischen den drei Arten wurden nur für die Aehrchenmerkmale festgestellt.

Im Gegensatz zu anderen entsprechend untersuchten Arten der Gattung *Agrostis* blühen *A. curtisii* und *A. alpina* des Nachts. Die Anthese von *A. schleicheri* findet am Abend statt. Infolge der Selbstkompatibilität ist die Fruchtproduktion bei *A. schleicheri* im allgemeinen wesentlich grösser als bei den andern beiden Arten der Alpina-Gruppe, die selbstinkompatibel sind.

Bei *A. alpina* und *A. schleicheri* handelt es sich um Gebirgsarten. *Agrostis curtisii* besitzt ein atlantisches Verbreitungsgebiet. Die drei Arten unterscheiden sich stark in ihren ökologischen Ansprüchen. *Agrostis curtisii* bevorzugt trockenere Standorte auf saurem Substrat. *Agrostis alpina* ist oberhalb der Waldgrenze an konkurrenzarmen Standorten auf unterschiedlichem Substrat anzutreffen (windgefegte Stellen mit kurzer Schneebedeckungsdauer, Kalk und Silikat). *Agrostis schleicheri* wächst fast ausschliesslich in Spalten von Kalkfelsen, meist in einem Höhenbereich von 600 bis 2200 m ü. Meer.

In 1700 bis 2100 m ü. M. auf kalkhaltigem Untergrund können in den Alpen *A. schleicheri* und *A. alpina* gelegentlich gemeinsam angetroffen werden. An einem solchen Standort wurden Pflanzen mit $2n=28$ Chromosomen gefunden, bei denen es sich vermutlich um Hybriden der beiden Arten handelt. Der Versuch, solche Hybriden im Versuchsgarten künstlich herzustellen, ist nicht gelungen. Die Hybriden *A. schleicheri* x *A. curtisii* und *A. alpina* x *A. curtisii* hingegen konnten erzeugt werden. Alle Hybriden zeichnen sich durch eine gestörte Meiose der Pollenmutterzellen und durch dünne, sich nicht öffnende Antheren aus. Diejenigen der beiden diploiden Arten sind etwa intermediär. Hybriden der diploiden Arten und der hexaploiden *A. schleicheri* ähneln stark der letztgenannten Art.

Als Bezugsrahmen für die Interpretation der Populationsuntersuchungen wurde das Modell von Grime (1977) herangezogen, das von drei primären Lebensstrategien ausgeht: C-Strategen ("competitors"), R-Strategen ("ruderals") und S-Strategen ("stresstolerators"). Für *A. alpina* wird eine S-Strategie postuliert, für *A. curtisii* und *A. schleicheri* eine S-R-Strategie.

Agrostis alpina und *A. schleicheri* wachsen oft in kleinen, isolierten Populationen, zwischen denen nur in sehr geringem Masse Genfluss bestehen dürfte. *A. curtisii* hingegen bildet ausgedehnte Bestände. *A. schleicheri* unterscheidet sich in zwei wesentlichen Punkten von den andern beiden Arten: sie ist hochpolyploid und selbstkompatibel.

Die Beziehungen zwischen der Lebensstrategie der Arten der Alpina-Gruppe und der Variabilität ihrer Populationen sind derart, wie es aufgrund der Ergebnisse und Modelle anderer Autoren zu erwarten ist. Den

stärksten Einfluss auf die genetische Differenzierung der untersuchten Arten haben vermutlich Blütenbiologie, Populationsgrösse und Genfluss.

Bei *A. curtisii* sind nur kleine genotypisch bedingte Populationsunterschiede feststellbar. Dies ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, dass diese Art ausgedehnte Bestände bildet, zwischen denen ein grosser Genfluss herrschen dürfte. Bei *A. alpina* hingegen, die in meist kleinen, isolierten Populationen wächst, ist eine starke genetische Differenzierung festzustellen. Ursache dafür ist vermutlich hauptsächlich Gendrift. Bei der selbstkompatiblen *A. schleicheri* ist die genotypische Variabilität der untersuchten morphologischen Merkmale innerhalb der Populationen sehr klein, die Unterschiede zwischen den Populationen dagegen sind ausgesprochen gross, viel grösser als bei den beiden selbstinkompatiblen Arten. Neben Gendrift ist vermutlich hauptsächlich die Selbstkompatibilität Ursache dieser starken genetischen Differenzierung.

Literaturverzeichnis

- Agnew, A.D.Q. & Flux, J.E.C. 1970: Plant dispersal by hares (*Lepus capensis* L.) in Kenya. *Ecology* 51(4), 735-737.
- Anderson, E. 1949: Introgressive hybridization. Wiley & Sons, New York.
- Aseginolaza Iparragirre, C. et al. 1984: Catalogo floristico de Alava, Vizcaya y Guipuzcoa. Vitoria-Gasteiz, 1.020-1.021.
- Bak, P. & Chen, K. 1991: Self-organized criticality. *Scientific American* January 1991.
- Baker, H.G. 1972: Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology* 53(6), 997-1010.
- Bannister, P. 1978: Flowering and shoot extension in heath plants of different geographical origin. *J. Ecol.* 66, 117-131.
- Béguin, C. 1972: Contribution à l'étude phytosociologique et écologique du Haut-Jura. *Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz* 54.
- Björkman, S.O. 1951: Chromosome studies in *Agrostis*. (A preliminary report). *Hereditas* 37, 465-468.
- Björkman, S.O. 1954: Chromosome Studies in *Agrostis* II. *Hereditas* 40, 254-258.
- Björkman, S.O. 1960: Studies in *Agrostis* and related genera. *Symbolae Botanicae Upsalienses* 17(1), 1-112.
- Bookstein, F.L. 1978: The measurement of biological shape and shape change. *Lecture Notes in Biomathematics*, 24.
- Bradshaw, A.D. 1958: Natural hybridization of *Agrostis tenuis* Sibth. and *A. stolonifera* L. *New Phytol.* 57, 66-84.
- Bradshaw, A.D. 1960: Population differentiation in *Agrostis tenuis* Sibth. III. Populations in varied environments. *New Phytol.* 59, 92-103.
- Bradshaw, A.D. 1965: Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13, 115-155.

- Braun-Blanquet, J. 1923: L'origine et le développement des flores dans le Massif Central de France. L'homme, Paris.
- Braun-Blanquet, J. 1930: Zentralalpen und Tatra, eine pflanzensoziologische Parallele. Veröff. geobot. Inst. Rübel 6, 81-123.
- Braun-Blanquet, J. 1948: La végétation alpine des Pyrénées orientales. Comm. S.I.G.M.A. 98.
- Braun-Blanquet, J. 1958: Ueber die obersten Grenzen pflanzlichen Lebens im Gipfelbereich des Schweizerischen Nationalparks. Ergebn. Wiss. Unters. Schweiz. Nationalpark N. F. 6 39, 119-142.
- Braun-Blanquet, J. 1964: Pflanzensoziologie (3. Aufl.). Springer Verlag, Wien.
- Braun-Blanquet, J. 1969: Die Pflanzengesellschaften der rätischen Alpen im Rahmen ihrer Gesamtverbreitung. I. Teil. Bischofsberger & Co., Chur.
- Braun-Blanquet, J., Pinto da Silva, A.R. & Rozeira, A. 1964: Résultats de trois excursions géobotaniques à travers le Portugal septentrional et moyen. III. Landes à cistes et ericacées (*Cisto-Laveduletea* et *Calluno-Ulicetea*). Agronomia Lusitana 23(4), 229-313.
- Braun-Blanquet, J. & Rübel, E. 1932-35: Flora von Graubünden. Veröff. geobot. Inst. Rübel 7, 116-121.
- Briggs, D. & Walters, S.M. (2. ed.) 1984: Plant variation and evolution. Cambridge University Press, Cambridge.
- Brockmann-Jerosch, H. 1907: Die Flora des Puschlav (Bezirk Bernina, Kanton Graubünden). Diss. Univ. Zürich.
- Clarkson, D.T. 1967: Phosphorus supply and growth rate in species of *Agrostis* L. J. Ecol. 55, 111-118.
- Clayton, W.D. & Cope, T.A. 1980: The chorology of Old World species of *Gramineae*. Kew Bulletin 35(1), 135-171.
- Clayton, W.D. & Renvoize, S.A. 1986: Genera Graminum. Grasses of the World. Kew Bulletin additional series XIII.
- Clément, B. & Touffet, J. 1981: Vegetation dynamics in Brittany heathlands after fire. Vegetatio 46, 157-166.
- Conert, H.J. 1989: *Agrostis*. In: Hegi, G.: Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Lieferung 5, Bg. 21-25. Verlag Paul Parey, Berlin, 333-357.

- Connor, H.E. 1979: Breeding systems in the grasses: a survey. *New Zealand J. Bot.* 17, 547-574.
- Connor, H.E. 1987: Reproductive biology in the grasses. In: Soderstrom, T.R. et al. (ed.): *Grass systematics and evolution*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C., 117-132.
- Cook, R. 1980: The biology of seeds in the soil. In: Solbrig, O.T. (ed.): *Demography and evolution in plant populations*. Bot. Monographs 15, 107-129.
- Darlington, C.D. & La Cour, L.F. 1976: *The handling of chromosomes* (ed. 6). Allen & Unwin, London.
- Davies, W.E. 1953: The breeding affinities of some British species of *Agrostis*. *Brit. Agric. Bull.* 5, 313-316.
- de Wet, J.M.J. 1980: Origins of polyploids. In: Lewis, W.H. (ed.) 1980: *Polyploidy. Biological relevance*. Plenum Press, New York, 3-15.
- Ellenberg, H. 1979: *Zeigerwerte der Gefässpflanzen Mitteleuropas* (2. Aufl.). *Scripta Geobotanica* 9.
- Ellenberg, H. 1982: *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen* (3. Aufl.). Ulmer, Stuttgart.
- Falconer, D.S. 1984: *Einführung in die quantitative Genetik*. Ulmer, Stuttgart.
- Förderer, L. 1982: *Biosystematische Untersuchungen an einheimischen Agrostis L.* Diplomarbeit an der Universität Zürich (unpubl.).
- Fouillade, M. 1932: Sur les *Agrostis alba, vulgaris, castellana* et leurs hybrides. *Bull. Soc. Bot. France* 79, 789-804.
- Freund, J.R. & Littell, R.C. 1981: *SAS for Linear Models. A guide to the ANOVA and GLM procedures*. SAS Institute Inc. Cary NC.
- Frey, W. 1977: Wechselseitige Beziehungen zwischen Schnee und Pflanze - eine Zusammenstellung anhand von Literatur. *Mitteilungen des Eidg. Inst. für Schnee- und Lawinenforschung* 34.
- Froud-Williams, R.J., Chancellor, R.J. & Drennan, D.S.H. 1983: Influence of cultivation regime upon buried weed seeds in arable cropping systems. *J. Appl. Ecology* 20, 199-208.
- Funtowicz, S.O. & Ravetz, J.R. 1990: *Uncertainty and quality in science for policy. Theory and Decision Library Series A: Philosophy and Methodology of the Social Sciences* 15.

- Gadd, I. 1955: Germination of seeds of New Zealand browntop, *Agrostis tenuis* Sibth. Proc. Intern. Seed Testing Assoc. 20, 29-45.
- Galland, P. 1982: Etude de la végétation des pelouses alpines au Parc National Suisse. Thèse, Univ. Neuchâtel.
- Géhu, J.M. & Géhu-Franck, J. 1973: Contribution à l'étude phytosociologique des landes du sud-ouest de la France. Colloques Phytosociologiques 2, 75-89.
- Gloaguen, J.-C. & Touffet, J. 1973: La végétation des landes des monts d'arrée. Colloques Phytosociologiques 2, 225-233.
- Gray, A.J. & Bates, H.E. 1979: The breeding system of *Agrostis setacea*. Ann. Rep. Institute of Terrestrial Ecology 1978, 85-86.
- Gray, A.J. 1988: Demographic and genetic variation in a post-fire population of *Agrostis curtisii*. Acta Oecologica /Ecol. Plant. 9(1), 31-41.
- Gray, A.J., Stevens, D. & Ambrosen, H.E. 1985: Demographic genetics of the perennial heathland grass *Agrostis curtisii*. Ann. Rep. Institute of Terrestrial Ecology 1985, 96-100.
- Greenacre, M.J. 1984: Theory and applications of correspondence analysis. Academic Press, London.
- Greuter, W. & Scholz, H. 1980: *Agrostis merxmuelleri* (Gramineae), eine neue Art aus dem griechisch-albanischen Grenzgebiet. Mitt. Bot. München 16 Beih., 23-27.
- Grime, J.P. 1977: Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. Amer. Natur., 111, 1169-1194.
- Grime, J.P. 1979: Plant strategies and vegetation processes. Wiley & Sons, Chichester.
- Hamrick, J.L. 1987: Gene flow and distribution of genetic variation in plant populations. In: Urbanska, K.M. (ed.): Differentiation patterns in higher plants. Academic Press, London, 53-67.
- Harper, J.L. 1977: The population biology of plants. Academic Press, London.
- Hartung, J. & Elpelt, B. 1984: Multivariate Statistik. Lehr- und Handbuch der angewandten Statistik. Oldenbourg Verlag, München.
- Hartung, J., Elpelt, B. & Klösener, K.-H. 1984: Statistik. Lehr- und Handbuch der angewandten Statistik. Oldenbourg Verlag, München.

- Hess, H.E., Landolt, E. & Hirzel, R. 1967-1972: Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. 3 Bände. Birkhäuser, Basel.
- Hill, M.O. & Stevens, P.A. 1981: The density of viable seeds in soils of forest plantations in upland Britain. *J. Ecol.* 69(2), 693-709.
- Holmgren, P.K., Holmgren, N.H. & Barnet, L.C. 1990: Index Herbariorum Part I: The Herbaria of the World. *Regnum Veg.* 120.
- Hosmer, D.W. & Lemeshow, S. 1989: Applied logistic regression. Wiley & Sons, New York.
- Hubbard, C.E. 1973: Gräser. Ulmer, Stuttgart.
- Humphries, J.M., Bookstein, F.L., Chernoff, B., Smith, G.R., Elder, R.L. & Poss, S.G. 1981: Multivariate discrimination by shape in relation to size. *Syst. Zool.* 30(3), 291-308.
- Ivimey-Cook, R.B. 1959: Biological Flora of the British Isles, *Agrostis setacea* Curt. *J. Ecol.* 47, 697-706.
- Jain, S.K. 1976: The evolution of inbreeding in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7, 469-495.
- Jeník, J., Bures, L. & Buresová, Z. 1983: Revised flora of Velká Kotlina cirque, the Sudeten Mountains, I. *Preslia* 55, 25-61.
- Jones, K. 1956: Species differentiation in *Agrostis*. I. Cytological relationships in *A. canina* L. *J. Genet.* 54, 370-376.
- Kuhn, T.S. 1988: Die Struktur wissenschaftlicher Revolutionen (9. Aufl.). Suhrkamp, Frankfurt am Main.
- Küpfer, P. 1974: Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées. *Boissiera* 23.
- Legatt, C.W. 1946: Germination of seeds of three species of *Agrostis*. *Canadian J. Research Sec. C* 24, 7-21.
- Levin, D.A. 1978: Genetic variation in annual phlox: self-compatible versus self-incompatible species. *Evolution* 32(2), 245-263.
- Levin, D.A. 1983: Polyploidy and novelty in flowering plants. *Am. Nat.* 122(1), 1-25.

- Liem, A.S.N. 1980: Effects of light and temperature on anthesis of *Holcus lanatus*, *Festuca rubra* and *Poa annua*. Grana 19, 21-29.
- Linder, A. & Berchtold, W. 1982: Statistische Methoden III. Birkhäuser Verlag, Basel.
- Lüdi, W. 1921: Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales und ihre Sukzession. Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz 9.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967): The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- Maire, R. 1953: Flore de l'Afrique du nord, Vol II: *Monocotyledonae*. Lechevallier, Paris, 116-135.
- Meisterhans, E. 1988: Vegetationsentwicklung auf Skipistenplanierungen in der alpinen Stufe bei Davos. Veröff. geobot. Inst. Rübel 97.
- Metcalf, C.R. 1960: Anatomy of the monocotyledons I. *Gramineae*. Clarendon Press, Oxford.
- Milton, W.E.J. 1936: The buried viable seeds of enclosed and unenclosed hill land. Welsh Plant Breed. Sta. Ser. H 14, 58-86.
- Müller, P. 1977: Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen (2. Aufl.). Veröff. geobot. Inst. Rübel 61.
- Noirfalise, A. & Vanesse, R. 1976: Heathlands of Western Europe. Council of Europe, Nature and Environment Series 12.
- Nygren, A. 1962: Artificial and natural hybridization in European *Calamagrostis*. Symbolae Botanicae Upsalienses, 17(3).
- Oberdorfer, E. 1957: Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Pflanzensoziol. (Jena) 10.
- Oberdorfer, E. 1979: Pflanzensoziologische Exkursionsflora (4. Aufl.). Ulmer, Stuttgart.
- Oettli, M. 1904: Beiträge zur Oekologie der Felsflora. Jb. St. Gall. Naturw. Ges. 1903.
- Osborne, B.A. & Whittington, W.J. 1981: Eco-physiological aspects of inter-specific and seasonal variation in nitrate utilization in the genus *Agrostis*. New Phytol. 87, 595-614.
- Ost, F. 1984: Faktorenanalyse. In: Fahrmeir, L. & Hamerle, A. (Hrsg.) 1984: Multivariate statistische Verfahren. Walter de Gruyter, Berlin., 575-662.

- Ozenda, P. 1985: La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen. Masson, Paris.
- Paunero, E. 1947: Las especies españolas del género *Agrostis*. An. Jard. Bot. Madrid 7, 561-644.
- Pawlowski, B. 1935: Ueber die Klimaxassoziation in der alpinen Stufe der Tatra. Bull. Acad. Polon. Sci. Lettr., Cl. Sci. Math.-nat., Sér. B, 115-146.
- Peart, M.H. 1979: Experiments on the biological significance of the morphology of seed-dispersal units in grasses. J. Ecol. 67, 843-863.
- Philipson, W.R. 1937: A revision of the British species of the genus *Agrostis* Linn. J. Linn. Soc. London, Bot. 51, 73-151.
- Pignatti, S. 1982: Flora d'Italia. Vol. 3, 562-574. Edagricole.
- Popper, K.R. 1976: Logik der Forschung (6. Aufl.). J.C.B. Mohr (Paul Siebeck), Tübingen.
- Press, S.J. & Wilson, S. 1978: Choosing between logistic regression and discriminant analysis. J. Amer. Statistical Association 73(364), 699-705.
- Rabinowitz, D. & Rapp, J.K. 1981: Dispersal abilities of seven sparse and common grasses from a Missouri prairie. Amer. J. Bot. 68(5), 616-624.
- Rathcke, B. & Lacey, E.P. 1985: Phenological patterns of terrestrial plants. Ann. Rev. Ecol. Syst., 179-214.
- Reyment, R.A., Blackith, R.E. & Campbell, N.A. 1984: Multivariate morphometrics. Academic Press, London.
- Romero García, A.T., Blanca, G. & Morales Torres, C. 1987: *Linkagrostis*, un género nuevo de la familia *Poaceae*. Candollea 42(1), 379-388.
- Romero García, A.T., Blanca López, G. & Morales Torres, C. 1988: Revisión del género *Agrostis* L. (*Poaceae*) en la Península Ibérica. Ruizia 7.
- Rozé, F. & Forgeard, F. 1982: Evolution de la minéralisation de l'azote dans des sols de landes incendiées et non incendiées de la région de Paimpont (Bretagne, France). Acta Œcologica /Œcol. Plant. 3(17), 249-268.
- Sakai, A. & Larcher, W. 1987: Frost survival of plants. Responses and adaptation to freezing stress. Ecological Studies 62.

- SAS Institute, Inc. 1982: SAS User's Guide: Basics, 1982 Edition. SAS Institute Inc., Cary NC.
- SAS Institute, Inc. 1983: SUGI Supplemental Library User's Guide, 1983 Edition. SAS Institute Inc., Cary NC.
- SAS Institute, Inc. 1985: SAS User's Guide: Statistics, 1985 Edition. SAS Institute Inc., Cary NC.
- Savulescu, T. 1972: Flora Reipublicae Socialisticae Romania, Band XII. Editio Academiae Reipublicae Socialisticae Romania, 147-164.
- Schlichting, C.D. 1986: The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17, 667-693.
- Schneller, J.J. 1991: Besiedlungsstrategie und Populationsentwicklung am Beispiel des Farns *Asplenium ruta-muraria*. In: Schmid, B. & Stöcklin, J. (Hrsg.): *Populationsbiologie der Pflanzen*. Birkhäuser, Basel, 53-61.
- Schroeter, C. 1926: Das Pflanzenleben der Alpen. Eine Schilderung der Hochgebirgsflora. Albert Raustein, Zürich, 343-346.
- Siegel, S. & Castellan, N.J., Jr. 1988: *Nonparametric statistics*. McGraw-Hill, New York.
- Simpson, G.M. 1990: *Seed dormancy in grasses*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sokolovskaya A..P. 1938: A caryo-geographical study of the genus *Agrostis*. *Cytologia* 8, 452-467.
- Soó, R. 1930: Vergleichende Vegetationsstudien – Zentralalpen-Karpathen-Ungarn – nebst kritischen Bemerkungen zur Flora der Westkarpathen. *Veröff. geobot. Inst. Rübel* 6, 237-322.
- Söyrinki, N. 1954: Vermehrungsökologische Studien in der Pflanzenwelt der Bayerischen Alpen I. *Ann. Bot. Soc. 'Vanamo'* 27(1), 17-20,90.
- Spinner, H. 1918: La distribution verticale et horizontale des végétaux vasculaires dans le Jura Neuchâtelois. *Mém. Univ. Neuchâtel* 2.
- Splechtner, F. 1922: Studien über die Blüh- und Befruchtungsverhältnisse einiger Klone und Populationen von *Agrostis stolonifera* L. *Angew. Botanik* 4, 250-257.
- Stace, C.A. (ed.) 1975: *Hybridization and the flora of the British Isles*. Academic Press, London.
- Stebbins, G.L. 1971: *Chromosomal evolution in higher plants*. Arnold, London.

- Stebbins, G.L. 1980: Polyploidy in plants: unsolved problems and prospects. In: Lewis, W.H. (ed.): Polyploidy. Biological relevance. Plenum Press, New York, 495-520.
- Steinberg, D. & Colla, P. 1991: Logistic Regression. A supplementary module for SYSTAT and SYGRAPH. Systat Inc., Evanston IL.
- Steinhausen, D. & Langer, K. 1977: Clusteranalyse, Einführung in die Methoden und Verfahren der automatischen Klassifikation. Walter de Gruyter, Berlin.
- Sultan, S.,E. 1987: Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. *Evolutionary Biology* 21, 127-178.
- Tal, M. 1980: Physiology of polyploids. In: Lewis, W.H. (ed.): Polyploidy. Biological relevance. Plenum Press, New York, 61-75.
- Thompson, K. & Grime, J.P. 1979: Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J. Ecol.* 67(3), 893-921.
- Thompson, K. & Grime, J.P. 1983: A comparative study of germination responses to diurnally-fluctuating temperatures. *J. Appl. Ecol.* 20, 141-156.
- Toole, V.K. & Koch, E.J. 1977: Light and temperature controls of dormancy and germination in bentgrass seeds. *Crop Science* 17, 806-811.
- Tsvelev, N.N. 1984: Grasses of the Soviet Union. Part. 1. Russian Translations Series 8, 482-506.
- Tutin, T.G. 1980: *Agrostis* L. In: Tutin et al. (ed.): *Flora Europaea* Vol. 5. Cambridge University Press, Cambridge, 232-235.
- Urbanska, K.M. & Schütz, M. 1986: Reproduction by seed in alpine plants and revegetation research above timberline. *Bot. Helv.* 96(1), 43-60.
- Valdés, B., Talavera, S. & Fernández-Galiano, E (ed.) 1987: *Flora Vascular de Andalucía Occidental* Band 3. Ketres Editora S.A., Barcelona, 336-341.
- Vanden Berghen, C. 1973: Les landes à *Erica vagans* de la haute soule (Pyrénées atlantiques, France). *Colloques Phytosociologiques* 2, 91-96.
- Van Valen, L. 1978: The statistics of variation. *Evolutionary Theory* 4, 33-43.
- Vetterli, L. 1982: Alpine Rasengesellschaften auf Silikatgestein bei Davos. *Veröff. geobot. Inst. Rübel* 76.

- Vierhapper, F. 1930: Vergleichende Studien über Pflanzenassoziationen der Nordkarpathen und Ostalpen. Veröff. geobot. Inst. Rübel 6, 134-166.
- Vigo I Bonada, J. 1983: El poblament vegetal de la Vall de Ribes. I. Generalitats Catàleg florístic. Acta Botanica Barcinonensia 35, 713-717.
- Vovk, O.G. 1966: On the periods and rythms of floescence of Ukrainian Bentgrasses (Genus *Agrostis* L.) (in Russisch mit engl. Zusammenfassung). Ukrajins'kij Bot. Zurnal 23(4), 30-36.
- Welten, M. & Sutter, R. 1982: Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen der Schweiz. Birkhäuser, Basel.
- West, G.C. & Peyton, L.J. 1980: Food habitats of Lapland Longspurs during spring migration. Canadian Field-Naturalist 94(4), 451-545.
- Whelan, R.J. 1986: Seed dispersal in relation to fire. In: Murray, D.R.: Seed dispersal. Academic Press, Australia, 237-272.
- Widén, K.-G. 1971: The genus *Agrostis* L. in eastern Fennoscandia. Taxonomy and distribution. Flora Fennica 5.
- Wilkinson, L. 1988a: SYSTAT: The system for statistics. Systat Inc., Evanston IL.
- Wilkinson, L. 1988b: SYGRAPH. Systat Inc., Evanston IL.

Anhang A:

Übersicht zu den Verpflanzungen

Pop.	Ort	Koordinaten		Höhe ü.M. (m)	Datum des 1. Besuchs	Anz. Verpfl.	Datum des 2. Besuchs	Anz. Verpfl.	Anz. Verpfl.	Anzahl blühende Pflanzen			Standort
										total	am NS im VG	am NS und im VG	
<i>Agrostis curtisii</i>													
CA	Carnac	47.58	-3.08	20	3. Sep 84	5			5	5	4	4	Heide
CB	Vendas Novas	38.69	-8.49	100	23. Jul 84	4			4	4	4	4	Heide in lichtem Pinusforst
CC	Carnac	47.58	-3.08	20	8. Sep 84	6			6	5	4	4	Rasen in Waldlichtung
CCL	Cloâtre	48.46	-3.71	230	5. Sep 84	5			5	5	3	3	Heide
CE	Esposende	41.52	-8.6	120	26. Jul 84	4			4	4	4	4	Pinusforst
CF	Facture	44.64	-0.96	15	19. Okt 83	4			4	4	4	4	Heide an Strassenrand (Tritt)
CFF	Mira	40.47	-8.69	60	26. Jul 84	5			5	5	5	5	Pinusforst
CG	Montalegre	41.82	-7.81	1050	26. Jul 84	4			4	4	4	4	Heide
CL	Leiria	39.76	-8.81	100	28. Jul 84	4			4	4	3	3	lichter Pinusforst
CLA	Lannéanon	48.46	-3.78	290	5. Sep 84	5			5	5	2	2	Heide
CM	Marcheprime	44.71	-0.85	15	18. Okt 83	4			4	4	4	4	Heide an Waldrand
CMO	Morlaix	48.61	-3.85	10	6. Sep 84	4			4	4	2	2	Strassenbord neben Kastanien
CP	Portolegre	39.3	-7.36	1000	23. Jul 84	5			5	5	3	3	Heide
CSA	Sarzedas	39.85	-7.69	420	24. Jul 84	4			4	4	3	3	Pinusforst
CSE	Sela	40.41	-7.71	580	24. Jul 84	4			4	4	4	4	Pinusforst
CSF	St.Gilde	47.52	-2.03	60	20. Okt 83	4			4	4	4	3	Strassenbord an Waldrand
CSW	St.Gilde	47.52	-2.03	60	20. Okt 83	4			4	3	4	2	Waldrand (Tritteinfluss)
CT	Carnac	47.58	-3.08	20	4. Sep 84	5			5	0	4	0	Rasen unter starkem Tritt
CV	Vila Real	41.33	-7.67	750	25. Jul 84	4			4	4	4	4	Heide
<i>Agrostis alpina</i>													
AA	Sântis	743110	234890	2050	4. Okt 82	10			10	9	4	4	Rasen
AB	Klausenpass	706100	193310	2230	25. Aug 83	9			9	9	8	7	felsiger Rasen
ABE	Bex	572730	119930	2070	21. Aug 84	8			8	8	1	1	felsiger Rasen
AF	Filmserstein	738500	193550	2550	4. Jul 83	6			6	0	5	0	Rasen
AFI	First	737135	211700	2040	18. Aug 83	11			11	11	7	7	felsiger Rasen auf Grat
AG	Griqna	751350	90950	2210	7. Sep 83	8			8	6	8	6	felsiger Rasen
AGS	Pilatus	662900	205900	1300	20. Jul 83	1			1	0	1	0	Blockschutt in Fichtenwald
AH1	Hockenalp	624600	140570	2360	29. Sep 83	1			1	1	1	1	felsiger Rasen
AH2	Hockenalp	624450	140875	2510	29. Sep 83	6			6	8	0	0	steiniger Boden auf Kuppe
AH3	Hockenalp	624500	140680	2410	29. Sep 83	5			5	5	4	3	Felsband
AL	Lötzelalp	746875	237030	1720	8. Aug 83	8	4. Aug 84	1	9	9	9	9	Felsband
ALB	Leukerbad	613875	138750	2420	1. Okt 83	7			7	7	6	6	Rasen

Anhang A:

Fortsetzung

Pop.	Ort	Koordinaten		Höhe ü.M. (m)	Datum des 1. Besuchs	Anz. Verpfl.	Datum des 2. Besuchs	Anz. Verpfl.	Anz. Verpfl. total	Anzahl blühende Pflanzen			Standort
										am NS	im VG	am NS und im VG	
AO1	Oberalppass	694250	169200	2300	1. Sep 83	7			7	2	4	1	Rasen auf Kuppe
AO2	Oberalppass	694300	168775	2100	1. Sep 83	7			7	2	7	2	Felsband
AP1	Pilatus	662000	203525	2100	24. Aug 83	7	16. Aug 84	0	7	8	6	6	Felsband
AP2	Pilatus	661100	202800	2050	24. Aug 83	4	16. Aug 84	0	4	4	4	4	Rasen
AP3	Pilatus	661900	203350	2040	24. Aug 83	4	16. Aug 84	0	4	2	1	1	Felswand
AP4	Pilatus	661800	203300	2040	16. Aug 84	2			2	0	0	0	Felswand
APS	Pilatus	661100	202800	2050	14. Jul 83	5	16. Aug 84	0	5	1	5	1	Felsband
AS1	Säntis	745000	236100	1940	8. Aug 83	3			3	0	3	0	Felsblock und Rasen
AS2	Säntis	745900	236125	1900	8. Aug 83	11			11	6	10	4	Felsband
ASA	Säntis	743110	234890	2050	30. Aug 84	9			9	9	0	0	Rasen
ASE	Ebenalp	740040	238240	1800	4. Aug 84	0			0	1	0	0	Felsband
AT	Totalp	782285	189800	2260	30. Aug 83	9	20. Sep 84	0	9	9	6	6	Schutt
AV	Valle Genova	853000	120000	2120	9. Sep 83	10			10	8	10	8	Rasen
AW1	Davos	781825	188500	2330	19. Aug 83	8	20. Sep 84	0	8	8	4	4	Schutt
AW2	Davos	782100	189200	2260	19. Aug 83	8	20. Sep 84	0	8	7	6	6	Rasen auf Kuppe
AW3	Davos	780900	189200	2540	19. Sep 83	12			12	11	6	5	Rasen
<i>Agrostis schleicheri</i>													
SA	Weisstannen	746800	213600	1030	13. Jun 83	5	9. Jul 84	3	8	6	4	2	Felsblock
SAA	Aareschlucht	658720	174670	650	3. Jul 84	2			4	4	2	2	Felswand
SAS	Aareschlucht	659325	174250	640	28. Sep 83	6	3. Jul 84	2	8	5	5	4	Felswand
SB1	Bex	574650	122325	1250	3. Aug 83	11	21. Aug 84	1	12	8	7	5	Felsblock
SB2	Bex	573250	119100	1790	3. Aug 83	14	21. Aug 84	1	15	9	11	5	Felsblock
SB3	Bex	574800	122300	1260	22. Aug 84	0			0	0	0	0	Felsblock
SB4	Bex	574850	122310	1260	22. Apr 84	1			1	1	0	0	Felsblock
SB5	Bex	574600	122490	1200	22. Aug 84	1			1	1	1	1	Schutt
SC	Appenzell	748000	241800	1230	23. Jun 83	13	11. Jul 84	3	16	11	7	4	Felswand
SE1	Kandersteg	617180	146625	1340	22. Sep 84	3			3	3	1	1	Felsblock in Fichtenwald
SE2	Kandersteg	617140	146310	1360	22. Sep 84	4			4	3	2	1	Felswand und Schutt
SE3	Kandersteg	617210	146300	1360	22. Sep 84	2			2	1	1	0	Felswand
SE4	Kandersteg	617300	146790	1320	22. Sep 84	3			3	4	3	3	Schutt
SG	Giessbachfälle	644425	176125	570	5. Jul 83	11	3. Jul 84	2	13	8	7	3	Felswand und Rasen
SGR	Grigna	751750	90800	1760	7. Sep 83	9			9	9	5	5	Felsband
SH	Hirsegg	643460	188700	1090	7. Aug 84	6			6	6	5	5	Felsband in Weide
SHF	Hinterhorbis	676360	186850	1370	29. Jun 83	7	13. Aug 84	2	9	6	6	3	Felswand

Anhang A:

Fortsetzung

Pop.	Ort	Koordinaten		Höhe ü.M. (m)	Datum des 1. Besuchs	Anz. Verpfl.	Datum des 2. Besuchs	Anz. Verpfl.	Anz. Verpfl. total	Anzahl blühende Pflanzen			Standort
										am NS	im VG	am NS und im VG	
SHH	Hinterhorbis	675975	187200	1160	29. Jun 83	6	13. Aug 84	3	9	4	5	2	Felswand
SHI	Hirsegg	643300	189350	1210	19. Jul 83	10	7. Aug 84	2	12	9	7	4	Blockschutt in Fichtenwald
SHR	Hirsegg	643500	188550	1090	7. Aug 84	2			2	2	0	0	Blockschutt in Fichtenwald
SJ1	Recullet	484750	123150	1200	26. Jul 83	1			1	1	0	0	Schutt an Wegrand
SJ2	Recullet	484875	123225	1400	26. Jul 83	4			4	2	1	1	Felsband
SJ3	Recullet	485000	124000	1520	26. Jul 83	14			14	11	10	10	Felsband
SK1	Sunnendössli	667350	195000	1320	11. Aug 83	7	21. Sep 84	3	10	9	10	8	Felswand
SK2	Sunnendössli	667750	194950	1480	11. Aug 83	9	21. Sep 84	0	9	8	7	5	Felsblock
SKL	Klausenpass	703875	192100	1600	25. Aug 83	9			9	8	6	6	Felswand
SL	Lötzelalp	746875	237030	1720	8. Aug 83	9	4. Aug 84	0	9	5	7	5	Felsband
SO	Appenzell	748250	242500	1080	23. Jun 83	6	11. Jul 84	3	9	6	8	5	Felsblock
SP1	Pilatus	661800	203300	2040	14. Jul 83	10	13. Sep 84	3	13	7	6	2	Felswand
SP3	Pilatus	661900	203350	2040	24. Aug 83	1	4. Aug 84	1	2	2	0	0	Felswand
SR	Reichenbachfälle	656850	173830	950	3. Jul 84	6			6	5	4	3	Felswand
SS	Appenzell	748210	242300	1170	11. Jul 84	10			10	10	8	8	Rasen auf grossem Felsblock
SSA	Säntis	742510	234950	1670	30. Aug 84	5			5	6	2	2	Felswand
SSB	Säntis	742500	234950	1660	30. Aug 84	3			3	3	3	3	Felsband
SSC	Schwägalp	742290	235690	1360	11. Jul 84	0	30. Aug 84	5	5	5	3	3	Felsblock
SSE	Ebenalp	740040	238240	1800	4. Aug 84	0			0	0	0	0	Felsband
SV	Vättis	753000	197030	1050	22. Jul 83	10	17. Aug 84	2	12	10	6	5	Felswand
SW	Wildkirchli	749510	238950	1540	20. Jun 83	4	4. Aug 84	0	4	9	3	3	Felswand
SWA	Wasserauen	750350	238400	970	6. Jul 83	10	24. Aug 84	3	13	10	12	10	Felswand
SWB	Wasserauen	750000	237980	1220	24. Aug 84	5			5	5	3	3	Felsband in Weide

Anhang B: Eigenschaften der Populationsstandorte. Anz.: Anzahl Arten mit Angaben zu den einzelnen Zeigerwerten in Ellenberg 1979, Anzahl Arten in Aufnahme: Zahl der in den Aufnahmen aufgeführten Arten, Pop. SJA, SJB, SJC, SJD: Aufnahmen von Béguin (1972).

Pop.	Höhe ü.m. (m)	Nei- gung (Grad)	Expo- sition	Zeigerwerte der Vegetationsaufnahmen nach Ellenberg												Auf- nahme- fläche (m ²)	Anzahl Arten in Auf- nahme
				Licht- zahl	Anz. Temp- eratur- zahl	Anz. Konti- nental- zahl	Anz. Feuch- te- zahl	Anz. Reak- tions- zahl	Anz. Stick- stoff- zahl	Anz.	Anz.	Anz.	Anz.	Anz.	Anz.		
<i>Agrostis curtisii</i>																	
CA	20	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	-
CB	100	5	NW	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	50	-
CC	20	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	-
CCL	230	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	-
CE	120	10	S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	200	-
CF	15	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	25	-
CFF	60	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	200	-
CG	1050	5	NW	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	400	-
CL	100	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	-
CLA	290	5	SW	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	-
CM	15	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	50	-
CMO	10	50	NW	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	-
CP	1000	10	S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	150	-
CSA	420	20	NE	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	200	-
CSE	580	20	SW	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	400	-
CSF	60	0	NW	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	50	-
CSW	60	5	W	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	50	-
CT	20	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	-
CV	750	20	E	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	-
<i>Agrostis alpina</i>																	
AA	2050	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
AB	2230	40	S	7.7	19	2.4	19	3.7	33	4.4	33	7.6	23	3.2	25	100	43
ABE	2070	35	NW	7.8	19	2.3	19	3.8	26	4.6	25	6.8	22	2.7	17	25	32
AF	2550	10	SW	7.5	9	1.9	9	3.0	11	4.9	13	4.9	11	3.0	9	10	20
AFI	2040	10		7.8	20	1.8	20	3.5	32	5.0	31	5.5	27	3.0	27	10	44
AG	2210	30	NW	7.7	9	2.3	9	3.4	15	4.9	15	7.4	14	3.0	10	15	27
AGS	1300	10	N	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
AH1	2360	30	S	7.4	11	2.2	11	3.6	14	4.6	16	6.8	10	3.8	9	1	23
AH2	2510	30	SW	7.7	11	1.9	11	3.8	16	4.2	15	2.8	17	2.2	16	100	21
AH3	2410	70	W	7.9	11	1.6	11	3.7	16	4.4	16	7.2	14	2.9	12	50	20
AL	1720	40	S	7.7	12	2.8	12	3.5	30	4.3	29	7.9	20	2.8	22	50	40
ALB	2420	5	W	7.8	20	1.8	20	3.8	22	4.9	26	6.9	21	2.9	20	5	34
AO1	2300	20	S	8.0	20	1.8	20	3.6	20	4.4	23	3.4	23	1.8	19	20	28
AO2	2100	40	S	7.3	8	2.0	8	3.8	15	5.2	12	6.8	11	2.4	11	5	21
AP1	2100	30	S	7.9	16	2.1	16	3.7	32	4.3	31	7.9	27	2.8	25	15	42
AP2	2050	40	S	7.6	19	2.6	19	3.7	25	4.6	23	7.1	21	3.2	16	5	36
AP3	2040	20	NW	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-
AP4	2040	60	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	50	-
APS	2050	40	S	7.6	19	2.6	19	3.7	25	4.6	23	7.1	21	3.2	16	5	-
AS1	1940	10	S	6.7	8	2.6	8	3.7	12	5.5	10	7.6	10	3.3	7	10	15
AS2	1900	45	S	7.4	16	2.7	16	3.5	25	4.5	26	7.3	24	2.6	20	20	32
ASA	2050	30	SW	7.5	25	2.1	25	4.0	30	5.1	32	5.8	27	3.2	27	15	47
ASB	2030	65		7.3	18	2.0	18	3.8	25	4.8	26	6.6	22	3.1	19	10	34
ASE	1800	70	E	7.6	10	2.4	10	3.5	20	4.3	20	7.9	18	2.7	13	10	24
AT	2260	25	S	7.4	1	3.0	1	4.2	5	4.2	5	4.8	4	2.7	7	400	10
AV	2120	30	W	7.4	9	2.0	9	3.9	8	5.1	9	3.3	8	3.5	10	10	16
AW1	2330	25	S	7.8	15	1.7	15	3.5	21	4.9	21	3.2	19	1.8	20	20	29
AW2	2260	10	E	7.4	9	1.9	9	3.4	13	5.5	13	3.4	9	2.2	9	25	19
AW3	2540	10	S	7.9	12	1.3	12	3.8	17	4.9	18	3.8	13	2.6	16	10	22

Anhang B: Fortsetzung

Pop.	Höhe ü.m. (m)	Nei- gung (Grad)	Expo- sition	Zeigerwerte der Vegetationsaufnahmen nach Ellenberg												Auf- nahme- fläche (m ²)	Anzahl Arten in Auf- nahme
				Licht- zahl	Anz.	Temp- eratur- zahl	Anz.	Konti- nental. zahl	Anz.	Feuch- te- zahl	Anz.	Reak- tions- zahl	Anz.	Stick- stoff- zahl	Anz.		
<i>Agrostis schleicheri</i>																	
SA	1030	30	S	7.0	12	3.7	12	3.7	25	4.4	22	7.9	14	3.8	20	10	33
SAA	650	80	N	6.6	9	-	0	3.1	9	4.6	9	8.1	7	3.0	9	5	10
SAS	640	20	NE	6.6	11	4.2	11	3.4	26	5.0	26	7.8	21	3.5	25	20	30
SB1	1250	30	-	6.9	18	2.7	18	3.4	49	4.7	45	7.1	31	3.2	42	100	60
SB2	1790	70	S	7.7	17	2.1	17	3.6	27	4.2	27	7.8	22	2.6	20	50	32
SB3	1260	10	W	5.5	4	3.0	4	3.3	15	5.3	12	7.6	11	3.9	13	3	17
SB4	1260	80	N	6.0	11	3.0	11	3.7	19	5.6	17	7.5	13	3.9	16	3	22
SB5	1200	45	E	5.1	7	3.6	7	3.8	11	5.5	11	6.7	7	4.0	10	20	12
SC	1230	40	N	7.0	13	3.2	13	3.5	29	4.9	29	7.7	27	3.0	22	100	32
SE1	1340	25	E	6.4	2	2.5	2	4.3	7	4.5	6	6.3	6	5.2	5	5	9
SE2	1360	75	NW	7.4	12	2.8	12	3.8	22	4.5	21	8.1	19	2.7	18	5	27
SE3	1360	80	S	7.7	6	2.7	6	3.6	21	4.5	19	8.2	18	2.7	18	5	24
SE4	1320	55	W	7.0	13	2.5	13	3.5	29	5.0	31	7.5	28	3.2	26	25	39
SG	570	20	N	5.3	16	4.4	16	3.4	32	5.0	31	6.7	22	4.7	29	100	38
SGR	1760	40	NE	7.7	13	2.5	13	3.7	24	4.8	25	7.5	21	2.8	18	30	35
SH	1090	30	E	7.2	11	4.2	11	3.5	34	4.0	22	6.8	21	2.5	24	50	39
SHF	1370	70	W	7.4	9	3.0	9	3.3	22	5.2	23	8.0	20	3.1	21	5	25
SHH	1160	65	W	6.0	15	3.1	15	3.4	27	5.2	24	7.7	23	3.9	22	100	30
SHI	1210	20	E	4.9	19	4.0	19	3.7	38	5.5	36	6.1	30	4.7	36	200	47
SHR	1090	20	E	5.1	4	4.0	4	3.4	14	5.3	12	4.8	12	3.8	14	15	17
SJ1	1200	10	E	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SJ2	1400	20	S	7.7	6	4.3	6	3.3	21	3.6	20	7.9	16	2.4	19	30	31
SJ3	1520	40	S	7.6	8	3.8	8	3.5	20	3.5	22	8.0	16	2.4	17	100	31
SJA	1700	40	S	7.8	5	5.2	5	3.0	15	3.5	15	8.2	13	2.1	10	1	21
SJB	1660	30	SE	8.0	6	4.2	6	2.9	13	3.5	14	8.1	13	2.3	7	1	18
SJC	1660	45	SE	8.0	4	5.3	4	3.2	9	3.4	9	8.0	8	2.3	4	1	13
SJD	1540	55	E	7.9	2	4.0	2	3.6	8	3.8	8	8.8	5	2.4	5	2	16
SK1	1320	30	-	6.6	16	2.9	16	3.5	36	5.0	35	7.2	27	3.2	30	100	43
SK2	1480	60	N	5.0	12	3.6	12	3.5	24	5.5	26	6.1	22	4.5	21	50	29
SKL	1600	80	S	7.5	16	3.4	16	3.4	40	4.2	37	7.8	30	3.0	30	300	50
SL	1720	40	S	7.7	12	2.8	12	3.5	30	4.3	29	7.9	20	2.8	22	50	40
SO	1080	40	NE	6.0	7	3.1	7	3.8	13	5.4	12	7.6	8	3.2	11	10	18
SOW	1080	10	NE	6.6	14	3.5	14	3.3	26	5.8	19	5.7	18	3.4	24	10	33
SP1	2040	60	S	7.6	12	2.2	12	3.6	22	4.9	24	8.1	21	3.3	21	50	31
SP3	2040	20	S	7.6	11	2.3	11	3.4	19	5.1	19	8.3	16	2.9	15	2	21
SR	950	40	N	7.2	3	4.0	3	3.7	10	4.0	9	7.8	8	2.5	8	10	13
SS	1170	-	N	7.7	8	3.5	8	3.6	21	4.8	15	7.7	13	2.9	17	100	27
SSA	1670	80	W	7.3	9	2.6	9	3.4	22	4.7	22	8.0	19	2.9	17	5	25
SSB	1660	60	NW	8.1	7	2.1	7	3.5	19	4.4	18	7.9	18	2.9	16	10	23
SSC	1360	80	N	6.3	10	3.0	10	3.7	26	5.0	24	7.5	22	3.4	22	100	31
SSE	1800	70	E	7.6	10	2.4	10	3.5	20	4.3	20	7.9	18	2.7	13	10	24
SV	1050	60	NW	7.1	23	3.0	23	3.6	47	4.9	46	7.6	41	3.2	45	400	60
SW	1540	60	E	7.5	9	2.9	9	3.4	25	4.5	23	8.0	20	3.1	22	5	31
SWA	970	40	N	6.3	22	3.8	22	3.4	49	5.4	46	7.0	32	4.5	46	400	62
SWB	1220	15	N	7.1	25	3.4	25	3.3	56	5.0	50	6.8	40	3.6	48	200	69

Anhang C: Aus den Vegetationsaufnahmen abgeleitete Standortparameter (zur Methodik vgl. Kapitel 2.2.2.). Blattmorphologie: Anteil der Arten mit hygromorpher (BHG), mesomorpher (BME), skleromorpher (BSK) und sukkulenter (BSU) Blattmorphologie. Potentielle Höhe der Vegetation: Mittelwert der Angaben zur maximalen Höhe der einzelnen Arten in Hess et al. (1967-1972). Syntaxonomische Zusammensetzung: Legende in Tab.1. Population SJA, SJB, SJC, SJD: Aufnahmen von Béguin (1972).

Popu- lation	Anz. Arten	Blattmorphologie				BSU (%)	Schneebe- deckung		Potentielle Höhe der Vegetation (cm)	Soziologische Zusammensetzung der Vegetation (nach Ellenberg 1979, Legende siehe Tabelle 2)												
		BHG (%)	BME (%)	BSK (%)	BSU (%)		kurz (%)	lang (%)		QUE (%)	STO (%)	ASP (%)	THL (%)	SAL (%)	CUR (%)	SES (%)	ELY (%)	NAR (%)	BRO (%)	MOL (%)	WRA (%)	NAD (%)
Agrostis alpina																						
AB	43	5.6	66.7	26.4	1.4	16.3	9.3	25	0.0	2.9	15.3	3.5	0.6	3.5	22.6	22.6	3.8	9.7	12.6	2.9	0.0	0.0
ABE	32	3.7	61.1	35.2	0.0	18.8	9.4	25	7.8	0.0	5.0	1.2	1.2	1.2	34.1	34.1	3.9	0.0	3.9	0.0	7.8	0.0
AF	20	15.4	42.3	42.3	0.0	20.0	20.0	20	7.6	0.0	1.5	1.5	9.1	24.2	12.9	12.9	0.0	0.0	7.6	7.6	15.2	0.0
AFI	44	2.9	70.0	27.1	0.0	18.2	22.7	22	5.5	0.0	3.3	0.6	6.1	14.4	15.8	15.8	13.8	2.8	19.3	0.0	2.8	0.0
AG	27	0.0	67.7	26.5	5.9	11.1	7.4	26	13.2	0.0	1.3	1.3	1.3	1.3	34.2	34.2	0.0	0.0	6.6	0.0	6.6	0.0
AH1	23	0.0	67.7	32.4	0.0	26.1	8.7	25	0.0	0.0	21.4	0.0	0.0	14.3	17.9	17.9	0.0	7.1	21.4	0.0	0.0	0.0
AH2	21	0.0	63.9	36.1	0.0	14.3	19.1	28	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	57.1	3.6	3.6	28.6	0.0	0.0	0.0	7.1	0.0
AH3	20	0.0	59.4	40.6	0.0	25.0	10.0	18	0.0	0.0	12.5	6.3	6.3	12.5	28.1	28.1	0.0	0.0	6.3	0.0	0.0	0.0
ALB	34	0.0	63.5	36.5	0.0	26.5	32.4	15	0.0	0.0	8.4	12.2	23.7	8.4	17.9	17.9	3.8	3.8	3.8	0.0	0.0	0.0
AO1	28	0.0	60.9	39.1	0.0	28.6	25.0	18	0.0	0.0	5.2	5.2	0.9	48.3	9.5	9.5	8.6	0.0	0.0	0.0	12.9	0.0
AO2	21	3.1	71.9	25.0	0.0	14.3	14.3	39	9.0	0.0	0.0	0.0	0.0	9.0	31.5	31.5	6.3	6.3	6.3	0.0	0.0	0.0
AP1	42	1.5	63.2	33.8	1.5	19.1	2.4	25	0.0	0.0	16.7	4.1	1.0	1.0	32.5	32.5	4.1	1.0	4.1	0.0	3.2	0.0
AP2	36	0.0	74.1	25.9	0.0	13.9	8.3	27	0.0	0.0	4.4	4.4	0.7	4.4	26.6	26.6	8.5	8.5	12.2	0.0	3.7	0.0
AS1	15	25.0	54.2	20.8	0.0	6.7	26.7	28	0.0	0.0	18.4	27.5	9.2	0.0	9.2	9.2	2.8	2.8	2.8	9.2	9.2	0.0
AS2	32	0.0	69.6	28.6	1.8	12.5	6.3	26	4.0	0.0	9.2	1.2	5.2	1.2	27.3	27.3	2.8	6.8	2.8	0.0	12.1	0.0
ASA	47	6.9	70.8	22.2	0.0	14.9	25.5	29	5.7	0.0	0.6	3.4	6.3	11.9	16.2	16.2	11.4	2.8	19.9	2.8	2.8	0.0
ASB	34	9.3	61.1	29.6	0.0	20.6	14.7	23	3.8	0.0	8.4	4.6	4.6	12.3	19.9	19.9	1.2	1.2	8.8	7.7	7.7	0.0
AT	10	0.0	57.1	42.9	0.0	20.0	10.0	25	0.0	0.0	0.0	25.0	0.0	25.0	12.5	12.5	0.0	25.0	0.0	0.0	0.0	0.0
AV	16	15.0	65.0	20.0	0.0	6.3	43.8	29	0.0	0.0	0.0	0.0	10.0	40.0	0.0	0.0	20.0	0.0	20.0	10.0	0.0	0.0
AW1	29	0.0	64.6	35.4	0.0	20.7	24.1	26	0.0	0.0	0.0	0.0	4.6	36.4	15.9	15.9	13.6	0.0	0.0	0.0	13.6	0.0
AW2	19	7.1	67.9	25.0	0.0	5.3	21.1	21	8.3	0.0	0.0	0.0	0.0	33.3	4.2	4.2	8.3	0.0	8.3	0.0	33.3	0.0
AW3	22	2.6	65.8	31.6	0.0	13.6	40.9	13	0.0	0.0	11.5	1.1	22.0	27.2	6.3	6.3	6.8	6.8	6.8	0.0	5.2	0.0

Popu- lation	Anz. Arten	Blattmorphologie				Schneebe- deckung		Potentielle Höhe der Vegetation (cm)	Soziologische Zusammensetzung der Vegetation (nach Ellenberg 1979, Legende siehe Tabelle 2)													
		in VA	BHG (%)	BME (%)	BSK (%)	BSU (%)	kurz (%)		lang (%)	QUE (%)	STO (%)	ASP (%)	THL (%)	SAL (%)	CUR (%)	SES (%)	ELY (%)	NAR (%)	BRO (%)	MOL (%)	WRA (%)	NAD (%)
<i>Agrostis schleicheri</i>																						
SA	33	7.1	69.6	23.2	0.0	12.1	9.1	38	0.0	0.0	8.0	8.0	0.0	0.0	10.0	10.0	2.8	10.8	30.7	8.0	4.0	8.0
SAA	10	16.7	50.0	27.8	5.6	0.0	10.0	27	0.0	0.0	57.1	14.3	0.0	0.0	7.1	7.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	14.3
SAS	30	13.0	63.0	20.4	3.7	0.0	0.0	48	4.6	9.1	22.7	13.6	0.0	0.0	9.1	9.1	0.0	4.6	0.0	9.1	4.6	13.6
SB1	60	9.4	61.3	25.5	3.8	11.7	3.3	32	4.4	2.2	13.0	4.4	0.0	0.0	10.9	10.9	8.7	15.2	19.6	2.2	0.0	8.7
SB2	32	1.9	57.4	37.0	3.7	25.0	6.3	19	0.0	0.0	32.1	4.0	4.0	0.0	24.1	24.1	1.2	1.2	1.2	0.0	4.0	4.0
SB3	17	36.7	43.3	20.0	0.0	0.0	11.8	30	0.0	0.0	50.0	8.3	0.0	0.0	4.2	4.2	0.0	0.0	0.0	8.3	8.3	16.7
SB4	22	32.5	55.0	12.5	0.0	0.0	9.1	27	5.9	5.9	17.7	11.8	0.0	0.0	8.8	8.8	0.0	0.0	5.9	11.8	11.8	11.8
SB5	12	18.2	68.2	9.1	4.6	0.0	0.0	42	0.0	0.0	20.0	20.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	10.0	10.0	40.0
SC	32	9.3	59.3	29.6	1.9	12.5	6.3	40	8.4	0.0	12.6	16.7	0.0	0.0	16.7	16.7	1.3	1.3	5.4	4.2	16.7	0.0
SE1	9	21.4	50.0	28.6	0.0	22.2	0.0	34	0.0	0.0	14.3	14.3	0.0	0.0	14.3	14.3	0.0	0.0	0.0	28.6	0.0	14.3
SE2	27	4.4	54.4	39.1	2.2	18.5	7.4	25	0.0	0.0	13.6	9.1	0.0	0.0	27.3	27.3	0.0	0.0	4.6	4.6	13.6	0.0
SE3	24	4.8	66.7	26.2	2.4	12.5	0.0	28	0.0	0.0	19.9	10.0	0.0	0.0	22.4	22.4	3.5	3.5	3.5	10.0	5.0	0.0
SE4	39	9.4	54.7	32.8	3.1	7.7	5.1	30	13.9	3.5	11.5	11.5	1.0	1.0	16.7	16.7	3.5	0.0	0.0	3.5	10.4	6.9
SG	38	14.7	64.7	20.6	0.0	2.6	7.9	47	0.0	3.5	10.3	6.9	0.0	0.0	3.5	3.5	0.0	3.5	13.8	3.5	13.8	37.9
SGR	35	5.6	53.7	33.3	7.4	17.1	8.6	26	8.2	0.0	0.8	9.1	0.8	0.8	25.5	25.5	2.9	7.0	7.0	0.0	12.4	0.0
SH	39	1.5	58.8	36.8	2.9	7.7	5.1	33	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	10.4	10.4	18.3	25.3	21.8	3.5	10.4	0.0
SHF	25	4.4	60.9	28.3	6.5	12.0	8.0	33	10.0	5.0	15.0	20.0	0.0	5.0	15.0	15.0	0.0	0.0	0.0	5.0	5.0	5.0
SHH	30	30.8	48.1	19.2	1.9	3.3	10.0	31	8.0	0.0	24.0	12.0	0.0	0.0	12.0	12.0	0.0	0.0	0.0	8.0	8.0	16.0
SHI	47	32.1	57.1	10.7	0.0	2.1	19.2	45	0.0	2.8	5.5	11.1	0.0	0.0	2.8	2.8	7.5	4.7	7.5	5.5	5.5	44.3
SHR	17	28.1	68.8	3.1	0.0	0.0	11.8	36	0.0	0.0	30.3	10.1	0.0	0.0	0.0	0.0	3.0	13.1	3.0	0.0	20.2	20.2
SJ2	31	0.0	58.3	37.5	4.2	6.5	3.2	38	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	21.4	21.4	4.8	28.6	9.5	14.3	0.0	0.0
SJ3	31	4.4	41.3	50.0	4.4	9.7	6.5	29	0.0	0.0	14.2	0.0	0.0	0.0	19.0	19.0	3.3	22.3	8.1	4.7	4.7	4.7

Anhang C:

Fortsetzung

Popu- lation	Anz. Arten	Blattmorphologie				Schneebe- deckung		Potentielle	Soziologische Zusammensetzung der Vegetation (nach Ellenberg 1979, Legende siehe Tabelle 2)														
		in VA	BHG	BME	BSK	BSU	kurz	lang	Höhe der Vegetation	QUE	STO	ASP	THL	SAL	CUR	SES	ELY	NAR	BRO	MOL	WRA	NAD	LAU
			(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(cm)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)
SJA	21	0.0	56.3	37.5	6.3	14.3	0.0	22	0.0	0.0	19.9	0.0	0.0	0.0	16.6	16.6	11.3	17.9	4.6	0.0	13.3	0.0	
SJB	18	0.0	46.4	39.3	14.3	27.8	0.0	23	0.0	0.0	23.3	0.0	0.0	0.0	23.3	23.3	2.3	17.8	2.3	0.0	7.8	0.0	
SJC	13	0.0	55.6	33.3	11.1	23.1	0.0	18	0.0	0.0	12.7	0.0	0.0	0.0	19.0	19.0	3.8	29.1	3.8	0.0	12.7	0.0	
SJD	16	0.0	62.5	25.0	12.5	12.5	0.0	22	0.0	0.0	12.7	12.7	0.0	0.0	19.0	19.0	3.8	16.5	3.8	0.0	12.7	0.0	
SK1	43	18.0	56.4	25.6	0.0	7.0	9.3	32	3.2	0.0	16.1	9.7	0.0	0.0	11.3	11.3	6.5	9.7	16.1	0.0	12.9	3.2	
SK2	29	24.1	66.7	9.3	0.0	0.0	10.3	41	0.0	0.0	9.1	13.6	0.0	0.0	6.8	6.8	0.0	0.0	4.6	9.1	18.2	31.8	
SKL	50	4.7	60.5	30.2	4.7	10.0	4.0	38	0.0	0.0	18.9	8.4	0.5	0.5	13.7	13.7	0.8	13.9	19.2	5.3	2.6	2.6	
SL	40	3.2	64.5	27.4	4.8	15.0	0.0	24	0.0	0.0	13.8	6.9	0.0	0.0	19.0	19.0	4.5	21.8	11.4	3.5	0.0	0.0	
SO	18	26.9	42.3	30.8	0.0	5.6	11.1	21	18.4	0.0	9.2	18.4	0.0	0.0	9.2	9.2	2.8	2.8	2.8	0.0	18.4	9.2	
SOW	33	19.6	57.1	23.2	0.0	3.0	6.1	34	12.5	4.2	0.0	4.2	0.0	0.0	4.2	4.2	25.0	4.2	16.7	4.2	12.5	8.3	
SP1	31	12.5	62.5	22.9	2.1	9.7	16.1	26	0.0	0.0	27.3	18.2	9.1	0.0	18.2	18.2	0.0	0.0	4.6	4.6	0.0	0.0	
SP3	21	10.5	68.4	21.1	0.0	9.5	4.8	26	0.0	0.0	33.3	22.2	0.0	0.0	19.4	19.4	0.0	0.0	5.6	0.0	0.0	0.0	
SR	13	5.0	40.0	45.0	10.0	7.7	0.0	37	0.0	0.0	44.4	11.1	0.0	0.0	5.6	5.6	0.0	22.2	0.0	0.0	0.0	11.1	
SS	27	2.4	61.9	31.0	4.8	7.4	3.7	25	5.5	0.0	0.0	5.5	0.0	0.0	16.6	16.6	9.4	20.4	26.0	0.0	0.0	0.0	
SSA	25	11.4	54.6	31.8	2.3	4.0	4.0	31	0.0	0.0	38.1	19.1	0.0	0.0	14.3	14.3	0.0	0.0	0.0	4.8	4.8	4.8	
SSB	23	0.0	60.0	32.5	7.5	13.0	0.0	28	5.2	0.0	21.9	11.5	1.0	1.0	27.1	27.1	0.0	0.0	5.2	0.0	0.0	0.0	
SSC	31	22.2	59.3	18.5	0.0	0.0	12.9	33	0.0	0.0	30.0	15.0	0.0	0.0	15.0	15.0	0.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	
SSE	24	4.8	57.1	35.7	2.4	12.5	8.3	25	0.0	0.0	25.7	5.9	1.0	1.0	28.2	28.2	5.0	0.0	0.0	0.0	5.0	0.0	
SV	60	10.4	64.2	22.6	2.8	5.0	10.0	34	8.2	2.1	10.9	12.9	2.7	0.6	12.9	12.9	4.1	4.1	6.2	4.1	12.3	6.2	
SW	31	7.7	65.4	25.0	1.9	12.9	3.2	33	0.0	0.0	31.8	9.1	4.6	0.0	13.6	13.6	0.0	0.0	9.1	9.1	4.6	4.6	
SWA	62	21.7	60.4	16.0	1.9	1.6	11.3	44	6.7	8.9	4.4	4.4	0.0	0.0	6.7	6.7	2.2	4.4	22.2	11.1	6.7	15.6	
SWB	69	8.9	66.9	24.2	0.0	7.3	5.8	37	3.6	1.8	5.7	5.7	0.4	0.4	11.0	11.0	13.7	8.4	29.7	0.0	7.1	1.8	

Anhang D: Verzeichnis der Abkürzungen. In eckigen Klammern stehen Hinweise auf Kapitel [K], Tabellen [T], Abbildungen [A] und Anhang [H] mit ausführlicheren Angaben.

ABSU	Zahl der Blütenstandsäste 1. Ordnung am untersten Knoten [T3]
ABSZU	Zahl der Blütenstandsäste 1. Ordnung am zweituntersten Knoten [T3]
AL	Antherenlänge [T3]
ANL	Verhältnis der Länge der Antheren zur Deckspelze [T2]
ANOVA	univariate Varianzanalyse
ANTH	phänologisches Stadium [T3, T4]
ANZBL	Anzahl Blüten des Blütenstandes [T3]
ANZBS	Anzahl Blütenstände pro Pflanze [T3]
APG	Ansatzpunkt der Granne [T2, T3]
AR	Anzahl Blattrippen (Mittel von 3 grundständigen Blättern) [T3]
ASP	Felsspalten-Gesellschaften (Klasse 4.2 in Ellenberg 1979, hauptsächlich Potentillion) [T1]
BF	Blattform [T2, T3, T4]
BH	Behaarung der Blattunterseite [T3, T4]
BHG	hygomorphe Blattanatomie (vgl. Ellenberg 1979) [T1]
BL	Länge des obersten Halmblattes [T3]
BME	mesomorphe Blattanatomie (vgl. Ellenberg 1979) [T1]
BRO	Kalk-Magerrasen (Klasse 5.3 in Ellenberg 1979, hauptsächlich Brometalia) [T1]
BS	Blütenstand
BSB	Blütenstandsbreite [T3]
BSF	Blütenstandsform bei Fruchtreife [T2]
BSK	skleromorphe Blattanatomie (vgl. Ellenberg 1979) [T1]
BSL	Blütenstandslänge [T2, T3]
BSU	blattsukkulent (vgl. Ellenberg 1979) [T1]
BVB	Blattbreite (Mittel von 3 grundständigen Blättern) [T7]
CA	Länge der Callushaare [T3]
CALE	Verhältnis der Länge von Callushaaren und Deckspelze [T2]
CANx	x. kanonische Variable einer kanonischen Diskriminanz- oder Korrelationsanalyse. [T5]
CHR	Chromosomenzahl [T2]
CUR	alpine Sauerbodenrasen (Klasse 4.6 in Ellenberg 1979, hauptsächlich <i>Caricion curvulae</i>) [T1]
DIHO	dicht horstförmig (Triebe zumeist intravaginal, aufrecht) [T2]
DKNOT	Distanz zwischen unterstem und zweitunterstem Knoten [T3]
ELY	Nacktriedrasen (Ordnung 4.72 in Ellenberg 1979) [T1]
F-Wert	Teststatistik der Varianzanalyse (MSQ/MSQ). [T5]
FAKx	x. Faktor einer Hauptkomponenten-, Faktoren- oder Korrespondenzanalyse [T5]
FB	Blattform (3 grundständige Blätter) [T3]
FGL	Farbe der Glumes [T3, T4]
F	Feuchtezahl (1: Starkrockniszeiger, 9: Nässezeiger) [T1]
FG	Freiheitsgrad [T5]
Fx	x. Faktor einer Hauptkomponenten-, Faktoren- oder Korrespondenzanalyse [T5]
GEB	Gebirgspflanze [T1]
GLGL	Länge der oberen Hüllspelze im Vergleich zur unteren [T2]
GLO	Länge der obern Hüllspelze (Glume) [T3]
GLU	Länge der untern Hüllspelze (Glume) [T2, T3]
GRL, GR	Grannenlänge [T3]
HABU	Behaarung der Blattunterseite der grundständigen Blätter [T2]
HALE	Behaarung der Deckspelze [T2]
HB	Behaarung der Blattbasis an Blattunterseite (3 grst. Bl.) [T3]
HFGGR	Häufigkeit des Auftreten einer Granne [T2]
HH	Horsthöhe (entspricht in etwa MAXBL) [T3]
HL	Halmhöhe [T2, T3]
HS	Behaarung der Blattspitze an Blattunterseite (3 grst. Bl.) [T3]
HVG	potentielle Höhe der Vegetation (in mm) [T1]
K	Kontinentalitätszahl (1: euozeanisch, 9: eukontinental) [T1]
KOMP	Selbstkompatibilität [T2]
KVG	Kalthaus (<i>A. curtisii</i>) [K2.1]
KW	Teststatistik des Kruskal-Wallis-Testes [T5]
LAU	Laubwälder und verwandte Gesellschaften (Klasse 8.4 in Ellenberg 1979) [T1]
L	Lichtzahl (1: Tiefschattenpflanze, 9: Volllichtpflanze) [T1]
LBSU	maximale Länge der untersten Blütenstandsäste [T3]
LBSZU	maximale Länge der zweituntersten Blütenstandsäste [T3]
LE	Lemmalänge (Deckspelze) [T3]

LEGL	Verhältnis der Länge von Deckspelze und unterer Hüllspelze [T2]
LIGU	Ligulalänge (Mittel von 3 grundständige Blätter) [T3]
LIG	Ligulalänge des obersten Halmblattes [T2, T3]
LS / LSP	max. Länge des herausragenden Teils der seitlichen Nerven der Deckspelze [T2, T3]
LVB	Blattlänge (Mittel von 3 grundständige Blätter) [T3]
MAXBL	maximale Blattlänge [T3]
MOL	Grünland-Gesellschaften (Klasse 5.4 in Ellenberg 1979) [T1]
MSQI	mittlere Summe der Quadrate innerhalb der Gruppen
MSQZ	mittlere Summe der Quadrate zwischen den Gruppen
NAD	Nadelwälder und verwandte Gesellschaften (Klassen 7.1, 7.2 und 7.3 in Ellenberg 1979) [T1]
NAR	Borstgrasrasen (Klasse 5.1 in Ellenberg 1979, hauptsächlich Nardetalia) [T1]
NS	natürlicher Standort [K2.1]
NTA	Datei der metrischen Blüten- und Blütenstandsmerkmale [K2.2]
NTB	Datei der qualitativen, kodierten Merkmale [K2.2]
N	Stickstoffzahl (1: Stickstoffärmste, 9: übermässig stickstoffreiche Standorte) [T1]
n	Anzahl Beobachtungen [T5]
OEK	Ökologie [T2]
OVG	oberer Versuchsgarten (<i>A. alpina</i>) [K2.1]
PA	Palealänge (Vorspelze) [T3]
PALE	Verhältnis der Länge von Vorspelze und Deckspelze [T2]
PED	Behaarung der Pedicel [T2, T3, T4]
PHA	Phänologie [T2]
POPNS	Datei der Populationen am natürlichen Standort [K2.1]
POPVG	Datei der Populationen im Versuchsgarten [K2.1]
POPVGNS	Verknüpfte Datei der Pop. aus dem Versuchsgarten und vom natürlichen Standort [K2.1]
p	Irrtumswahrscheinlichkeit (ns: nicht signifikant, *, **, *** und ****: signifikant) [T5]
QUE	Quellfluren und Kleinseggenrieder (soziologische Klassen 1.6 und 1.7 in Ellenberg 1979) [T1]
R	Reaktionszahl (1: Starksäurezeiger, 9: Basen- und Kalkzeiger) [T1]
r	Korrelationskoeffizient [K2.7]
r ² , r ²	Bestimmtheitsmass [K2.7]
RHI	unterirdische, extravaginale Ausläufer (Rhizome) [T2]
RI	Wiederholbarkeit innerhalb der Populationen [K8.1]
RT	Wiederholbarkeit (V _G +V _{EG} /V _P) [K8.1]
s	Standardabweichung [T5]
s ²	Varianz [T5]
SA	Fruchtlänge [T3]
SAL	Schneeboden-Gesellschaften (Klasse 4.5 in Ellenberg 1979) [T1]
SBED	Schneebedeckungsdauer [T1]
SES	Blaugrashalden (Ordnung 4.71 in Ellenberg 1979, hauptsächlich Seslerion) [T1]
SIZE	Grösse der Pflanzen (5 Grössenklassen mit Zwischenstufen) [T3]
SNKU	Anteil an Zeigerarten für kurze Schneebedeckung (SBED=1) [T1, HC]
SNLA	Anteil an Zeigerarten für lange Schneebedeckung (SBED=3) [T1, HC]
STO	oberirdische, intravaginale Ausläufer (Stolonen) [T2]
STO	Stomatalänge am Halm [T3]
STO	Störungszeiger (soziologische Klassen 3.3, 3.5 und 3.7 in Ellenberg 1979) [T1]
T	Temperaturzahl (1: Kältezeiger, : 9 extremer Wärmezeiger) [T1]
t	Teststatistik des t-Testes [T5]
TGANT	Tageszeit der Anthese [T2]
THL	Steinschutt- und Geröllfluren (Klasse 4.4 in Ellenberg 1979, hauptsächlich Thlaspion) [T1]
TN	Ausbildung des Trichodiumnetzes [T2, T3, T4]
UVG	unterer Versuchsgarten (<i>A. schleicheri</i>) [K2.1]
VEG	generelle Umweltvarianz (zwischen den Individuen) [K8.1]
VERBR	Verbreitung [T2]
VES	spezielle Umweltvarianz (innerhalb Individuen) [K8.1]
VE	Umweltbedingte Varianz (VEG+VES) [K8.1]
VG	Genotypische Varianz [K8.1]
VG	Versuchsgarten [K2.1]
Vp	phänotypische Varianz (V _G +V _E) [K8.1]
WRA	Waldnahe Staudenfluren und Gebüsche (Klassen 6.1, 6.2, 6.3 in Ellenberg 1979) [T1]