

Zeitschrift: Berichte des Geobotanischen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel

Herausgeber: Geobotanisches Institut der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel

Band: 47 (1979)

Artikel: Oekologische Differenzierung bei *Silene vulgaris* s.l. auf saurem Silikat, Karbonat und Serpentin in der alpinen Stufe bei Davos

Autor: Schoop-Brockmann, Ingrid / Egger, Brigitte

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-377700>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 06.07.2025

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

Oekologische Differenzierung bei *Silene vulgaris* s.l. auf saurem Silikat, Karbonat und Serpentin in der alpinen Stufe bei Davos

von

Ingrid SCHOOP-BROCKMANN und Brigitte EGGER

Inhaltsangabe

1. Einleitung und Problemstellung

2. Material und Methoden

3. Ergebnisse

3.1. Grösse der Pflanze

3.2. Verzweigung

3.3. Blüten

3.4. Blätter

3.5. Trockengewichte

3.6. Sonstige Merkmale

4. Diskussion

Zusammenfassung - Summary - Résumé

Literatur

1. Einleitung und Problemstellung

Eine besonders günstige Situation für die ökologische Erforschung der alpinen Stufe bietet sich in den Schweizer Alpen oberhalb von Davos. Hier finden sich in gleicher Höhenlage (2200 bis 2400 m), ähnlicher Exposition und geringer Entfernung voneinander drei Typen von Gebirgsböden mit sehr unterschiedlicher

Wirkung auf pflanzliches Wachstum: Während beim tonarmen Karbonat (Dolomit) aufgrund eines ungünstigen Ionenmilieus und schlechter Wasserversorgung von einem ökologischen Extremstandort gesprochen werden kann, handelt es sich beim sauren Silikat (Paragneis) um ein günstiges Wachstums-Substrat (GIGON 1971). Die vergleichsweise ungünstigen Bedingungen, die für viele Arten toxische Wirkungen haben, finden sich jedoch auf dem ultrabasischen Serpentin (Augit-Serpentin) (vgl. KRAUSE 1958).

Auf allen drei Bodentypen, besonders aber auf den Extreimböden, finden sich ausgedehnte Populationen von *Silene vulgaris* (Moench) Garcke ssp. *montana* (Vest) Aeschimann und Bocquet, die in der vorliegenden Arbeit näher untersucht werden.

Silene vulgaris s.l. stellt eine in Mitteleuropa weit verbreitete, äusserst vielgestaltige Art dar, die in der Schweiz mit vier Unterarten und einer Varietät vertreten ist (vgl. AESCHIMANN 1971). Die in der alpinen (seltener subalpinen) Stufe der Ostalpen vorkommende Unterart *montana* bevorzugt lockere, steinige, karbonathaltige Böden und tritt vor allem auf Schutt- und Geröllhalden und im Bachgeröll gehäuft auf.

Seit den grundlegenden Arbeiten von TURESSON (ab 1922) ist bekannt, dass die genetisch bedingte intraspezifische Diversifikation bei Pflanzen zu ökologischer Differenzierung führt. Die so entstehenden Pflanzen werden "... als Produkte der sortierenden und steuernden Wirkung betrachtet, die die Standortsfaktoren auf die heterogene Population einer Art ausüben" (TURESSON 1925). Ökologische Differenzierung findet man ebenso entlang klimatischer Gradienten (CLAUSEN et al. 1940, 1948) wie auch in Anhängigkeit edaphischer Faktoren (BRADSHAW 1954, KRUCKEBERG 1951, 1954, SNAYDON 1962). Genetisch kontrollierte Reaktionen auf verschiedene Umweltbedingungen werden heute als Regelfall betrachtet. KRUCKEBERG (1967) vergleicht in Kulturversuchen das Verhalten von 18 bodenvagen Arten, die sowohl auf ultrabasischen wie auf anderen Standorten vorkommen. Hierbei reagierten alle ausser drei Arten ökologisch verschieden.

Mit der hier vorliegenden Arbeit versuchen wir eine Antwort auf die folgenden Fragekomplexe zu geben: Besteht ein Einfluss des Bodens auf das Wachstum der Pflanzen und die Ausbildung einzelner Merkmale, und welcher Art sind die Wirkungen? Lässt sich unter den drei Populationen verschiedener Unterlagen eine ökologische Differenzierung feststellen, und wie ist diese gegebenenfalls zu interpretieren?

Diese Arbeit kam durch ein Zusammenwirken des Institutes für Spezielle Botanik ETHZ und des Geobotanischen Institutes ETHZ, Stiftung Rübel, zustande, wofür wir den beiden Institutsleitern unseren Dank aussprechen. Ermöglicht wurden die Untersuchungen durch die finanzielle Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds. Besonders herzlich danken wir Herrn F. Humm für seine wertvolle Hilfe bei der Pflege der Pflanzen.

2. Material und Methoden

2.1. Versuchsanordnung und -programm

Ausgangspunkt für die Kulturversuche waren Samen, die von Populationen der drei genannten Bodentypen stammen. Wir unterscheiden daher drei Pflanzenherkünfte: Silikat (Si-H), Karbonat (Ca-H) und Serpentin (Si-H). Die Böden/Substrate werden in der Arbeit kurz mit Si, Ca und Se bezeichnet.

Die Samen wurden am 15. September 1975 gesammelt und bis zum Versuchsbeginn am 2. Oktober 1976 im Kühlschrank aufbewahrt (ca. 5°C). Keimung und Kultur der Versuchspflanzen erfolgte im Gewächshaus des Institutes für Spezielle Botanik der ETH in Zürich nach dem folgenden Schema:

Tabelle 1. Zahl der untersuchten Pflanzen

Boden (B) *	Herkunft (H) *					
	Si-H		Ca-H		Se-H	
	Beginn	ab 10.Wo	Beginn	ab 10.Wo	Beginn	ab 10.Wo
Si	10	8	30	10	30	10
Ca	20	10	30	10	30	10
Se	20	10	30	9	30	10

* Böden: Si = Silikat, Ca = Karbonat, Se = Serpentin

Herkunft: Si-H = Silikat-Herkunft, Ca-H = Karbonat-Herkunft,

Se-H = Serpentin-Herkunft

Am 2. Oktober 1976 wurden die Samen in mit Gartenerde gefüllte Schalen ausgesät und zum Keimen gebracht. Die einige Tage alten Keimlinge wurden dann in Ton-Blumentöpfe von 1,5 l Inhalt versetzt. Für die gesamte Versuchsdauer verblieben sie im Gewächshaus bei 16-stündiger Beleuchtung und einer Temperatur von ca. 16-20°C. Die Bewässerung erfolgte regelmässig mit Leitungswasser. Da

von Karbonat sowie von Serpentin genügend Keimlinge vorhanden waren, wurden in jeden Topf drei Pflanzen versetzt. Von Silikat standen nur wenige Keimlinge zur Verfügung, die wie folgt verteilt wurden: Si: je 1 pro Topf, Ca und Se: je 2 pro Topf. Von jeder Boden/Herkunft-Kombination wurden 10 Parallelen erstellt, also insgesamt 90 Töpfe.

Aus praktischen Erwägungen wurden in unserem Versuch Pflanzen verglichen, die zum gleichen Zeitpunkt gesät worden waren, nicht solche, die zur gleichen Zeit gekeimt hatten.

9 Wochen nach der Aussaat (bzw. 7 - 8 Wochen bei den Si-H, die mit einer Verzögerung zu keimen begannen) wurden die Pflanzen zum erstenmal untersucht. Um in den Töpfen keine Konkurrenz unter den Pflanzen aufkommen zu lassen wurden anschliessend soviele Pflanzen entfernt, dass für den weiteren Verlauf des Versuches nur noch je eine Pflanze pro Topf verblieb, von denen später noch 3 eingingen.

14 Wochen nach der Aussaat wurden die Pflanzen zum zweitenmal untersucht. Sie waren jetzt voll entwickelt und blühten zum grössten Teil.

16 Wochen nach der Aussaat wurde der Versuch abgeschlossen. Von je 10 (bzw. 8 oder 9) Pflanzen wurden

2 typische Exemplare herbarisiert (Tab. 5)

5 Exemplare für die Gewichtsbestimmung von Spross und Wurzel getrocknet, und 3 Exemplare (bzw. 0 bei Si/Si-H und 1 bei Se/Ca-H) weitergezogen und beobachtet.

Die Ermittlung der Trockengewichte erfolgte nach der bei STEUBING (1965, S. 97) beschriebenen Methode.

2.2. Böden

Der für die Versuche verwendete Boden wurde in der alpinen Stufe der Schweizer Alpen oberhalb von Davos entnommen:

Silikat (Paragneis)	: 2380 m Steintälli S	779.54/186.89	1968
Karbonat (Dolomit)	: 2300 m Strelaberg SSE	780.08/186.90	1968
Serpentin (Augit-Serpentin)	: 2290 m Totalp O	782.31/189.96	1975

für Silikat und Karbonat wurden die gleichen Böden wie von GIGON (1971) gebraucht, die uns freundlicherweise zur Verfügung gestellt wurden.

Tab. 2 und 3 geben eine Uebersicht über die chemische Zusammensetzung der

Tabelle 2. Chemische Zusammensetzung der Muttergesteine

%	Silikat (1)	Karbonat (2)	Serpentin (2)
P_2O_5	0.20	0.05	0.05
K_2O	4	0.05	0.05
CaO	2	30	3
MgO	1	20	35
Cr	0.001		0.07
Ni	0.001		0.07
SiO_2	70	5	40
Al_2O_3	14	0.1	3
Fe_2O_3+FeO	4	1	8

(1) Werte für Davos gem. NIGGLI (1930)

(2) Werte für Davos gem. PETERS (1963)

Tabelle 3. Chemische Zusammensetzung der Kulturböden

(pH: frisch mit der Elektrode im H_2O -Brei gemessen; C: nasse Verbrennung nach SCHLICHTUNG und BLUME (1966); PO_4 : mit Bikarbonat extrahiert; austauschbare Ionen: Silikat und Serpentin mit Ammonium-Acetat, Kalk mit Na-Acetat extrahiert, mit Atomabsorption gemessen)

%	Silikat	Karbonat	Serpentin
pH frisch, H_2O	4.90	7.55	5.90
C g/100 g Boden	6.8	5.0	2.7
PO_4 mg/100 g Boden	4.6	4.8	0.4
K ppm	12.9	8.2	8.8
Ca "	400	2200	170
Mg "	280	760	500
Ni "	1	1	7
Al "	250	0	200

Muttergesteine und der Kulturböden. Silikat bietet dank seinem Feinerdeanteil einen hohen Gehalt an Hauptnährstoffen und guter Wasserversorgung das günstigste der untersuchten Substrate und bewirkt allgemein gutes Pflanzenwachstum. Der Karbonat-Boden ist zwar recht arm an Hauptnährstoffen, weist aber einen hohen Bestand an Ca und Mg auf, der Feinerdeanteil ist gering, die Wasser- und Nährstoffversorgung schlecht. Beim Serpentin handelt es sich um ein ultrabasisches Eisen-Magnesium-Silikat, arm an Ca und Hauptnährstoffen (N, P, K). Der Augit-Serpentin von Davos ist allerdings etwas reicher an Ca als andere typische Serpentine. Der hohe Gehalt an Mg, Ni, Cr wirkt umso toxischer, je geringer der Anteil an Hauptnährstoffen ausfällt (ANTONOVICS et al. 1971). Für die hohe Toxizität des Substrates ist ausser den genannten Faktoren ein geringer Gehalt an Molybdän sowie der unvorteilhafte pH-Wert mitbestimmend (WALKER 1954).

2.3. Pflanzenmaterial

An drei ausgewählten Standorten, deren Bodentypus dem verwendeten Substrat entspricht, wurden mehrere Populationen von *Silene vulgaris* ssp. *montana* untersucht und Samen verschiedener Pflanzen für die Kulturversuche entnommen:

Silikat	: 2340 m Grünturm	SO	781.10/188.00
(Paragneis)	<i>Trifolium thalii-Festucetum violaceae</i>		
Karbonat	: 2370 m Schiawang	S	780.50/187.40
(Dolomit)	<i>Thlaspietum rotundifolii</i>		
Serpentin	: 2280 m Totalphorn	O	782.35/189.90
(Augit-Serpentin)	soziologisch nicht beschriebene Schuttflora auf mässig verwittertem Serpentin.		

Die ungefähren Distanzen betragen: Se-Si 2 km, Se-Ca 3 km, Si-Ca 1 km. Es handelt sich um steinige Geröllhalden und Bachgeröll ohne geschlossene Pflanzenbedeckung, beim Silikatstandort "Grünturm" dagegen um eine Alpweide mit geschlossener Rasendecke. Die *Silene*-Population befindet sich hier in einer von starkem Steinschlag heimgesuchten Runse. Das Substrat an diesem Ort kann nicht als typisches Silikatgestein angesprochen werden. Es enthält einen hohen Prozentsatz an Ca und Ton und ist einem Kalkgestein daher näher verwandt als der für die Kulturversuche verwendete typische Silikatboden.

Auf Serpentin und Karbonat handelte es sich um grössere Populationen, von denen demzufolge eine entsprechend grosse Zahl von Individuen untersucht werden konnte (Se 48 und Ca 56 Exemplare); die Population auf Silikat war weniger

umfangreich (12 Exemplare). Es wurden Pflanzen entlang einer gedachten Diagonale durch den Bestand ausgewählt - unter Auslassung der Randpartien.

3.4. Auswertung der Daten

Alle in den folgenden Kapiteln aufgeführten Mess- und Wägedaten stellen Mittelwerte aus 10 bzw. 8 oder 9 Einzelwerten nebst den entsprechenden Standardabweichungen dar. Ausgegangen wurde von einer Normalverteilung der Einzelwerte. Die erzielten Mittelwerte der jeweiligen Gruppe wurden dann paarweise einem t-Test unterworfen und auf der Basis von 95% Wahrscheinlichkeit auf ihre Zugehörigkeit zu einer Grundgesamtheit mit gleichem Mittelwert getestet. Die Werte mit statistisch gesicherten Unterschieden sind in den Abbildungen 9 und 10 durch Klammern verbunden.

3. Ergebnisse

3.1. Grösse der Pflanze

In Kultur entwickeln sich die Pflanzen in den ersten Wochen gut und haben nach 5 Wochen durchwegs 3-5 Blattpaare gebildet. Nach 9 Wochen liegen die Werte auf Si bereits vor denen auf Ca und Se. Nach 14 Wochen haben sich die Unterschiede noch vergrössert, besonders auf Se bleibt die Grösse der Pflanzen bei allen Herkunftsn deutlich zurück.

Die Se-H weisen zu Beginn einen starken Wachstumsvorsprung gegenüber Si-H und Ca-H auf, der auf die rasche Keimung zurückzuführen ist, und sich nach 14 Wochen bereits ausgeglichen hat.

Während der Unterschied zwischen Se-H und Ca-H nicht auf allen Substraten die gleiche Tendenz aufweist (Ca-H sind auf Ca grösser, die übrigen Unterschiede sind nicht gesichert), bleiben Si-H in zwei Fällen deutlich zurück.

Auffällig gering ist die Standardabweichung der Messwerte bei Pflanzen auf angestammten Milieu, besonders gross ist sie dagegen auf Se.

Beim Vergleich mit den Feldmessungen zeigt sich, dass die Pflanzen der natürlichen Populationen um 25% (Si), 71% (Ca) und 30% (Se) kleiner sind als die Versuchspflanzen im Gewächshaus (Abb. 1).

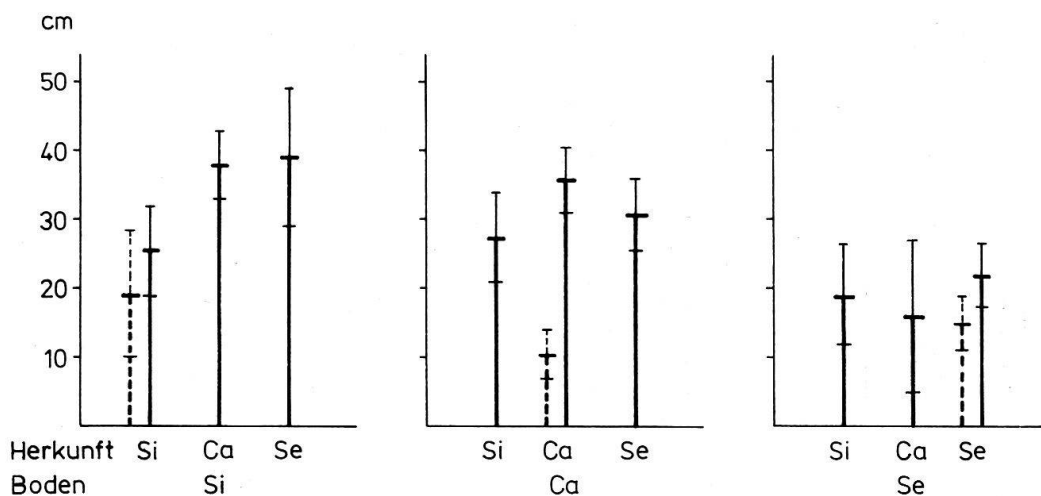


Abb. 1. Grösse der Pflanzen nach 14 Wochen in Kultur (—) und Feld (---).
(Mittelwerte und Standardabweichungen)

3.2. Verzweigung

Durch Zahl, Länge und Entstehungsort von Seitentrieben wird nicht nur die Assimilationsfläche und Biomasse sondern im wesentlichen auch die Wuchsform und der gesamte Habitus einer Pflanze bestimmt.

9 Wochen nach der Aussaat hat auf allen Böden die Verzweigung des Sprosses eingesetzt. Sie ist am ausgeprägtesten auf Si gefolgt von Ca; Se lässt nur geringe Seitentriebbildung zu.

Nach weiteren 5 Wochen haben sich diese Verhältnisse nur unwesentlich verändert.

Während auf Si alle drei Herkünfte gleich gut verzweigen zeigt sich auf Ca und Se ein deutlicher Vorsprung der Se-H, während sich Si-H und Ca-H nicht wesentlich unterscheiden. Einer besonderen Verdeutlichung bedürfen die Durchschnittswerte auf Se: während von den 10 Se-H 8 verzweigt sind, sind es bei Ca-H und Si-H nur je eine mit 6 bzw. 5 Trieben. Auf diesen Umstand ist in einem Fall eine Standardabweichung mit grösserem Wert als der Mittelwert zurückzuführen.

Im Vergleich mit der Kultur sind die Pflanzen im Felde stärker verzweigt: der

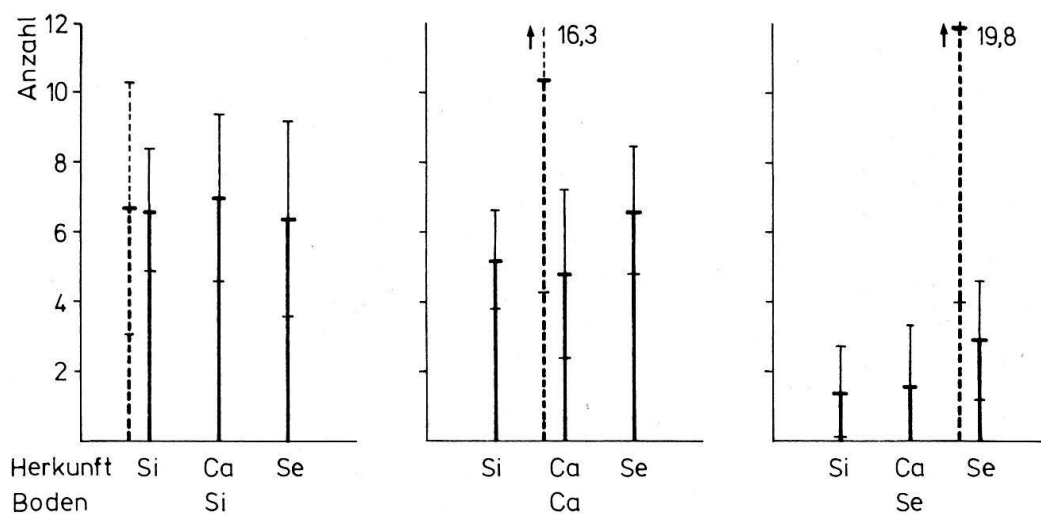


Abb. 2. Anzahl der Triebe nach 14 Wochen in Kultur (—) und im Feld (---).
(Mittelwerte und Standardabweichungen)

Unterschied ist gering bei Si, tritt bei Ca deutlich hervor (10.3 Triebe gegenüber 4.8 in Kultur) und ist bei Se am grössten (11.9 Triebe gegenüber 2.9 in Kultur). Bei den Pflanzen in der Natur handelt es sich vermutlich um ältere Exemplare, worauf die dickeren Wurzeln hindeuten. Wie das Grössenwachstum so ist auch die Bildung von Seitentrieben auf Se schwach. Demgegenüber zeigen die Se-H eine nachweisbar stärkere Tendenz zu verzweigen als Si-H und Ca-H.

3.3. Blüten

Die Blütenbildung ist bei *Silene vulgaris* ein Vorgang, der die gesamte Vegetationsperiode hindurch andauert. Besonders in Kultur bringen die Pflanzen ständig neue Triebe sowie auch Blüten hervor. Auf einer adulten Pflanze findet man daher stets Knospen, Blüten und verwelkte Blüten nebeneinander. Im Zeitpunkt der Aufnahme sind die ersten Blüten voll entwickelt, verwelkte Blüten sind noch nicht vorhanden, Knospen ab 4 mm Länge werden mitgezählt. Wie aus Abb. 3 hervorgeht ist die Blütenbildung in entscheidendem Masse vom Substrat abhängig. Auf Si werden pro Pflanze durchschnittlich 12 bis 27 Blüten

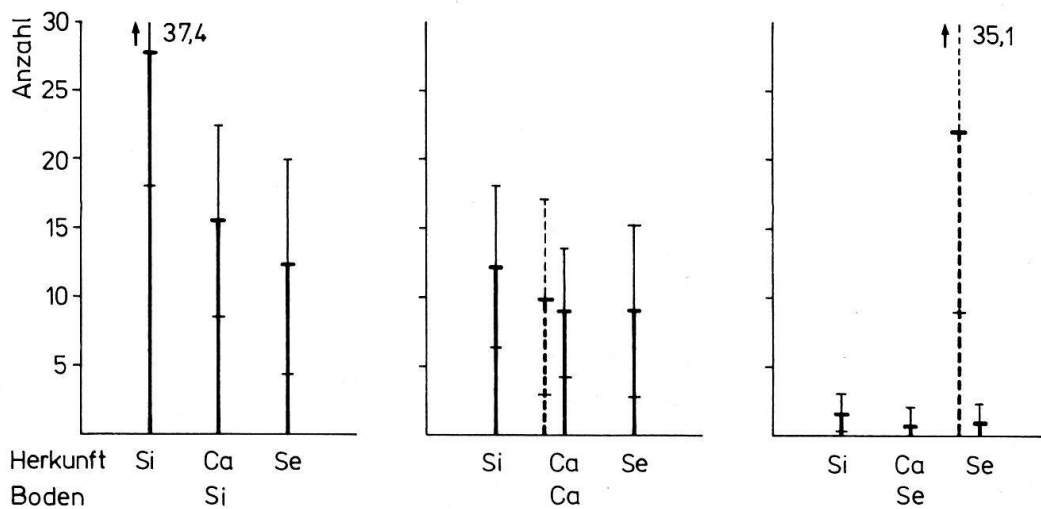


Abb. 3. Anzahl Blüten nach 14 Wochen in Kultur (—) und im Feld (---).
(Mittelwerte und Standardabweichungen)

angelegt, auf Ca sind es 26-56% weniger, auf Se kommt nur noch eine geringe Zahl von Blüten zur Entwicklung (6-8% der Ergebnisse von Si). Besonders deutlich werden diese Befunde bei Betrachtung der Blütenzahlen pro Trieb (Tab. 4).

Tabelle 4. Zahl der Blüten pro Trieb in Kultur

Boden	Herkunft		
	Si	Ca	Se
Si	3.63 (1.69)	2.32 (0.75)	2.07 (1.23)
Ca	2.25 (0.92)	1.96 (0.70)	1.31 (0.80)
Se	1.31 (1.31)	0.39 (0.99)	0.55 (0.98)

Auf allen Böden weisen die Si-H die grössten Blütenzahlen auf. Ein statistisch gesicherter Unterschied zu den anderen Herkünften lässt sich jedoch nur für Si ermitteln, da man bei diesem Merkmal erhebliche Standardabweichungen in

Kauf zu nehmen hat. Eindrücklich ist ein Vergleich mit den Daten der Felduntersuchungen. Hier weisen die Pflanzen auf Se mit durchschnittlich 22 Blüten den grössten Wert auf, Ca folgt mit 9.9 Blüten pro Pflanze - die Si-Pflanzen blühten nicht, da die Blüten durch Marmeltiere abgeweidet worden waren.

3.4. Blätter

Blattlänge

Form, Grösse und Farbtönung der Blätter variieren bei *Silene vulgaris* ausserordentlich stark (MARDSEN-JONES und TURRILL 1957, NEGODI 1928, 1929) von Standort zu Standort und sogar am gleichen Exemplar. Insbesondere sind die Blätter des ersten Triebes bei Kulturpflanzen vielfach grösser als die der nachfolgenden Triebe. Dieses Verhalten wird auch an unserem Pflanzenmaterial deutlich (Tab. 5). Die hier zitierten Daten stützen sich auf Messungen am dritten Blattpaar des Haupttriebes, welches zumeist gleichzeitig am grössten ausfällt.

In allen Fällen ist der Einfluss des Substrates auf die Blattlänge deutlich und lässt sich auch (bis auf eine Ausnahme) statistisch nachweisen. Auf Si stellen wir die höchsten Werte fest, auf Se die geringsten. Auf Si liegen die Durchschnittswerte 47.5% (Si-H), 36.8% (Ca-H) und 71.7% (Se-H) über den entsprechenden Werten auf Se.

Die Herkunft der Pflanzen wirkt sich hingegen weniger deutlich aus: zwar sind die Blätter der Ca-H im Mittel jeweils am grössten, die Unterschiede sind jedoch so gering, dass sie sich nicht statistisch absichern lassen. Lediglich auf Se sind die Verhältnisse ausgeprägter: Ca-H besitzen die grössten Blätter (30.7 cm), es folgen die Si-H (26.3 cm); die kürzesten Blätter haben im Mittel Se-H (21.2 cm).

Beim Vergleich der Feldmessungen mit jenen der entsprechenden Kulturpflanzen ergibt sich für die Blattlänge keine einheitliche Tendenz. Bei Si- und Se-Pflanzen ist der entsprechende Wert im Felde geringfügig grösser, bei Ca-Pflanzen nur halb so gross wie in Kultur. Der letzte Befund auf Ca entspricht demjenigen der Pflanzengrösse.

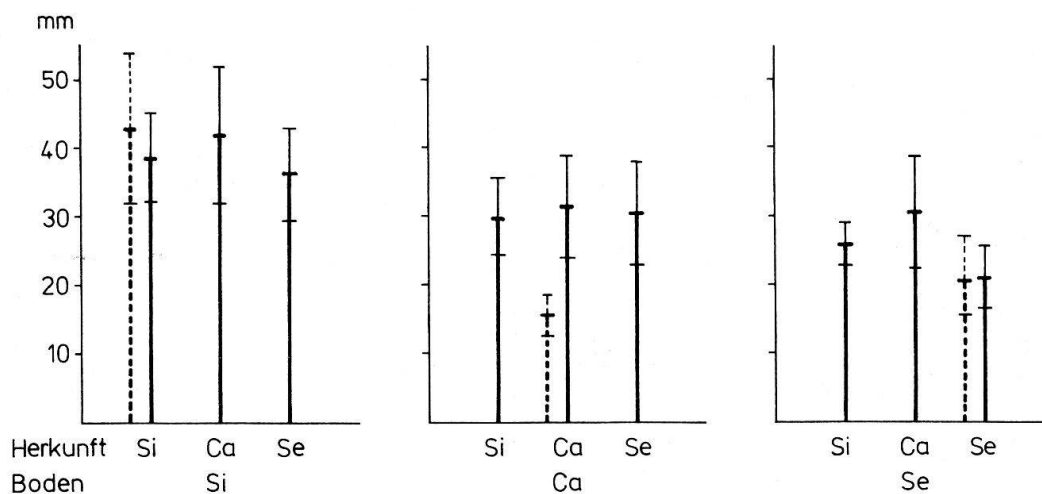


Abb. 4. Blattlänge in Kultur (—) und im Feld (---)
(Mittelwerte und Standardabweichungen)

Blattbreite

Wir haben hier die gleichen Verhältnisse wie bei der Blattlänge: grösste Breite auf Si, geringste auf Se. Alle Unterschiede mit einer Ausnahme sind gesichert. Der Einfluss des Substrates fällt hier jedoch stärker ins Gewicht als bei der Blattlänge. So liegen die Mittelwerte auf Si 70.1% (Si-H), 42.4% (Ca-H) und 88.9% (Se-H) über denen auf Se.

Auch im Hinblick auf die Herkunft entsprechen die Ergebnisse denen der Blattlänge. Auf jedem der drei Böden sind es die Ca-H, die die breitesten Blätter besitzen, es folgen die Si-H und dann die Se-H mit den schmalsten Blättern. Dies lässt sich auch hier nur für Se sichern: Ca-H haben hier im Mittel 9.9 mm, Si-H 7.7 mm, Se-H 6.3 mm breite Blätter.

Auch für die Feldbeobachtungen gilt Entsprechendes wie für die Blattlänge: Für Si- und Se-Pflanzen ergibt sich nur ein geringfügiger Unterschied zwischen den Feld- und Kulturmessungen, die Blätter der Ca-Pflanzen sind im Felde nur ungefähr halb so breit wie in Kultur (5.0 gegenüber 10.6 mm) (Abb. 5).

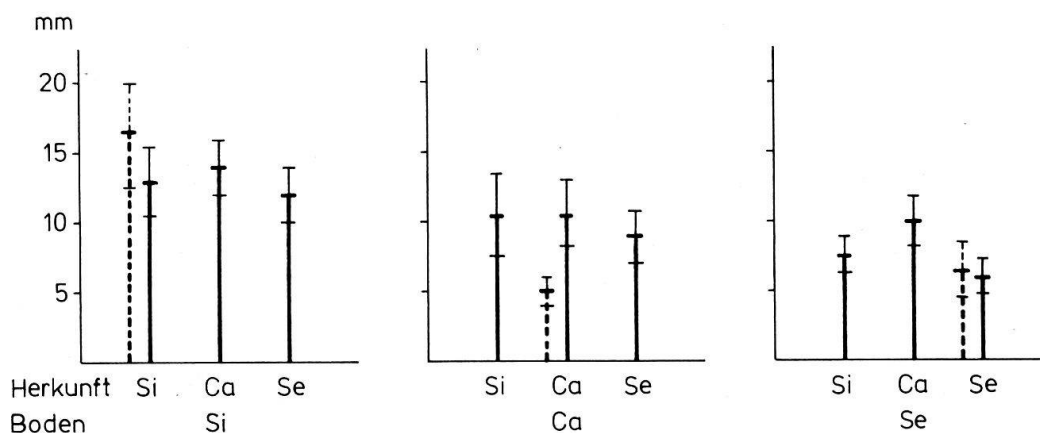


Abb. 5. Blattbreite in Kultur (—) und im Feld (---)
(Mittelwerte und Standardabweichungen)

3.5. Trockengewicht

Spross

Da für die Ermittlung der Trockengewichte nur je 4 Individuen pro Klasse (Boden/Herkunft) zur Verfügung stehen, fallen die Standardabweichungen der Mittelwerte relativ hoch aus. Der Nachweis von gesicherten Unterschieden wird dadurch für diese Merkmale erschwert.

Der Einfluss des Substrates auf die erzielten Trockengewichte tritt deutlich zutage und lässt sich in den meisten Fällen absichern: Die Werte liegen auf Si am höchsten und betragen auf Ca 59.5% (Si-H), 51% (Ca-H) und 69.3% (Se-H) der Durchschnittswerte auf Si, auf Se dagegen nur noch 9.2% (Si-H), 11,1% (Ca-H) bzw. 14.9% (Se-H).

Ein Einfluss der Pflanzenherkünfte lässt sich nicht feststellen (Abb. 6).

Wurzel

Bei den Wurzeln streuen die Einzelwerte der Trockengewichte ebenfalls sehr stark. Zwischen Si und Ca lassen sich keine bemerkbaren Unterschiede feststellen, die Werte auf Se liegen um ca. 50% darunter. Ein Einfluss der Pflanzenherkünfte kommt nicht zum Ausdruck (Abb. 7).

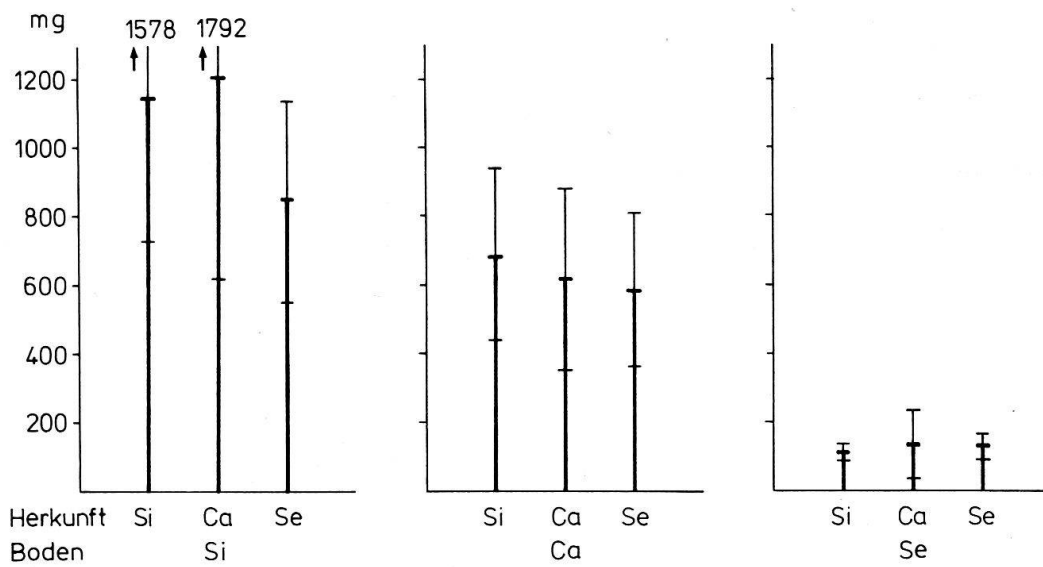


Abb. 6. Trockengewicht des Sprosssteils
(Mittelwerte und Standardabweichungen)

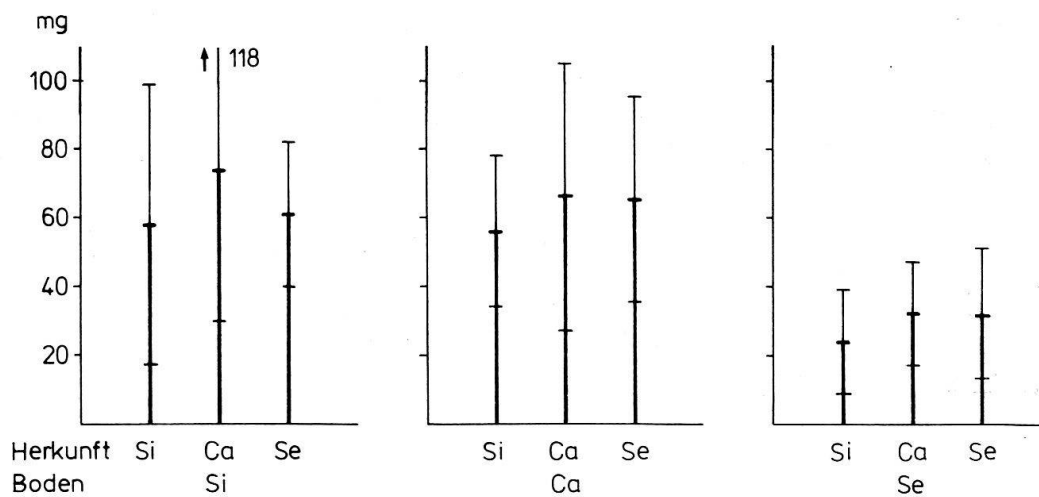


Abb. 7. Trockengewicht des Wurzelteils
(Mittelwerte und Standardabweichungen)

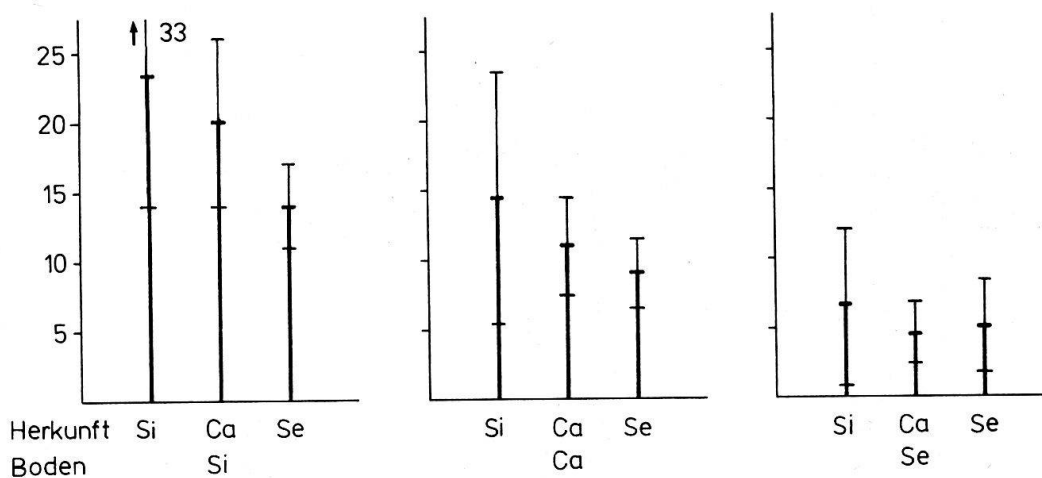


Abb. 8. Gewichtsverhältnis Sprossenteil/Wurzelteil
(Mittelwerte und Standardabweichungen)

Verhältnis Spross/Wurzel

Neben den reinen Trockengewichten ist ein Blick auf die Gewichtsverhältnisse Spross/Wurzel aufschlussreich. Silikat hat sowohl als Boden als auch als Herkunft die grössten Werte, Serpentin die kleinsten und Karbonat liegt dazwischen. Die Unterschiede lassen sich hinsichtlich der Böden recht gut, hinsichtlich der Herkünfte jedoch nur in einem Fall absichern. Der Trend lässt sich dennoch gut erkennen, vor allem, da er auf allen Böden im gleichen Sinn auftritt.

Auf Si wird von allen Pflanzen relativ am meisten Sprossmaterial gebildet (ca. 20mal mehr als Wurzelmaterial); auf Se ist zwar der Sprossanteil immer noch grösser, beträgt aber hier nur ca. das Fünffache des Wurzelanteils. Anders ausgedrückt: je extremer der Boden, desto höher fällt der Wurzelanteil einer Pflanze aus, um einen bestimmten Sprossenteil mit Wasser und Nährstoffen zu versorgen.

Die Eigenschaft zur Entwicklung einer grossen Wurzel ist bei den Se-H erblich fixiert. Sie weisen auf allen Böden den grössten Wurzelanteil auf, die Si-H den geringsten (Abb. 8).

3.6. Sonstige Merkmale

Im Alter von 9 Wochen unterscheiden sich die drei Herkünfte in Bezug auf Art und Verhalten des Stengels deutlich voneinander. Alle Se-H bilden dünne Stengel mit einer starken Tendenz zum Umkippen (auf Se nicht ausgeprägt). Die Stengel der Ca-H kippen seltener um und die Si-H sind im allgemeinen kräftig und bleiben aufrecht.

Die Verzweigung der Pflanzen erfolgt hauptsächlich am Grunde, daneben auf Ca später auch an allen übrigen Knoten des Stengels, auf Se sind lediglich die Se-H verzweigt (je eine Ausnahme bei den Si-H sowie Ca-H), wiederum vorwiegend am Grunde, daneben aber auch am oberen Stengelbereich.

Nach 9 Wochen lassen sich die Se-H an langen Internodien erkennen (länger als 1 Blattlänge). Bei den Ca-H sowie den Si-H finden wir eine Internodienlänge von $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{2}$ der Blattlänge.

Auch an den Blattmerkmalen zeigen sich die unterschiedlichen Herkünfte. Die Blattform ist bei Se-H schmal-lanzettlich, bei Si-H und Ca-H kommen auch breit-lanzettliche bis spatelförmig-lanzettliche Blätter vor. Die Blätter der Se-H haben auf Si und Ca einen eingerollten Blattrand, bei Ca-H ist dies weniger ausgeprägt und bei Si-H nicht vorhanden. In der Farbtönung entsprechen die Ergebnisse der Kultur weitgehend den Feldbeobachtungen: Si-H besitzen dunkelgrüne Blätter, bei den Se-H tritt daneben besonders im Felde oft Rotfärbung auf und die Blätter der Ca-H sind auffallend heller, vor allem bei jungen Pflanzen in Kultur.

4. Diskussion

Charakterisierung der Böden als Kultursubstrat (Abb. 9):

Für sämtliche Merkmale führt Silikat bei allen Herkünften mit wenigen Ausnahmefällen zu den höchsten Messwerten und kann somit als günstigste Unterlage bezeichnet werden.

Karbonat nimmt, vereinfacht gesagt, eine Zwischenstellung zwischen dem ungünstigen Serpentin und Silikat als bestem Boden ein. Dies gilt für alle Merkmale, wobei die Unterschiede zwischen Karbonat- und Serpentin-Boden in 19, zwischen Karbonat- und Silikat-Boden in 16 und zwischen Silikat- und

Herkunft		Grösse			Triebe			Blüten			Blattlänge		
		Si	Ca	Se	Si	Ca	Se	Si	Ca	Se	Si	Ca	Se
Boden	Si	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
	Ca	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
	Se	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o

Herkunft		Blattbreite			Spross-Gewicht			Wurzel-Gewicht			Spross-/Wurzel-Gewicht		
		Si	Ca	Se	Si	Ca	Se	Si	Ca	Se	Si	Ca	Se
Boden	Si	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
	Ca	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
	Se	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o

Abb. 9. Kulturversuche: Vergleich der drei Böden für jede Pflanzenherkunft und alle untersuchten Merkmale (senkrechte Kolonne)
Die Klammern bezeichnen statistisch gesicherte unterschiedliche Wertpaare.
(O = grösster, o = mittlerer, . = kleinster Wert)

Boden		Grösse			Triebe			Blüten			Blattlänge		
		Si	Ca	Se	Si	Ca	Se	Si	Ca	Se	Si	Ca	Se
Herkunft	Si	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
	Ca	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
	Se	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o

* gleiche Werte

Boden		Blattbreite			Spross-Gewicht			Wurzel-Gewicht			Spross-/Wurzel-Gewicht		
		Si	Ca	Se	Si	Ca	Se	Si	Ca	Se	Si	Ca	Se
Herkunft	Si	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
	Ca	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
	Se	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o

Abb. 10. Kulturversuche: Vergleich der drei Pflanzenherkünfte auf jedem der Böden für alle untersuchten Merkmale (senkrechte Kolonne)
Die Klammern bezeichnen statistisch gesicherte unterschiedliche Wertpaare.
(O = grösster, o = mittlerer, . = kleinster Wert).

Serpentin-Boden in 23 von 24 Fällen gesichert sind. Serpentin wirkt sich für alle Herkünfte wachstumshemmend aus: verglichen mit den übrigen Böden finden wir hier für sämtliche untersuchten Merkmale ausnahmslos die kleinsten Werte. Sie betragen gegenüber den Werten auf Silikat - 26-58% für die Pflanzengrösse, - 55-79% für die Zahl der Seitentriebe, - 92-96% für die Zahl der Blüten, - 27-42% für die Blattlänge, - 30-47% für die Blattbreite, - 85-91% für das Spross-Trockengewicht und - 48-58% für das Wurzel-Trockengewicht.

Vergleich der Populationen am natürlichen Standort

Unter den Populationen am natürlichen Standort finden sich bei Silikat-Pflanzen die grössten Exemplare mit den grössten Blättern während die Zahl der Triebe kleiner ist als auf Karbonat und Serpentin. Blüten sind aufgrund der Beweidung durch Murmeltiere nicht vorhanden. Aeusserst geringe Pflanzengrösse sowie Blattlänge und -breite wurde bei der Karbonat-Population festgestellt. Hierbei handelt es sich um eine Mangelercheinung, welche durch Wasser- und Nährstoffarmut bewirkt wird. In den Kulturversuchen waren die Pflanzen und deren Blätter der Karbonat-Herkünfte auf allen Substraten am grössten. Die ungünstigen Bedingungen des Serpentin führen in allen Teilen der Welt zu einer Flora, welche sich durch ihre Artenzusammensetzung, einen hohen Anteil an Endemiten sowie spezialisierte Rassen auszeichnet (PROCTOR 1975, WHITTAKER 1954). Die Serpentinrassen unterscheiden sich in physiologischer (WALKER 1954) und morphologischer Hinsicht von benachbarten Vorkommen gleicher Arten, wobei gewisse Merkmale (sog. Serpentinomorphosen) regelmässig zu beobachten sind (PICHI-SERMOLLI 1948, KRAUSE 1958, RITTER-STUDNICKA 1968). Hierzu gehören Stenophyllismus (Schmalblättrigkeit), Plagiotropismus (niederliegender Wuchs), Nanismus (Zwergwuchs), Purpureszenz (Rotfärbung) und stark entwickelte Wurzelsysteme.

Aehnliche Befunde trafen auch auf die von uns untersuchte Serpentin-Populationen zu. Leichte Purpurverfärbung der Blätter wurde regelmässig beobachtet, die Pflanzen- und Blattgrössen waren gering, jedoch aufgrund der besseren Wasserversorgung grösser als auf Karbonat. Die Plastizität von *Silene willdenowii* Sweet var. *serpentina* Ritter-Studnicka gegenüber wechselnden Umweltbedingungen erwähnte auch RITTER-STUDNICKA (1968) aufgrund von Untersuchungen in Bosnien. Sie stellte eine starke, von den wechselnden klimatischen Bedingungen einzelner Jahre abhängige Variabilität von Blatt- und Kelchmerkmalen

fest. Die Kelchfarbe variierte zwischen grün und kräftig weinrot, die Blätter wiesen zeitweilig Minimalwerte von nur 7.5-12 x 1.5-2 mm auf.

Vergleich der Pflanzen der 3 Herkünfte in Kultur (Abb. 10):

Während bei der Beurteilung der Böden übersichtliche Verhältnisse angetroffen werden, sind sie bei der Charakterisierung der drei Herkünfte aufgrund der Kulturversuche recht uneinheitlich. Die verglichenen Kulturpflanzen entsprechen mehr oder weniger dem Samengut, d.h. der potentiellen Variation. Dagegen sind die in der Natur verglichenen erwachsenen Pflanzen durch die sogenannte stabilisierende Selektion ausgelesen worden und entsprechen der definitiven, engeren Variation. Die Unterschiede in den quantitativen Merkmalen sind vielfach statistisch nicht abgesichert (Merkmalsunterschiede zwischen Silikat- und Karbonatpflanzen sind in 5, zwischen Karbonat- und Serpentinpflanzen in 6 von je 24 Fällen gesichert); dennoch lassen sich bestimmte Tendenzen deutlich erkennen, besonders, wenn sie auf allen drei Böden gleichzeitig sichtbar werden.

In Kultur auf angestammtem Substrat werden die Silikat-Pflanzen etwas grösser als im Felde und haben ungefähr gleich viele Triebe; Länge und Breite der Blätter sind jedoch etwas geringer. Als charakteristische Eigenschaften treten auf allen Substraten kleiner Wuchs, grosse Blütenzahl (für Silikat gesichert), geringes Wurzelgewicht und grösster Wert für die Relation Spross-/Wurzelgewicht auf. Die Karbonat-Population zeichnet sich in Kultur durch grösste Blattlänge und -breite aus (einheitlich für alle Substrate, Unterschiede zu den anderen Herkünften auf Silikat gesichert). Auf die überraschenden Abweichungen zu den Befunden im Felde wurde bereits hingewiesen. Alle Pflanzen fallen, besonders in der Jugend, durch deutlich hellere, gelbliche Blätter auf.

Einige typische Serpentinomorphose-Eigenschaften, wie sie bereits zuvor erwähnt wurden, treten bei den Serpentin-Herkünften in Kultur auf. Die Pflanzen bilden hier auf allen Substraten die kleinsten Blätter und weisen den grössten Wert für die Wurzel-/Spross-Gewichtsrelation auf. Sie sind charakterisiert durch dünne Stengel mit der Neigung zum Umkippen, durch leichte Rotfärbung der Blätter und schmal-lanzettliche Blattform. Daneben zeigen sie einen eher hohen Wuchs, eine grosse Zahl von Trieben (besonders auf dem eigenen Substrat Serpentin) und wenige Blüten.

Oekotypische Differenzierung:

Die skizzierten typischen Eigenschaften der drei Populationen können, da sie sich in Kultur unter standardisierten Bedingungen manifestieren, als genetisch fixiert betrachtet werden. Ihre Entstehung ist auf die speziellen Bedingungen des jeweiligen Standortes und einen entsprechenden Selektionsdruck zurückzuführen. Er rührt wohl beim Serpentin von den erwähnten chemisch-physikalischen Eigenschaften her, beim Karbonat dürften es die zeitweilig stark in Erscheinung tretenden Wasser- und Nährstoffmangelerscheinungen sein und bei der Silikat-Sippe die Konkurrenzbedingungen innerhalb eines Rasens mit vermehrter Beweidung.

Oekotypische Differenzierung wurde für Serpentin- und Schwermetallstandorte von einer Reihe von Autoren untersucht. Die an diesen Pflanzen zu beobachtenden charakteristischen Merkmale treten nacheinander auf und setzen sich unabhängig voneinander durch, wobei die Verträglichkeit geringer Mengen von Ca das wesentliche Merkmal für Serpentin-Pflanzen darstellt (WALKER 1954, vgl. auch SCHWANITZ und HAHN 1954a, b, KRUCKEBERG 1954, ANTONOVICS und BRADSHAW 1970). BRÖCKER (1963) stellte bei Kreuzungen von schwermetall-toleranten mit nicht-toleranten Exemplaren von *Silene vulgaris* eine dominante Vererbung der Toleranzeigenschaft sowie unabhängige Vererbung morphologischer Merkmale fest. Als wichtigste Vorgänge beeinflussen Selektion und Genfluss die Dynamik innerhalb einer Population. Selektion kann in allen Lebensphasen einer Pflanze eintreten, bei *Agrostis tenuis* findet sie vorwiegend im Keimlingsstadium statt (ANTONOVICS 1971). Auch konkurrenzmassige Unterlegenheit beeinträchtigt die Ueberlebenschancen einer Sippe an einem speziellen Standort. KRUCKEBERG (1954) stellt anhand von Kulturversuchen fest, dass die meisten Serpentin-Rassen bodenvager Arten auf anderen Substraten zwar besser gedeihen - dort meist aber unterlegen sind. Den ersten Teil dieser Regel finden wir durch unsere Kulturversuche und das gute Wachstum aller Populationen auf Silikat bestätigt - der zweite Teil gilt im besonderen für die Silikat-Population im geschlossenen Rasen. Die kleine Population, die hier anzutreffen ist, vermag diese nur dank eines für sie besonders günstigen, konkurrenzarmen (steinschlaggefährdeten) Standortes. Die gleiche Ansicht zu diesem Problem äussert GIGON (1971).

Eine ständige Bereicherung der genetischen Vielfalt der Population wird durch Genfluss bewirkt. Gleichen Genfluss für alle beobachteten Merkmale aber

Tab. 5. Typische Exemplare der Kulturversuche (Si = Silikat, Ca = Karbonat, Se = Serpentin, B = Boden, H = Herkunft).



Si-B
Si-H



Si-B
Ca-H



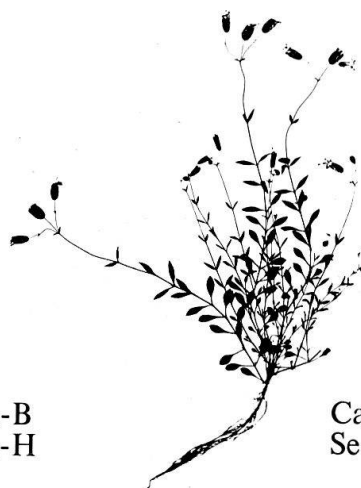
Si-B
Se-H



Ca-B
Si-H



Ca-B
Ca-H



Ca-B
Se-H



Se-B
Si-H



Se-B
Ca-H



Se-B
Se-H

unterschiedlichen Selektionsdruck auf morphologische Merkmale fanden ANTONOVICS und BRADSHAW (1970) in benachbarten schwermetall-toleranten und nicht toleranten Populationen von *Anthoxanthum*, was durch das Vorhandensein verschiedener klinaler Muster im Grenzbereich zum Ausdruck kam.

Der Genfluss unter benachbarten Populationen hält solange an, wie sich noch keine Barrieren gebildet haben. Das Entstehen solcher Barrieren konnte bei Schwermetall-Rassen nur in geringem Umfang festgestellt werden (ANTONOVICS 1968, McNEILLY und ANTONOVICS 1968), würde aber im Laufe der Zeit den Genaustausch herabsetzen und zur Stabilisierung der Eigenschaften einer Rasse beitragen (ANTONOVICS et al. 1971). Während bei *Silene vulgaris* s.l. eine Inkompatibilität zwischen den Unterarten oftmals nicht besteht, kann die Intersterilität selbst innerhalb von Populationen hoch sein (MARDSSEN-JONES und TURRILL 1957). Die Stabilisierung kleiner Populationen wird somit erschwert.

Eine in diesem Zusammenhang interessante Frage betrifft das Alter spezialisierter Standorte und damit die Zeitspanne, die den Populationen zur Herausbildung ihrer besonderen Eigenschaften zur Verfügung stand. Aus Untersuchungen über Schwermetall-Minenstandorte weiss man (ANTONOVICS et al. 1971), dass hier bereits eine Zeit von 50-100 Jahren ausreicht um die Entwicklung äusserlich deutlich erkennbarer Typen zu ermöglichen. Die geringe Grösse der möglicherweise recht jungen Population auf Silikat dürfte eine Erklärung dafür sein, dass die Unterschiede zur Karbonat-Population weniger stark zutage treten als bei der Serpentin-Population.

Zusammenfassung

In der alpinen Stufe der Alpen wurden an drei vergleichbaren Standorten mit lediglich verschiedener Gesteinsunterlage (Silikat, Karbonat, Serpentin) Populationen von *Silene vulgaris* ssp. *montana* in bezug auf Pflanzengrösse, Zahl der Triebe, Zahl der Blüten, Blattlänge und -breite biometrisch untersucht. Daneben wurden im Gewächshaus in Zürich aus Samen gezogene Pflanzen der drei Herkünfte auf jedem der drei Originalböden kultiviert und ausser den genannten morphologischen Faktoren auch Spross- und Wurzeltrockengewichte ermittelt.

Während bei Silikat- und Serpentinpflanzen die Werte für Pflanzen- und Blattgrösse im Felde leicht über denen der entsprechenden Kulturen auf gleichem Substrat lagen erreichten sie bei Karbonatpflanzen nur ca. 50% der in Kultur gemessenen Werte. Zu grössten Unterschieden bei den Feldmessungen kommt es

zwischen Karbonat- und Silikatpflanzen; letztere besitzen ca. dreimal grössere Blätter. Diese Resultate werden erklärt durch die ungünstigen Wasser- und Nährstoffverhältnisse auf Karbonatboden in der Natur und weisen auf die grosse Plastizität der Art gegenüber herrschenden Umweltbedingungen hin. In den Kulturversuchen zeigten alle Pflanzen auf Silikat für sämtliche Merkmale die höchsten Werte, es folgte Karbonat. Serpentin führte zwar nirgends zum Absterben der Pflanzen, erbrachte jedoch die geringsten Werte. Daneben konnten typische, genetisch fixierte Merkmale der einzelnen Populationen festgestellt werden, die als ökologische Differenzierungen anzusehen sind: Silikatpflanzen zeichneten sich durch kleinen Wuchs, grosse Blütenzahl, geringes Wurzelgewicht und grössten Wert für die Relation Spross-/Wurzelgewicht aus, Karbonatpflanzen besaßen die vergleichsweise grössten Blätter und Serpentinpflanzen typische "Serpentinomorphose"-Erscheinungen (kleine Blätter, dünne Stengel mit der Tendenz zum Umkippen, kleinste Relation für das Spross-/Wurzelgewicht).

Summary

The paper deals with populations of *Silene vulgaris* ssp. *montana* growing on three different soil types - silicate, carbonate and serpentine - within the alpine zone of Davos. Size of plant, number of shoots, number of flowers, length and width of leaves was measured in natural populations; a second set of measurements was taken from plants grown from wild seeds and cultivated in Zurich in their corresponding soils. In addition to the mentioned features, the dry weights of the shoots and roots were measured.

The plants grown on silicate soil showed the highest values of the measurements, whereas those from serpentine represented smallest values; however, wilting of the plants was not observed.

The field experiments showed the dependency of the species upon site conditions: the carbonate plants and their leaves reached about half the size of those grown in Zurich on the same soil. Plants growing in the wild on silicate and serpentine were slightly superior to those kept in cultivation. The nutrients content on the carbonate field was decisive for these differences.

The silicate plants were characterized by small growth, high number of flowers, small root weight and the highest ratio of shoot to root weight. The carbonate plants had the comparatively largest leaves and the serpentine plants showed typical signs of "serpentino-morphosis", i.e. small leaves, thin stems, tendency to flop and smallest ratio of shoot to root weight (which means relatively bigger proportion of root). The genetically determined features of the different populations can be regarded as elements of an ecological differentiation.

Résumé

Les populations de *Silene vulgaris* ssp. *montana* de trois stations alpines comparables (sur silicate, carbonate et serpentine à Davos) sont décrites quant à la grandeur de la plante et des feuilles et au nombre de tiges et de fleurs. Une deuxième série de mesure porte sur des cultures à Zurich à partir des graines de ces trois populations, semées chaque fois sur les trois sub-

strats originaux. Aux mesures morphologiques citées s'ajoute l'estimation du poids sec des parties aériennes et des racines.

Toutes les plantes dénotent pour tous les caractères des valeurs supérieures sur silicate, suivi par le carbonate; la serpentine, bien que jamais létale, livre les valeurs minimales.

Les mesures sur le terrain expriment clairement la plasticité de l'espèce quant aux conditions de station: ainsi la grandeur des plantes de carbonate et de leurs feuilles est la moitié de celle en culture à Zurich sur le même substrat - les valeurs de terrains sur silicate et serpentine sont légèrement supérieures à celles en culture.

Les expériences de culture suggèrent distinctement des caractères typiques à chaque population et génétiquement fixés, caractères que l'on peut considérer comme des différenciations écologiques. Les plantes de silicate sont basses, avec beaucoup de fleurs, un faible poids sec des racines et le plus grand rapport du poids sec des parties aériennes aux racines. Les plantes de carbonate possèdent en comparaison les feuilles les plus grandes. Les plantes de serpentine présentent des traits typiques de "serpentinomorphose": feuilles petites, tiges minces tendant à se plier, rapport du poids sec des parties aériennes aux racines le plus petit, c.à.d. racines particulièrement développées.

Literatur

- AESCHIMANN D., 1979: Etude morphologique et phytogéographique du *Silene vulgaris* s.l. (Caryophyllaceae) dans le domaine alpin occidental et les terrains avoisinants. Diplomarbeit. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich. 151 S.
- ANTONOVICS J., 1968: Evolution in closely adjacent plant populations V. Evolution of self-fertility. *Heredity* 23, 219-238.
- und BRADSHAW A.D., 1970: Evolution in closely adjacent plant populations. VIII. Clinal patterns in *Anthoxanthum odoratum* across a mine boundary. *Heredity* 25, 349-362.
- and TURNER R.G., 1971: Heavy metal tolerance in plants. *Adv. in Ecological Research* 7, 1-85.
- BRADSHAW A.D., 1954: Local population differences in *Agrostis tenuis*. *Atti del IX Congresso Internat. di Genetica. Caryologia Vol. suppl. 1025*.
- BRÖKER W., 1963: Genetisch-physiologische Untersuchungen über die Zinkverträglichkeit von *Silene inflata* Sm. *Flora, Jena* 153, 122-156.
- CLAUSEN J., KECK D. und HIESEY W.M., 1940: Experimental studies on the nature of species. I. Effect of varied environments on western North American plants. *Carnegie Inst. Washington Publ.* 520, 1-452.
- 1948: Experimental studies on the nature of species. III. Environmental responses of climate races of *Achillea*. *Carnegie Inst. Washington Publ.* 581, 1-129.
- EGGER B., (in Vorbereitung): La végétation sur serpentine à l'étage alpin près de Davos. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich*.
- ERNST W., 1974: Schwermetallvegetation der Erde. *Fischer Verlag, Stuttgart*, 194 S.
- GIGON A., 1971: Vergleich alpiner Rasen auf Silikat- und Karbonatboden. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich* 48, 159 S.

- KRAUSE W., 1958: Andere Bodenspezialisten. In: RUHLAND W. (Hrsg.), Handbuch der Pflanzenphysiologie 4, 755-806.
- KRUCKEBERG A.R., 1951: Intraspecific variability in the response of certain native plant species to serpentine soil. Amer. Journ. Bot. 38, 408-419.
- 1954: The ecology of serpentine soils. III. Plant species in relation to serpentine soils. Ecology 35, 267-274.
- 1967: Ecotypic response to ultramafic soils by some plant species of Northwestern United States. Brittonia 19, 133-151.
- MARSDEN-JONES E.M. und TURRILL W.B., 1957: The bladder champions (*Silene maritima* and *Silene vulgaris*). The Ray Soc., London, 378 S.
- MCNEILLY T. und ANTONOVICS J., 1968: Evolution in closely adjacent plant populations. IV. Barriers to gene flow. Heredity 23, 205-218.
- NEGODI G., 1928: Studio monografico sulla *Silene angustifolia* (Mill.) Guss. con particolare riguardo alle forme italiane. Arch. Bot. Sist. 4, 40-71, 138-153, 217-272.
- 1929: Studio monografico sulla *Silene angustifolia* (Mill.) Guss. con particolare riguardo alle forme italiane. Arch. Bot. Sist. 5, 24-45, 111-141.
- NIGGLI P., de QUERVAIN F. und WINTERHALDER R.U., 1930: Chemismus Schweizerischer Gesteine. Beitr. Geol. Schweiz. Geotechn. 14, 389 S.
- PETERS T., 1963: Mineralogie und Petrographie des Totalp-Serpentins bei Davos. Schw. Mineral. und Petrogr. Mitt., 43(2), 329-685.
- PICHI-SERMOLLI R., 1948: Flora e vegetazione della serpentine e delle altre ofioliti dell'alta valle del Tevero (Toscana). Webbia 6, 1-380.
- PROCTOR J. und WODELL S.R.J., 1975: The ecology of serpentine soils. Adv. in Ecol. Research 9, 255-366.
- RITTER-STUDNIČKA H., 1968: Die Serpentinomorphosen der Flora Bosniens. Bot. Jahrb. 88(4), 443-465.
- SCHLICHTING E. und BLUME H.P., 1966: Bodenkundliches Praktikum. Parey Verlag, Hamburg und Berlin, 209 S.
- SCHWANITZ F. und HAHN H., 1954: Genetischentwicklungsphysiologische Untersuchung an Galmeipflanzen. Z. Bot. 42, 179-190.
- SNAYDON R.W., 1962: The growth and competitive ability of contrasting natural populations of *Trifolium repens* L. on calcareous and acid soils. Journ. Ecology 50, 439-447.
- STEUBING L., 1965: Pflanzenökologisches Praktikum. Parey Verlag, Berlin und Hamburg, 262 S.
- TURESSON G., 1922: The genotypical response of the plant species to habitat. Hereditas 3, 211-350.
- 1925: The plant species in relation to habitat and climate. Hereditas 6, 147-236.
- WALKER R.B., 1954: The ecology of serpentine soils. II. Factors affecting plant growth on serpentine soils. Ecology 35, 259-266.
- WHITTAKER R.H., 1954: The ecology of serpentine soils. IV. The vegetational response to serpentine soils. Ecology 35, 275-288.

Adresse der Autorinnen:

Dr. I. Schoop-Brockmann
Alte Zürcherstrasse 47
CH-5400 Baden

B. Egger, dipl. Natw. ETH
Geobotanisches Institut ETH
Zürichbergstrasse 38
CH-8044 Zürich