©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

ARNO BOGENRIEDER, MICHAELA BÜHLER & PETER HÄRRINGER

Anthoxanthum odoratum L. und *Anthoxanthum alpinum* (A. & D. LÖVE) am Feldberg (Schwarzwald). Ein Beispiel für Höhenvikarianz

Kurzfassung

Der Übergangsbereich von *Anthoxanthum odoratum* und *A. alpinum* in den Borstgrasrasen der Feldbergkuppe liegt bei etwa 1300 m, in den feuchten Flachmoorgesellschaften noch etwas höher. *A. alpinum* bleibt auf den Gipfelbereich beschränkt und endet talwärts an der Grenze zum Leontodonto-Nardetum in der Subass. von *Genista sagittalis*. Nach dem Verbreitungsbild muß die Art zu den zahlreichen Glazialrelikten des Feldbergs gerechnet werden.

Die beiden Arten unterscheiden sich im Keimungsverhalten, in der Lichtabhängigkeit und der Temperaturabhängigkeit der apparenten Photosynthese, im Chlorophyllgehalt, im Verteilerschlüssel bestimmter Proteinfraktionen und in ihrem Wuchs- und Blühverhalten. *A. odoratum* ist bei den Photosynthese- und Konkurrenzversuchen durchweg die überlegene und konkurrenzkräftigere Art. Viele bei kontrollierter Anzucht eindeutige Unterscheidungsmerkmale erwiesen sich bei den am Standort herangewachsenen Pflanzen als variabel und unzuverlässig; dagegen konnte der diagnostische Wert der feinen Behaarung der inneren Deckspelze durch zahlreiche Chromosomenuntersuchungen weiter untermauert werden.

Abstract

***Anthoxanthum odoratum* L. and *Anthoxanthum alpinum* (A. & D. LÖVE) on the Feldberg (Schwarzwald). An Example of Height Vicariads**

The transition zone of *Anthoxanthum odoratum* and *A. alpinum* in the extensively grazed grassland of the Feldberg summit lies at about 1300 m, in the fen communities somewhat higher still. *A. alpinum* is restricted on the highest region and ends locally on the border to Leontodonto-Nardetum in the subassociation of *Genista sagittalis*. Based on its distribution, this species must be considered as one of the numerous glacial age relics of the Feldberg.

The two species differ in their germination behavior, the light and temperature dependence of apparent photosynthesis, in chlorophyll content, in the partitioning pattern of certain protein fractions, and in their growth and flowering behavior. *A. odoratum* is clearly the dominant and more strongly competitive species in the photosynthesis and competition experiments. Many clear-cut morphological characteristics in controlled cultivation proved to be variable and unreliable in plants growing under local conditions. In contrast, the diagnostic value of the hairiness of the inner lemma could be further substantiated in numerous chromosome investigations.

Autoren

Prof. Dr. ARNO BOGENRIEDER, Dipl.-Biol. MICHAELA BÜHLER & Dipl.-Biol. PETER HÄRRINGER, Biologisches Institut II, Lehrstuhl Geobotanik, Schänzlestr. 1, D-79104 Freiburg.

1. Einleitung

In einer Mitteilung hat SMETTAN (1981) darauf aufmerksam gemacht, daß die florisitische Durchforschung des Schwarzwaldes immer noch Überraschungen erbringen kann. Er fand am Feldberg *Anthoxanthum alpinum*, eine Pflanze arktisch-alpider Verbreitung, die bis dahin aus dem Schwarzwald nicht bekannt gewesen war.

Während sich SMETTAN (1981) ausschließlich auf morphologische Merkmale stützte, deren Zuverlässigkeit aufgrund von Untersuchungen in anderen Gebieten wiederholt in Zweifel gezogen wurde, konnten wir in einer späteren Untersuchung zeigen, daß am Feldberg der morphologische Befund immer mit den cytologischen Verhältnissen übereinstimmt (BOGENRIEDER & STIETENCRON 1985). Ob dieses Ergebnis allerdings auf das gesamte Vorkommen im Schwarzwald übertragen werden darf, war damals aufgrund der verhältnismäßig geringen Probenzahl und der völligen Unkenntnis des Arealbildes noch unklar. Diese Tatsache stand einer raschen und umfassenden Kartierung des Areals ebenso im Wege wie der Befund, daß die Entscheidung über das einzig völlig zuverlässige und bis dahin immer mit dem Chromosomenbefund übereinstimmende Merkmal, die feine Behaarung der obersten Deckspelze bei *Anthoxanthum alpinum* (s. BOGENRIEDER & STIETENCRON 1985), im Gelände nicht leicht zu treffen ist. Bei der weiteren Erkundung des Areals von *Anthoxanthum alpinum* mußte also neben dem Gesamtkomplex der morphologischen Merkmale immer wieder der cytologische Befund als Bestätigung mit herangezogen werden; eine Notwendigkeit, die allerdings mit zunehmender Anzahl widerspruchsfreier Chromosomenbefunde immer mehr an Bedeutung verloren hat.

Bereits die ersten, noch oberflächlichen Beobachtungen über das Vorkommen von *Anthoxanthum alpinum* am Feldberg hatten die Vermutung nahe gelegt, daß es sich hier um ein weiteres Beispiel eines sogenannten Glazialrelikts handeln könnte, um eine Pflanze also, die die postglaziale Zeit der Bewaldung in bestimmten, waldfrei gebliebenen Refugien des Feldbergmassivs überdauert hat, aus denen sie dann später in die anthropogenen Weidfelder eingewandert ist. Der Erfolg derartiger "progressiver Glazialrelikte" (WILMANNS 1965/66) auf den vom Menschen geschaffenen Sekundärstandorten ist sehr unterschiedlich.

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

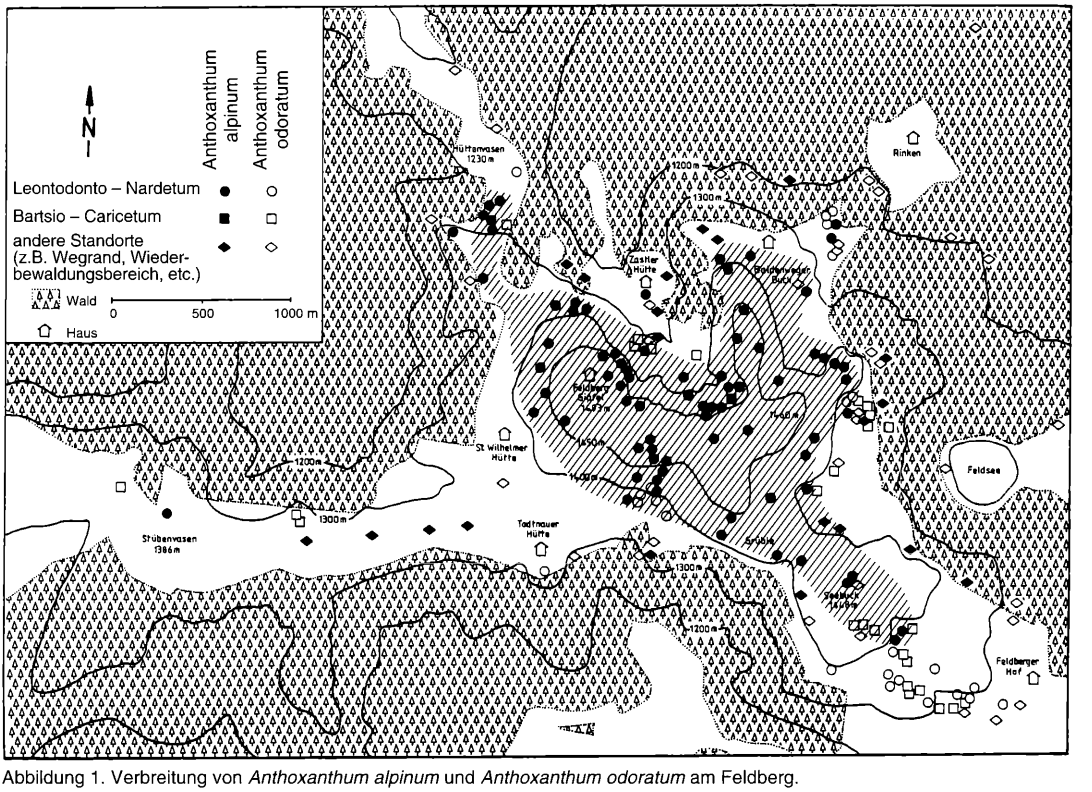

Abbildung 1. Verbreitung von *Anthoxanthum alpinum* und *Anthoxanthum odoratum* am Feldberg.

Neben Reliktpflanzen, die sich inzwischen weit über die Weidfelder des Feldbergrückens ausgebreitet haben (*Leontodon helveticus, Campanula scheuchzeri*) gibt es mehrere Arten, die sich standörtlich und räumlich kaum von ihren Refugien entfernt haben (vgl. dazu BOGENRIEDER 1982). Wie es sich hier mit *Anthoxanthum alpinum* verhielt, konnte ohne genauere Erfassung des Vorkommens am Feldberg nicht entschieden werden. Wir haben deshalb, nach einer orientierenden Erfassung des Areals, eine Punktekarte für das Auftreten von *Anthoxanthum alpinum* und *A. odoratum* erarbeitet, bei der etwa in der Hälfte der Fälle der morphologische Befund durch eine Chromosomenzählung an Nachzucht aus entnommenen Samen überprüft wurde.

Mit der sich immer mehr abzeichnenden Tatsache einer scharfen Höhengrenze zwischen den beiden *Anthoxanthum*-Arten entstand der Wunsch, den Ursachen dieser ausgeprägten Höhenvikarianz durch ökologische Untersuchungen auf die Spur zu kommen. Sie sind als erster Versuch zu werten, der vielleicht geeignet ist, die zukünftige Fragestellung einzugrenzen und zu präzisieren. Eine Antwort auf die Frage der Kausalität der beobachteten Höhenvikarianz sind sie noch nicht.

2. Arealkarte und soziologische Bindung

Die Suche in der weiteren Umgebung des Feldbergstocks und in benachbarten Gipfellagen des Südschwarzwaldes zeigte, daß sich die Kartierungsarbeit auf den eigentlichen Feldbergrücken beschränken konnte. Zwar konnte *A. alpinum* außerdem noch auf dem Belchen und dem Herzogenhorn nachgewiesen werden (nicht aber auf dem Kandel und dem Schauinsland), doch handelt es sich dabei um kleinere bzw. punktuelle Vorkommen.

Das Ergebnis der Untersuchung am Feldberg zeigt die Punktekarte, in der das Vorkommen der beiden *Anthoxanthum*-Arten nach Gesellschaftszugehörigkeit aufgeschlüsselt ist (Abb. 1). Vernachlässigt man die in vielen Fällen wohl nur vorübergehende Sekundärausbreitung entlang von Wegen und Bachrinnen, so ist festzustellen, daß sich das Hauptvorkommen von *A. alpinum* auf Höhenlagen über ca. 1300 m beschränkt, wobei die Höhengrenze im Südwesten (ca. 1400 m) deutlich höher anzusetzen ist als am schneereichen Nordabfall. Aus diesen Daten und weiteren Geländebeobachtungen läßt sich ein mehr oder weniger geschlossenes Verbreitungsgebiet für *A. alpinum* konstruieren, wie es in Abbildung 1 ebenfalls wiedergegeben ist. Innerhalb dieses Bereichs erscheint die Pflan-

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

Tabelle 1 Stetigkeitstabelle des Leontodonto-Nardetums, getrennt nach Aufnahmen mit *A. alpinum* und *A. odoratum*.

I Leontodonto-Nardetum, *Ligusticum mutellina*-Variante, 12 Aufnahmen 1310-1480 m.
II Leontodonto-Nardetum, Typische Variante, *Calluna*-Variante und *Trifolium repens*-Variante, 43 Aufnahmen 1240-1480 m.
III wie II, 23 Aufnahmen 1220-1420 m.
IV Leontodonto-Nardetum, Subass. von *Genista sagittalis*, 7 Aufnahmen 1230-1390 m.

Gesellschaften	mit *A. alpinum* I	II	mit *A. odoratum* III	IV
Anthoxanthum alpinum	100	100	0	0
Anthoxanthum odoratum	0	0	100	100
Leontodon helveticus	92	81	65	43
Potentilla aurea	8		17	0
Diphasium alpinum	8		0	0
Campanula scheuchzeri	50	77	74	43
Solidago vigaurea/minuta	50	26	22	14
Gentiana lutea	92	51	17	0
Ligusticum mutellina	100	0	0	0
Melampyrum pratense	25	30	0	0
Genista sagittalis	0	0	0	36
Viola canina	0		0	27
Carlina acaulis	0		13	14
Thymus pulegioides	0		26	14
Briza media	0		13	43
Leontodon autumalis	0		13	14
Rumex acetosella	0	0	13	14
Succisa pratensis	0	0	9	29
Carex ovalis	0	0	17	0
Calluna vulgaris	8	63	43	57
Vaccinium vitis-idaea	17	47	43	29
Trifolium repens	0	14	17	14
Trifolium pratense	17	7	17	0
Nardus stricta	83	91	78	57
Meum athamanticum	100	84	70	71
Arnica montana	50	63	61	14
Galium harcynicum	33	67	71	78
Polygala serpyllifolia	8	14	22	29
Hypericum maculatum	0	2	4	0
Potentilla erecta	58	79	96	57
Danthonia decumbens	0	0	4	14
Hieracium pilosella	8	9	30	42
Agrostis tenuis	83	84	100	100
Festuca rubra	83	84	87	100
Deschampsia flexuosa	92	91	77	57
Vaccinium myrtillus	100	93	71	87
Melampyrum sylvaticum	8	9	4	0
Luzula campestris/multifl.	66	65	30	43
Luzula sylvatica	8	7	13	14
Luzula luzuloides	42	42	35	86
Veronica officinalis	0	7	17	14
Poa chaixii	8	28	39	29
Polygonum bistorta	75	30	17	29
Chrysanthemum leucanthemum	0	7	22	14
Achillea millefolium	0	5	22	14
Stellaria graminea	0	5	13	0
Lotus corniculatus	0	0		0
Hypericum perforatum	0	0	0	29
Deschampsia cespitosa	25	5	35	43
Teucrium scorodonia	0	0	0	29
Euphrasia rostkoviana	8	5	13	0
Hieracium lachenalii	8	23	35	43
Leontodon hispidus	8	14	22	14
Phytheuma spicatum	17	5	9	14
Rumex alpinus	8	0	9	0
Gnaphalium sylvaticum	8		13	0
Calamagrostis arundinacea	0	7	0	0
Ranunculus acris	0			0
Alchemilla vulgaris	0	7		0
Polygala vulgaris	0	7		0
Cerastium holosteoides	0			0
Sanguisorba officinalis	0	0		0
Fagus sylvatica	0	0	13	0
Picea abies	41	62	39	14
Sorbus aucuparia	33	19	13	0
Sorbus aria	0	0		14
Cetaria islandica	8	11		0
Cladonia arbuscula	8		0	0
Aulacomnium palustre	16	0		0
Polytrichum formosum	33	12	0	0
Dicranum scoparium	0	7	0	0
Rhytidiadelphus loreus	0	5	0	0
Rhytidiadelphus squarrosus	16	7	0	0
Pleurozium schreberi	8	16	0	0

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

ze im Aufnahmematerial des Leontodonto-Nardetum mit großer Stetigkeit und oft hoher Frequenz (man vergleiche hierzu die Frequenzaufnahmen in BOGENRIEDER & WILMANNS 1991, deren Dauerbeobachtungsflächen in dem in Abbildung 1 angegebenen Bereich liegen). Das bisher tiefste Vorkommen von *A. alpinum* im Leontodonto-Nardetum fand sich in der Nähe des Hüttenwasens, am Nordhang des Berges, bei 1240 m. Dieser Wert wird von Pflanzen an Sekundärstandorten (Weganrissen, Erosionsflächen) nur unwesentlich unterschritten; hier liegt das tiefste bisher ermittelte Vorkommen am Nordabfall des Baldenweger Bucks bei 1200 m.

Nähert man sich aus dem Zentrum des Areals kommend der Bestandesgrenze von *A. alpinum*, so gelangt man in einen Übergangsbereich, in dem sich die Vorkommen beider *Anthoxanthum*-Arten verzahnen. Dieser Durchdringungsbereich umfaßt auf der Nord- und Ostseite etwa 50-70 Höhenmeter, auf der Süd- und Südwestseite sehr viel weniger. Interessanterweise ist es aber manchmal kaum möglich, innerhalb dieses Bereiches eine wirklich homogene Aufnahmefläche zu finden, in der beide *Anthoxanthum*-Arten enthalten sind. Die scheinbar regellose Durchdringung erweist sich bei genauerem Hinsehen als ein Mosaik standörtlicher Feindifferenzierung, denen die Arten in sehr eindeutiger Weise zugeordnet sind. Stellt man den im Rahmen dieser Untersuchung erhobenen Vegetationsaufnahmen des Leontodonto-Nardetums mit *A. alpinum* jene mit *A. odoratum* gegenüber, dann zeigt sich, daß mit dem Übergang von *A. alpinum* zu *A. odoratum* ein Rückgang einiger Charakterarten des Leontodonto-Nardetums und das Auftauchen der ersten Arten des Festuco-Genistetum korreliert ist. Diese Aussage läßt sich anhand der Stetigkeitstabelle (Tab. 1) noch weiter präzisieren. *A. alpinum* endet standörtlich offensichtlich an der Grenze zum Leontodonto-Nardetum in der Subassoziation von *Genista sagittalis*, während umgekehrt *A. odoratum* nicht mehr in der von längerer Schneebedeckung geprägten *Ligusticum mutellina*-Variante der Gesellschaft anzutreffen ist.

Das Vorkommen der beiden *Anthoxanthum*-Arten im Untersuchungsgebiet ist nicht auf die eigentlichen Borstgrasrasen beschränkt. Das bisher publizierte Aufnahmematerial zeigt, daß *A. odoratum* s.l. (inclusive *A. alpinum*) auch in Rieselfluren und Flachmooren auftritt (vergl. BOGENRIEDER 1982). Die Stetigkeit ist hier zwar geringer als in den Borstgrasrasen, liegt aber im Bartsio-Caricetum fuscae immer noch zwischen 40 und 60%. Die Überprüfung dieser Vorkommen ergab, daß es sich dabei in den meisten Fällen tatsächlich um *A. odoratum* s.str. handelt, doch konnten zwischen 1320 und 1430 Meter auch einige Bestände des Bartsio-Caricetum nachgewiesen werden, die *A. alpinum* enthielten. Kennzeichnend ist, daß dieser Übergang, verglichen mit den Verhältnissen im Leontodonto-Nardetum, in deutlich höherer Lage erfolgt. Deshalb greifen dort. wo geeignete Feuchtflächen vorhanden sind, die höchsten Vorkommen von *A. odoratum* weit in den Bereich von *A. alpinum* hinein, z. B. am Immisberg bis 1290 Meter (im Leontodonto-Nardetum 1260 m NN), am Baldenweger Buck bis 1390 Meter (gegenüber 1320 m NN), im Zastler Loch bis 1320 Meter (hier konnte *A. odoratum* nur innerhalb des Bartsio-Caricetum nachgewiesen werden).

3. Morphologische Beobachtungen

Die in der Vegetationsperiode 1988 an umfangreichem Material aus dem gesamten Areal am Feldberg erhobenen Daten zur Größe der Pflanzen (*A.odoratum* n= 431, *A. alpinum* n=763) und zur Länge der Infloreszenzen (*A. odoratum* n= 2382, *A. alpinum* n=1476) stimmen mit den früher gemachten Angaben (BOGENRIEDER & STIETENCRON 1985) weitgehend überein.

Der habituelle Unterschied zwischen beiden Arten ließ sich anhand des Abspreizwinkels des obersten Halm-Blattes zwar statistisch absichern (Kolmogoroff-Smirnoff-Test), doch ist dieses Merkmal wegen großer Überschneidungen für eine Entscheidung in jedem Einzelfall nicht ausreichend. Weiterhin gilt, daß im Zweifelsfall die feine Beborstung der beiden inneren Spelzen als entscheidendes Kriterium heranzuziehen ist. Bei diesem Merkmal wurde bei bisher ca. 500 Überprüfungen noch nie ein Widerspruch zum cytologischen Befund (2n=20 bei *A. odoratum* bzw. 2n=10 bei *A. alpinum*) festgestellt. Es gibt also bisher am Feldberg keinen Hinweis auf *A. odoratum* mit halbem oder *A. alpinum* mit doppeltem Chromosomensatz wie dies aus anderen Gegenden berichtet wird (TEPPNER 1970, HESS et al. 1980).

Tabelle 2. Morphologische Unterschiede der beiden *Anthoxanthum*-Arten im Überschneidungsbereich beider Spezies.

	A.odoratum	*A.alpinum*
Größe der Pflanzen	55.15 cm ± 9.8	39.77 cm ± 5.59
Länge der Infloreszenz	4.42 cm ± 1.02	3.32 cm ± 0.54
Abspreizwinkel des obersten Blattes	ca 30°	ca 20°

Als nicht ausreichend zuverlässig erwies sich auch ein Merkmal, das sehr leicht zu erkennen ist und bei Anzucht im Gewächshaus immer zur Ausbildung kommt: Etwa ab dem Vierblatt-Stadium beginnen sich die basalen Blattscheiden von *A. alpinum* deutlich rot zu färben und werden dann fast dunkelrot. Im Gegensatz dazu bleiben die Blattscheiden von *A. odoratum* weich und gelbgrün (2 von 400 kultivierten Pflanzen hatten allerdings ebenfalls rote Blattscheiden). Die Überprüfung von 13 Probeflächen im Gebiet um den

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

Seebuck und dem Feldberg-Gipfel zeigte jedoch, daß die Rotfärbung der Blattscheiden bei etwa 30% der *A. alpinum*-Pflanzen nicht zu beobachten war. Da es sich dabei in der Regel um ältere Pflanzen handelte, ist zu vermuten, daß die Rotfärbung mit zunehmendem Alter verschwinden kann. Bei den kultivierten Pflanzen konnte ein solches Verschwinden allerdings nicht beobachtet werden.

Als weiteres Unterscheidungsmerkmal der beiden Arten gilt die unterschiedliche Blattfarbe. Die Blätter von *A. odoratum* werden in der Literatur als beiderseits graugrün und matt bezeichnet, während die Blätter von *A. alpinum* dagegen als oberseits glänzend graugrün und unterseits als glänzend gelbgrün beschrieben werden. Tatsächlich zeigt sich bei kontrollierter Anzucht ein sehr deutlicher Farbunterschied zwischen beiden Arten, der bei einem Paarvergleich in jedem Einzelfall eine eindeutige Artzuordnung ermöglicht.

Im Freiland sind die Verhältnisse nicht so einfach. Das Merkmal der verschiedenfarbigen Ober- und Unterseiten manifestiert sich erst bei Blättern, die nach der Blühphase der Pflanzen angelegt werden, ältere Blätter zeigen dieses Merkmal in vielen Fällen nicht. Dieser Befund steht in einem merkwürdigen Widerspruch zu den Beobachtungen von TEPPNER (1969) an Pflanzen aus der Steiermark, bei denen dieser Farbunterschied nur an ausgewachsenen älteren, nicht aber an jungen Blättern festzustellen war. Ob hier erste Anzeichen einer Ökotypendifferenzierung sichtbar werden, müßte in weiteren Untersuchungen geklärt werden.

Nach der Blüte kann an den Blättern von *A. alpinum* noch ein weiteres Phänomen beobachtet werden: Bei starker Einstrahlung rollen sich die Blätter vom Rand her röhrenförmig ein, wodurch die glänzende Blattunterseite nach außen zu liegen kommt. Da die Blattunterseite deutlich weniger Spaltöffnungen aufweist als die Oberseite, kann dieses Verhalten vermutlich als Reaktion auf Trockenstreß aufgefaßt werden (ROZMUS 1961). Im Freiland erweist sich diese Neigung zur Einrollung als ein Merkmal von überraschender Zuverlässigkeit: abgetrennte Blätter von *A. alpinum* beginnen sich in aller Regel nach wenigen Minuten einzurollen, während dieses Verhalten bei *A. odoratum* nie beobachtet werden konnte.

Sehr deutlich unterscheiden sich die beiden Arten in ihrem Blühverhalten: bei kontrollierter Anzucht aus Samen kamen 80% der Pflanzen von *A. alpinum* (obwohl klein) bereits im Jahr der Keimung zur Blüte, von *A. odoratum* dagegen keine einzige. Dieses Ergebnis deckt sich mit den Beobachtungen von BÖCHER (1961). Er berichtet, daß die diploiden Pflanzen von *A. odoratum* (vermutlich also das heutige *A. alpinum*) alle im ersten Jahr zur Blüte kamen, während die tetraploiden Individuen im ersten Jahr überwiegend vegetativ bleiben. Verständlicherweise ist dieser Unterschied unter den Bedingungen des Freilands als Unterscheidungsmerkmal der beiden Arten von sehr geringer Bedeutung, es sollte jedoch als wichtiger Hinweis auf die unterschiedlichen Entwicklungsstrategien der beiden Arten ernst genommen werden und zu weiteren Überlegungen über die Einnischung der beiden Arten Anlaß geben.

4. Diasporenproduktion und Keimungsverhalten

Beide Arten produzierten in dem bearbeiteten Gebiet im Beobachtungszeitraum jedes Jahr reichlich Samen, und zwar auch im Übergangs- bzw. Durchdringungsbereich. Mit einer Abnahme der Vitalität mit der Annäherung an die Höhengrenze ist wohl nicht zu rechnen, wie die Tabelle der Diasporengewichte aus verschiedenen Höhenlagen zeigt. Als Diasporen bezeichnen wir in diesem Fall die Grasfrucht (Karyopse) samt den beiden inneren Spelzen. Sie hüllen die Frucht fest ein und bilden eine funktionelle Einheit. Eine punktuelle Überprüfung der Verhältnisse in der Vegetationsperiode 1988 ergab geringere Diasporengewichte, was jedoch beide Arten in etwa gleicher Weise betraf (Tab. 3).

Auch bezüglich der Anzahl der Samen pro Pflanze ist eine Überlegenheit von *A. odoratum* gegenüber *A. alpinum* nicht anzunehmen – eher das Gegenteil. Dafür sprechen jedenfalls die signifikanten Größenunterschiede der Infloreszenzen, deren Länge ein recht gutes Maß für die Anzahl der Einzelblüten darstellt. *A. odoratum* ist auch im Übergangsbereich zwischen beiden Arten immer noch die größere und kräftigere Pflanze mit durchschnittlich längerer Infloreszenz und höherer Blütenzahl.

Abbildung 2 zeigt den Keimungsverlauf zweier an aufeinanderfolgenden Tagen (10.8 bzw. 11.8.1987) gesammelter Samenproben nach einer zweimonatigen Nachreife im Kühlschrank. *A. alpinum* keimt

Tabelle 3. Gewicht von je 100 Diasporen (Karyopse samt den beiden inneren Spelzen) in Abhängigkeit vom Sammelort und der Höhenlage.

Sammelort	Meeres-höhe (m)	Jahr	*A.odoratum*	*A.alpinum*
Titisee	850	1987	67.9 ± 3.6	
Menzenschwand	880	1987	68.2 ± 3.4	
Bärental	976	1987	74.7 ± 8.6	
Kandel	1190	1987	72.1 ± 3.7	
Feldberger Hof	1280	1987	85.8 ± 5.2	
Bismarck-Denkmal	1430	1987		51.8 ± 5.3
Seebuck	1450	1987		68.8 ± 1.6
Am Höchsten	1480	1987		62.4 ± 1.6
Feldberger Hof	1280	1988	61.3 ± 6.6	
Am Höchsten	1480	1988		49.3 ± 6.8

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

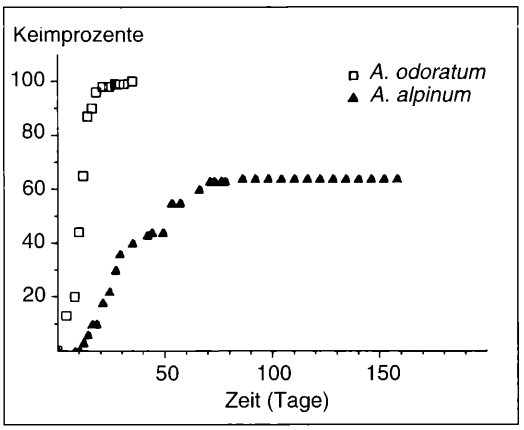

Abbildung 2. Keimungsverlauf von *A. odoratum* (Feldberger Hof, 1280 m) und *A. alpinum* (Bismarck-Denkmal, 1450 m) bei frei laufenden Licht- und Temperaturbedingungen im Gewächshaus (März bis Juli 1988).

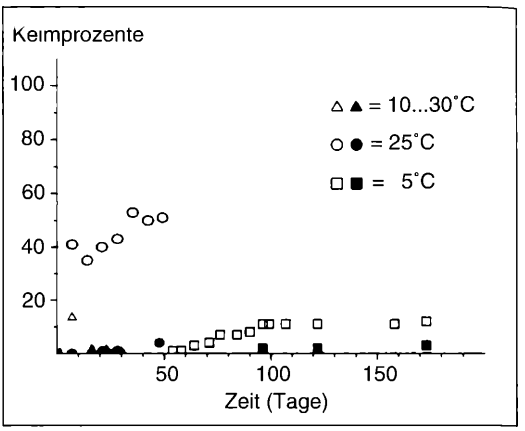

Abbildung 3. Keimungsverlauf im Dauerdunkel bei wechselnden Temperaturen (Gewächshaus, 10..30°C) und gleichmäßig hohen (25°C) bzw. tiefen (5°C) Temperaturen. Jeder Punkt repräsentiert einen eigenen Ansatz mit 100 Karyopsen. Ausgefüllte Symbole = *A. alpinum*.

wesentlich zögernder und erreicht auch nicht die hohe, fast vollständige Keimung von *A. odoratum*. Trotzdem liegen diese Keimraten deutlich über den Ergebnissen von BORILL (1963), der bei seinen Versuchen bei *A. alpinum* lediglich Keimraten von 18 % erhielt und dies auf mangelhaft ausgereifte und deshalb nicht lebens- bzw. keimungsfähige Samen zurückführt. Wenn solche Phänomene bei dem am Feldberg gesammelten Material überhaupt eine Rolle spielen, dann sind sie angesichts ähnlich hoher Keimraten beider Arten offensichtlich von geringer Bedeutung.

Die Wiederholung des Versuchs mit Samen, die an einem anderen Tag und einem anderen Ort gesammelt worden waren, ergab bei *A. alpinum* im Rahmen der in Abbildung 2 angegebenen Vertrauensgrenzen identische Ergebnisse, während die in tieferer Lage (Menzenschwand 880 m, Kandel 1190 m) gesammelten Samen von *A. odoratum* deutlich reduzierte Keimraten aufweisen (65% bzw. 55%). Es liegt nahe, dies mit dem geringeren Diasporengewichten in Verbindung zu bringen (s.o.), ANTONOVICS & SCHMITT (1986) fanden jedoch bei *A. odoratum* keinen Zusammenhang zwischen Diasporengewicht und Keimrate bzw. Überlebenserfolg.

Das Verhalten der Samen im Dauerdunkel bei verschiedenen Temperaturbedingungen unterscheiden sich bei beiden Arten sehr deutlich. Während bei *A. odoratum* die Keimung im Dauerdunkel bei wechselnden Temperaturen ganz ähnlich verläuft wie im Licht (vgl. Abb.2), erweist sich *A. alpinum* als Lichtkeimer, bei dem am Ende des Versuchs nach 34 Tagen gerade 2% (gegenüber 40% im Licht) gekeimt sind. Es ist damit zu rechnen, daß mit längerer Versuchsdauer noch einzelne Keimlinge aufgelaufen wären. Vorversuche haben aber gezeigt, daß bei relativ hohen Temperaturen solche Ansätze wegen des Verschwindens von Keimlingen durch extremes Etoilement und Pilzbefall nicht mehr quantitativ auszuwerten sind. Immerhin zeigen die Ergebnisse bei 5°C, daß bei sehr langer Versuchszeit die im Dunkeln bestehende Keimsperre von *A. alpinum* allmählich durchbrochen wird (Abb. 3).

5. Konkurrenzversuche

5.1 Methodik

Um einen Eindruck von der Entwicklungsgeschwindigkeit und der Konkurrenzkraft zu gewinnen, wurden die beiden Arten im Botanischen Garten Freiburg (269 m NN) und im Bereich der Wetterstation Feldberg (1490 m NN) in schachbrettartiger Anordnung (Abstand = 8 cm) im gewachsenen Boden ausgepflanzt. Bis dahin waren die Pflanzen 4 Wochen im Gewächshaus auf Vermiculite vorkultiviert worden und hatten bis zu diesem Zeitpunkt das 3-Blatt-Stadium erreicht. Der Versuch lief vom 2.6.-1.9.88 (Botanischer Garten) bzw. vom 1.7.-30.9.88 (Feldberggipfel); ausgebracht wurden jeweils 32 Pflanzen.

5.2 Ergebnisse

Abbildung 4 zeigt das Trockengewicht der Pflanzen nach 92 Tagen Wachstumszeit im Botanischen Garten. Von den ursprünglich 64 Pflanzen waren am Ende des Versuchszeitraumes insgesamt 3 ausgefallen. Das Größenverhältnis der beiden Populationen unterscheidet sich deutlich, was sowohl in den Mittelwerten (Tab. 4) als auch in der Verteilung der Trockengewichts-Klassen zum Ausdruck kommt (Abb. 4). Diese Überlegenheit von *A.odoratum* bezüglich der Wachstumsgeschwindigkeit war während des gesamten Versuchszeitraumes überaus deutlich sichtbar. Sie vermindert sich erst, wenn die Horste im zweiten Jahr der Entwicklung allmählich ihre endgültige Größe

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

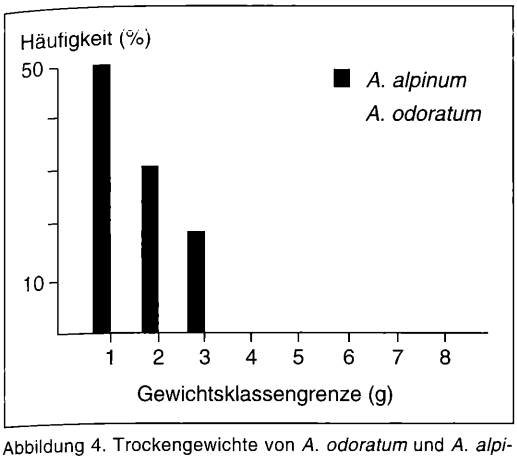

Abbildung 4. Trockengewichte von *A. odoratum* und *A. alpinum* nach 92 Tagen Wachstum in schachbrettartiger Anordnung im Botanischen Garten (269 m ü. NN).

erreichen, allerdings bleiben auch dann noch gewisse Größenunterschiede bestehen. Zum Zeitpunkt der Auswertung waren die Pflanzen so weit herangewachsen, daß bei den gewählten Pflanzabständen von starker ober- und unterirdischer Interferenz auszugehen ist.

Anders in dieser Hinsicht die Situation auf dem Feldberg. Hier kann angesichts der am Ende des Versuchszeitraumes immer noch sehr kleinen Pflanzen und der starken Ausfälle beider Arten von einer wirklichen Konkurrenzsituation nicht gesprochen werden. Hier tritt die Wachstumsgeschwindigkeit und Konkurrenzkraft zunächst völlig in den Hintergrund vor der schlichten Notwendigkeit, überhaupt zu überleben. Die Ausfälle betrugen nach 92 Tagen Wachstumszeit bei *A.odoratum* 69% und bei *A.alpinum* sogar 78%. Die Trockengewichte erreichen gerade noch 1/26 bei *A.odoratum* bzw. 1/25 bei *A.alpinum* der Tiefland-Werte (Tab.4).

Tabelle 4. Trockengewichte von *A. odoratum* (n = 29 bzw. n = 10) und *A. alpinum* (n= 29 bzw. n = 7) nach 92 Tagen Wachstumszeit.

	Bot. Garten (269m NN)	Wetterstation (1480m NN)
A. odoratum	3.62 g ± 2.15	0.137 g ± 0.064
A. alpinum	1.14 g ± 0.79	0.045 g ± 0.017

6. Licht- und Temperaturabhängigkeit der apparenten Photosynthese

6.1 Methodik

Zur Messung der Photosynthese wurden zwei Gaswechsel-Meßanlagen mit strömendem Vergleichsgas, voll klimatisierten Küvetten und Infrarot-Gasanalysatoren verwendet. Als

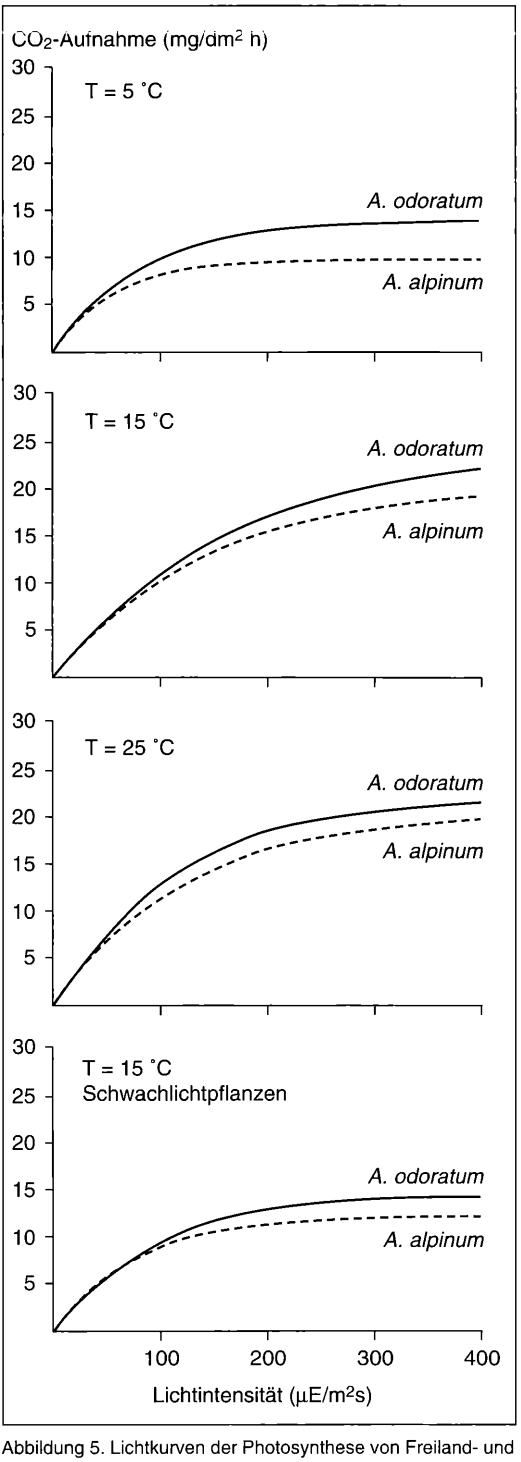

Abbildung 5. Lichtkurven der Photosynthese von Freiland- und von Gewächshauspflanzen (Schwachlichtpflanzen). Die Kurvenparameter entnehme man der Tabelle 5.

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

Tabelle 5. Messung der Lichtabhängigkeit der CO_2-Aufnahme von im Freiland und im Gewächshaus kultivierten *A.odoratum* und *A.alpinum*-Pflanzen. Die Tabelle gibt die errechneten Mittelwerte für die Parameter a, b und c von Gleichung (1) an. Die Parameter besitzen die folgenden Einheiten:
a: [1 / µE m^{-2} sec^{-1}]
b: [mg CO_2 dm^{-2} h^{-1}]
c: [mg $CO_2 \cdot dm^{-2}$ h^{-1}]

A.odoratum		Parameter a	Parameter b	Parameter c
Freilandpflanzen	5 Grad	0.0122 ± 0.002	14.6 ± 2.8	-0.3 ± 0.9
Freilandpflanzen	15 Grad	0.006 ± 0.001	24.8 ± 1.5	-0.76 ± 0.7
Freilandpflanzen	25 Grad	0.0092 ± 0.002	22.7 ± 1.6	-1.12 ± 0.9
Gewächshauspfl.	15 Grad	0.0108 ± 0.001	15.0 ± 1.5	-0.49 ± 0.7
A.alpinum				
Freilandpflanzen	5 Grad	0.0186 ± 0.002	10.3 ± 1.3	-0.4 ± 0.6
Freilandpflanzen	15 Grad	0.0072 ± 0.001	21.4 ± 1.0	-1.15 ± 0.8
Freilandpflanzen	25 Grad	0.0084 ± 0.001	21.3 ± 1.6	-1.26 ± 0.9
Gewächshauspfl.	15 Grad	0.0136 ± 0.001	12.6 ± 1.1	-0.43 ± 0.8

Lichtquelle diente ein Aggregat aus 6 Leuchtstoffröhren 115 Watt, Lichtfarbe Hellweiß (Osram L 115W/Sa), deren maximaler Strahlungsfluß durch mehrere Lagen weißer Kunststoffgaze auf etwa 10% der vollen Intensität abgemindert werden konnte. Die Messung der photosynthetisch akiven Strahlung (PHAR) erfolgte mit einem LI-COR Quantum sensor.
Zur Photosynthesemessung wurden voll entfaltete junge Blätter verwendet (i.d.R. das zweite Blatt eines Triebes), die senkrecht zum Strahlungseinfall gasdicht in einer speziell konstruierten Klappküvette aufgebaut wurden. Die Blattflächenbestimmung erfolgte nach Abschluß des Versuchs auf optische Weise. Als Versuchsmaterial für die Gaswechselmessungen wurden voll entwickelte, mehrere Monate im Freiland bzw. im Versuchsgewächshaus (Schwachlichtpflanzen) kultivierte Pflanzen verwendet. Sie stammen aus Samen, die im Vorjahr (1987) auf dem Feldberggipfel (*A. alpinum*) und bei Menzenschwand (*A. odoratum*) gesammelt worden waren. Wegen des beginnenden Vegetationsabschlusses konnten 1988 allerdings nur die Versuche zur Lichtabhängigkeit der Photosynthese abgeschlossen werden. Die im darauffolgenden Jahr geplanten Versuche zur Temperaturabhängigkeit konnten dann aus technischen Gründen erst im Jahr 1991 durchgeführt werden. Die hierfür verwendeten Samen stammten aus dem ursprünglichen Samenmaterial. Ein Nachlassen der Keimfähigkeit konnte bei dieser späteren Nachzucht nicht festgestellt werden.
Bei der Erstellung der Kurven zur Lichtabhängigkeit der Photosynthese (Abb.5) wurde angenommen, daß die erhaltenen Meßpunkte (6-8 Intensitätsstufen, 4-6 Wiederholungen) zufällig um eine Kurve streuen, die sich durch den Zusammenhang

$$y = b\,(1 - e^{ax}) + c \qquad \text{(Gl.1)}$$

beschreiben läßt. Die Parameter a,b und c wurden für jeden Einzelversuch mit Hilfe der LEVENBERG-MARQUARD-Methode (BEVINGTON 1969, PRESS et al. 1987) errechnet und daraus die Mittelwerte und Standardabweichungen ermittelt (Tab.5).

6.2 Ergebnisse

Lichtkurven der apparenten Photosynthese für drei Temperaturen (5 °C, 15 °C und 25 °C) zeigt Abbildung 5. Es zeigt sich, daß *A. odoratum* im getesteten Intensitäts- bzw. Temperaturbereich *A. alpinum* durchweg überlegen ist. Diese Überlegenheit bleibt auch bei Pflanzen erhalten, die unter den Schwachlichtbedingungen des Gewächshauses angezogen werden, wobei allerdings beide Arten gegenüber den Freilandpflanzen eine herabgedrückte Lichtkurve der Photosynthese aufweisen. Die Kurvenparameter samt Streumaßen entnehme man der Tabelle 5.

Die ermittelten Unterschiede der maximalen Photosyntheserate zwischen den beiden Spezies und den im Freiland bzw. im Gewächshaus angezogenen Pflanzen gehen etwa parallel mit der Intensität der Grünfärbung der Blätter. Der Farbunterschied zwischen den Arten war unter beiden Anzuchtbedingungen sehr deutlich und ermöglichte es, die beiden Arten in jedem Einzelfall sicher zu unterscheiden. Dieser Farbunterschied ist in erster Linie auf die unterschiedliche Chlorophyllmenge pro Blattfläche zurückzuführen (vgl. Tab.6), wobei die gemessene Differenz zwischen den beiden Arten prozentual in der selben Größenordnung liegt wie der Unterschied der maximalen Photosynthese. Unabhängig von dieser genetisch

Tabelle 6. Chloroplastenpigmente (mg/gFG) von *A. odoratum* und *A. alpinum* (Gewächshauspflanzen). Signifikante Unterschiede (5%) sind mit einem Stern markiert.

Chlorplastenpigmente	*A.odoratum*	*A. alpinum*
Chlorophyll a	* 1.83 ± 0.56	* 1.39 ± 0.22
Chlorophyll b	0.83 ± 0.3	0.67 ± 0.11
Chlorophyll a + b	* 3.08 ± 0.86	* 2.44 ± 0.38
Carotinoide	0.41 ± 0.14	0.47 ± 0.17

bedingten Differenz der beiden Arten wird der Chlorophyllgehalt der Blätter offensichtlich stark von den Lichtbedingungen bei der Aufzucht beeinflußt. Das macht einerseits verständlich, warum dieses Merkmal bei den unter sehr unterschiedlichen Bedingungen am Standort herangewachsenen Pflanzen stark verwischt wird und nur undeutlich in Erscheinung tritt, andererseits erklärt es die deutlichen Unterschiede zwischen Freiland- und Gewächshauspflanzen, die ja größer sind als die Unterschiede zwischen den beiden Spezies (vgl. Abbildung 5).
Der Unterschied zwischen beiden Arten tritt bei den im trockenen heißen Sommer des Jahres 1991 herange-

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

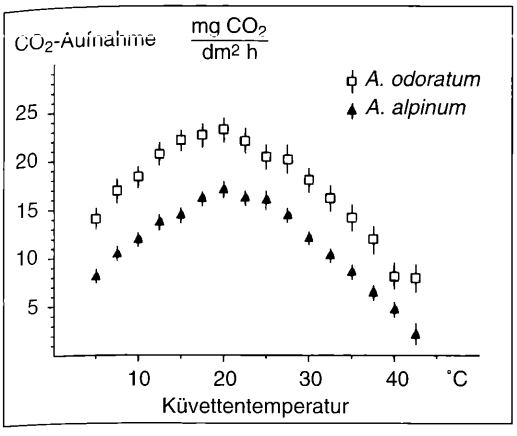

Abbildung 6. Temperaturabhängigkeit der apparenten Photosynthese der beiden *Anthoxanthum*-Arten im Temperaturbereich zwischen 5°C und 40°C bei senkrecht zum Strahlungseinfall exponierten Blättern. Lichtintensität 400 µE $m^{-2}sec^{-1}$

zogenen Pflanzen besonders deutlich hervor. Den Daten der Abbildung 6 ist zu entnehmen, daß *A. odoratum* bezüglich der apparenten Photosynthese im gesamten getesteten Temperaturbereich den Pflanzen von *A. alpinum* deutlich überlegen ist, was mit den Beobachtungen zur Wachstumsgeschwindigkeit der Pflanzen im Freiland und mit den oben dargestellten Konkurrenzversuchen übereinstimmt.
Die Temperaturabhängigkeit der Photosynthese ist bei beiden Arten sehr ähnlich. Dem Optimum bei 20 °C folgt nach beiden Seiten ein recht deutlicher Abfall, wobei festzustellen ist, daß der prozentuale Unterschied an den Grenzen des gemessenen Temperaturbereichs noch deutlich größer ist als im Bereich des Optimums.

7. Inhaltsstoffe

7.1 Chlorophyll a und b, Carotinoide

Die Bestimmung der Photosynthesepigmente erfolgte nach METZNER (1982). Zur Messung wurde jeweils das zweite, ausdifferenzierte Blatt eines Triebes von Gewächshauspflanzen verwendet. Das Ergebnis der Messung zeigt Tabelle 6.

Signifikante Unterschiede zugunsten von *A.odoratum* gibt es vor allem beim Chlorophyll a. In vivo erscheinen diese Blätter deutlich sattgrüner als die eher gelblich-grünen Blätter von *A. alpinum*. Wird ein anderes Bezugssystem (Blattfläche) verwendet, so ändern sich die Zahlenverhältnisse geringfügig, die Signifikanzen bleiben jedoch erhalten.

7.2 Proteingehalt

Zur Bestimmung des Proteingehalts wurden die Pflanzen homogenisiert und mit Phosphatpuffer extrahiert. Bei diesem Verfahren erhält man nur einen bestimmten Teil der Proteinfraktion, während z.B. die weitgehend unlöslichen Strukturproteine praktisch unberücksichtigt bleiben. Auf diese Weise erhält man eher als bei einem Gesamtaufschluß Hinweise auf eine möglicherweise unterschiedliche Fraktion mobiler Proteine, wie sie im Falle von Reserveproteinen zu erwarten sind. Extraktion und Nachweis erfolgte in Anlehnung an SCHOPFER (1976).
Zur Analyse des Proteingehaltes wurden 12 Wochen im Gewächshaus kultivierte Jungpflanzen verwendet, die zum Zeitpunkt der Ernte das 3-Blatt-Stadium erreicht hatten. Um auch die Wurzeln möglichst quantitativ ernten zu können, wurden die Pflanzen auf Vermiculite angezogen, ein Substrat, aus dem sich die Pflanzen relativ leicht herauslösen lassen.

Das Ergebnis der Proteinbestimmung zeigt Tabelle 7 und Abbildung 7 Der im jüngsten Blatt noch geringe Unterschied steigt bis zum 3. Blattpaar deutlich an und wird hier schließlich signifikant. Diesem insgesamt geringen oberirdischen Gehalt steht ein sehr deutlich höherer Proteingehalt der Wurzeln gegenüber, was auf einen unterschiedlichen Verteilerschlüssel bei dieser methodisch definierten Gruppe von Proteinen hindeutet.

Tabelle 7 Ermittelter Proteingehalt aufeinanderfolgender Blätter (Blatt 1: jüngstes, noch eingerolltes Blatt; Blatt 2: voll entfaltetes Blatt; 3: älteres, auf Blatt 2 folgendes Blatt) und der Wurzelmasse von *A.odoratum* und *A.alpinum*. Signifikante Unterschiede sind mit einem Stern markiert.

	Proteingehalt (mg Protein / g Frischgewicht)	
Probe	*A.odoratum*	*A.alpinum*
1.Blatt	6.3 ± 2.9	5.4 ± 0.75
2.Blatt	7 1 ± 3.3	5.6 ± 0.68
3.Blatt	* 6.9 ± 0.72	* 4.2 ± 1.53
Wurzeln	* 0.75 ± 0.17	* 3.4 ± 1.30

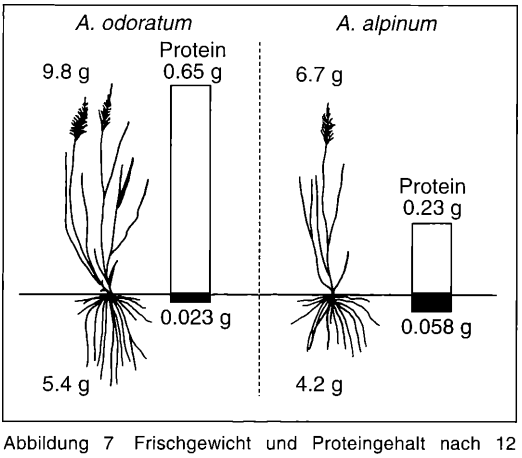

Abbildung 7 Frischgewicht und Proteingehalt nach 12 Wochen Anzucht im Gewächshaus.

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

8. Diskussion

Gemessen an der Individuenzahl außerhalb der eigentlichen Überdauerungsgebiete gehört *A. alpinum* am Feldberg trotz aller Unsicherheit über die genaue Lage und Größe der ursprünglich waldfreien Flächen ganz sicher zu den erfolgreichsten Glazialrelikten. Allerdings ist die Art standörtlich und räumlich so wenig über die zu vermutenden Überdauerungsorte im Gipfelbereich hinausgekommen, daß man eigentlich nicht von einem "progressiven Glazialrelikt" (WILMANNS 1965/66) sprechen kann. Kleinwüchsiger, von geringerer Horstgröße und mit steilen aufwärts gerichteten Halmblättern repräsentiert *A. alpinum* bei der Anzucht den konkurrenzschwächeren und langsamer wachsenden Typus, der sich eher in einen Vegetationsteppich einfügt als ihn mit großen, ausladenden Horsten zu dominieren. Angesichts der deutlichen Unterlegenheit gegenüber *A. odoratum* ist es nicht verwunderlich, daß die Art talwärts rasch und vollständig von der vikariierenden Schwesterart ersetzt wird. Die Kernfrage muß vielmehr umgekehrt lauten, wie es zu erklären ist, daß *A. odoratum* im Gipfelbereich praktisch vollständig ausfällt und diese Nische von *A. alpinum* übernommen wird.

Unsere experimentellen Untersuchungen erbrachten keinen Hinweis zur Lösung dieser Frage. Im Gegenteil: Alle experimentellen Daten zur Licht- und Temperaturabhängigkeit der Photosynthese und zum Konkurrenzverhalten sprechen auch bei den ungünstigeren Wuchsbedingungen der Gipfellage eher für *A. odoratum* als für *A. alpinum*.

Einige Geländebeobachtungen deuten indessen darauf hin, daß bei der Höhengrenze von *A. odoratum* andere Faktoren, zum Beispiel die höhere Anfälligkeit gegen Pilzbefall und die stärkeren Auswinterungsschäden bei langer Schneebedeckung eine wichtige Rolle spielen könnten. Diese Vermutung ließ sich aufgrund der schneearmen Winter der letzten Jahre nicht weiter erhärten, wird jedoch zu einem späteren Zeitpunkt gezielt zu überprüfen sein. Es ist freilich zweifelhaft, ob ein einziger Faktor dieser Art für eine derart scharfe Höhengrenze ausreichend ist. Gezielte Auspflanzungen von *A. odoratum* und die Beobachtung ihrer weiteren Entwicklung sollen hier weitere Aufschlüsse liefern.

Manche Glazialrelikte des Feldbergs wurden in ihrem Bestand durch den intensivierten Weidebetrieb der letzten Jahre beeinträchtigt, in Einzelfällen sogar bedroht. Dieser Gruppe ist *A. alpinum* nicht zuzurechnen, dafür ist die Population außerhalb der aktuell beweideten Flächen einfach zu groß. Es gibt jedoch Hinweise dafür, daß die Art bei anhaltender Rinderbeweidung stark zurückgeht, das zeigt jedenfalls der Vergleich von beweideter und unbeweideter Fläche auf dem Baldenweger Buck sowie eine unserer Dauerbeobachtungsflächen, auf der die Häufigkeit von *A. alpinum* seit 1977 deutlich zurückgegangen ist (BOGENRIEDER & WILMANNS, 1991). Dennoch ist eine Gefährdung bisher nicht zu erkennen, zumal die Art auf den von Schafen beweideten Flächen der ehemaligen Todtnauer Weide eher zugenommen hat.

9. Literatur

ANTONONOVICS, J. & SCHMITT J. (1986): Paternal and maternal effect on propagule size in *Anthoxanthum odoratum*. Oecologia **69**: 277-282; Berlin.

BEVINGTON, P. R. (1969): Data reduction and error analysis for the physical sciences. – 336p. McGraw-Hill Book Company; New York.

BOGENRIEDER, A. et al.(1982) Der Feldberg im Schwarzwald. – Natur- und Landschaftsgebiete **12**: 526 S., Karlsruhe. Landesanstalt f. Umweltschutz Baden-Württ.

BOGENRIEDER, A.& V. STIETENCRON, A. (1985): Morphologische und cytologische Untersuchungen an *Anthoxanthum alpinum* A. & D. LÖVE und *Anthoxanthum odoratum* L. vom Feldberg im Schwarzwald. – Carolinea, **42**: 51-56; Karlsruhe.

BOGENRIEDER, A. & WILMANNS, O. (1991): Der Einfluß von Schaf- und Rinderbeweidung auf die Weidfeldvegetation der Feldbergkuppe. – Eine Auswertung langjähriger Beobachtungsreihen. – Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ., **66**: 7-30; Karlsruhe.

BÖCHER, T.W. (1961): Experimental and cytological studies on plant species. IV: *Dactylis glomerata* and *Anthoxanthum odoratum*. – Botanisk Tidsskrift, Bd. **56**: 314-335; København.

BORILL, M. (1963): Experimental studies of evolution in *Anthoxanthum* (Gramineae). – Genetica, **34**: 183-210; The Hague.

HÄRRINGER, P (1986): Untersuchungen zu Verbreitung und Standort von *Anthoxanthum alpinum* am Feldberg im Schwarzwald. – Diplomarbeit; Universität Freiburg.

HESS, E., LANDOLT, E. & HIRZEL, R., (1980): Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. Bd. I. – 858 S.; Basel (Birkhäuser).

METZNER, H. (1982): Pflanzenphysiologische Versuche. – 406 S.; Stuttgart, New York (G. Fischer).

PRESS, W.H., FLANNERY, B.P., TEUKOLSKY, S.A. – VETTERLING, W.T (1987): Numerical Recipes. The art of scientific computing. – 818 S.; Cambridge University Press.

ROZMUS, M. (1960): The taxonomical rank of *Anthoxanthum alpinum* L. et L. in the light of anatomical studies. – Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica, **3** (III): 81-90; Cracoviae.

SCHOPFER, P. (1976): Experimente zur Pflanzenphysiologie. – 418 S.; Berlin, Heidelberg, New York (Springer).

SMETTAN, H. (1981): *Anthoxanthum alpinum* (LÖVE & LÖVE) am Feldberg/Schwarzwald. – Mitt. bad. Landesver. Naturkunde Naturschutz, N.F. **12** (3/4): 267-268; Freiburg i. Br.

TEPPNER, H. (1969): *Anthoxanthum alpinum* und seine Verbreitung in der Steiermark. – Phyton (Austria), **13**: 305-312; Horn, NÖ.

TEPPNER, H. (1970): Karyotypen europäischer, perennierender Sippen der Gramineen-Gattung *Anthoxanthum*. – Öster. Bot. Z., **118**: 280-292; Wien.

WILMANNS, O. (1965/66): Anthropogener Wandel der Kryptogamen-Vegetation in Südwestdeutschland. – Ber. geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel, **37**: 74-87; Zürich.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Carolinea - Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland

Jahr/Year: 1993

Band/Volume: 51

Autor(en)/Author(s): Bogenrieder Arno, Bühler Micheala, Härringer Peter

Artikel/Article: Anthoxanthum odoratum L. und Anthoxanthum alpinum (A. & D. Löve) am Feldberg (Schwarzwald). Ein Beispiel für Höhenvikarianz 41-50