

CAREX FLAVA L. s.l. im Lichte der r-SELEKTION

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der Philosophischen Fakultät II der Universität Zürich

von

BERNHARD WALTER SCHMID
von Muttenz BL und Schaffhausen

Begutachtet von Herrn Prof. Dr. C. D. K. Cook

Juris Druck + Verlag Zürich
1980

INHALTSVERZEICHNIS

| | |
|---|----|
| I. EINLEITUNG | 11 |
| 1.1. Allgemeines | 11 |
| 1.2. Wichtige frühere Arbeiten | 13 |
| 1.3. Rahmen und Ziel der vorliegenden Arbeit | 14 |
| 1.4. Material und Methoden | 16 |
| 1.4.1. Natürliche Standorte | 16 |
| 1.4.2. Kultivierte Pflanzen | 17 |
| 1.4.3. Statistik und numerische Taxonomie | 17 |
| II. BESCHREIBUNG DER ARTEN | 25 |
| 2.1. Die Artengruppe <u>C. flava</u> L. s.l. | 25 |
| 2.2. Arten der <u>C. flava</u> s.l. | 27 |
| 2.2.1. Namen und Verbreitung der in der Schweiz vorkommenden Arten | 27 |
| <u>C. flava</u> L. | 27 |
| <u>C. "flavella"</u> sensu Podlech & Patzke (1960) | 27 |
| <u>C. lepidocarpa</u> Tausch | 27 |
| <u>C. demissa</u> Hornem. | 27 |
| <u>C. serotina</u> M6rat | 28 |
| 2.2.2. Diagnosen | 28 |
| Abgrenzung der Arten | 28 |
| <u>C. flava</u> | 30 |
| <u>C. "flavella"</u> | 30 |
| <u>C. lepidocarpa</u> | 31 |
| <u>C. demissa</u> | 32 |
| <u>C. serotina</u> | 33 |
| Zusammenfassung und Bestimmungsschlüssel | 36 |
| Bestimmungsschlüssel | 36 |
| III. PHAENOLOGIE | 41 |
| 3.1. Entwicklung von Einzelsprossen | 41 |
| Material und Methoden | 41 |
| 3.1.1. Beobachtungen im "Neuweiher" | 42 |
| Auswertung der gesammelten Daten | 42 |
| 3.1.1.1. Fertile Sprosse | 43 |
| 3.1.1.1.1. Blatt- und Stengelwachstum, Blühzustand | 43 |
| <u>C. flava</u> | 43 |
| <u>C. serotina</u> | 45 |
| <u>C. flava</u> x <u>C. serotina</u> | 48 |
| 3.1.1.1.2. Entwicklung und Absterben der Blätter, Absterben der Sprosse | 49 |
| <u>C. flava</u> | 49 |
| <u>C. serotina</u> | 52 |
| <u>C. flava</u> x <u>C. serotina</u> | 52 |
| 3.1.1.2. Vegetative Sprosse | 52 |
| 3.1.1.2.1. Blattwachstum | 53 |

| | |
|---|-----|
| <u>C. flava</u> | 53 |
| <u>C. serotina</u> | 53 |
| 3.1.1.2.2. Entwicklung und Absterben der Blätter, Absterben der Sprosse | 53 |
| <u>C. flava</u> | 53 |
| <u>C. serotina</u> | 53 |
| Vergleich fertile Sprosse - vegetative Sprosse | 53 |
| 3.1.2. Beobachtungen an kultivierten Pflanzen | 57 |
| Zusammenfassung | 61 |
| 3. 2. Blütenbiologie | 63 |
| Material und Methoden | 63 |
| 3.2.1. Entwicklung des Blütenstandes | 65 |
| 3.2.2. Aktivität männlicher Aehren im Tagesablauf | 65 |
| 3.2.3. Lebensdauer von Narben und Pollen | 67 |
| 3.2.4. Samensatz | 67 |
| 3.2.5. Apomixis | 68 |
| 3.2.6. Selbstbestäubung | 69 |
| 3.2.7. Fremdbestäubung | 69 |
| Zusammenfassung | 71 |
| 3. 3. Verbreitung der Diasporen | 73 |
| Material und Methoden | 73 |
| 3.3.1. Art der Vermehrung | 73 |
| 3.3.2. Physikalische Dispersionsmechanismen | 74 |
| Selbstverbreitung | 74 |
| Wind | 74 |
| Wasser | 75 |
| 3.3.3. Biologische Dispersionsmechanismen | 75 |
| 3.3.3.1. Epizoochorie | 75 |
| Mensch (und Wild) | 75 |
| Insekten (und andere niedere Tiere) | 76 |
| 3.3.3.2. Endozoochorie | 76 |
| Zusammenfassung | 78 |
| 3.4. Keimung | 80 |
| Material und Methoden | 80 |
| 3.4.1. Keimruhe | 80 |
| Exkurs: Embryologische Befunde | 83 |
| Material und Methoden | 83 |
| Anatomie | 83 |
| "Histochemie" | 86 |
| 3.4.2. Dauer der Keimfähigkeit | 87 |
| 3.4.3. Einfluss von Wasser, Licht und Temperatur | 87 |
| Wasser | 87 |
| Licht | 89 |
| Temperatur | 90 |
| 3.4.4. Keimraten | 92 |
| Samen von natürlichen Standorten | 92 |
| Samen aus Selbstbestäubungen und Kreuzungen | 97 |
| Zusammenfassung | 97 |
| 3. 5. Keimling | 100 |
| Material und Methoden | 100 |

| | |
|--|-----|
| 3.5.1. Morphologie | 101 |
| 3.5.2. Entwicklung | 105 |
| 3.5.2.1. Blattwachstum, Entwicklung und Absterben der Blätter, Absterben der Sprosse bei Keimlingen im "Neuweiher" | 105 |
| <u>C. flava</u> | 105 |
| <u>C. serotina</u> | 105 |
| 3.5.2.2. Stockentwicklung | 108 |
| Zusammenfassung | 112 |
| 3.6. Populationsentwicklung | 113 |
| Material und Methoden | 113 |
| 3.6.1. Beobachtungen im "Neuweiher" | 114 |
| Messungen in den Stichprobenquadraten | 114 |
| 3.6.1.1. Jahreszeitliche Aenderungen der Sprossdichten in den Stichprobenquadraten | 114 |
| <u>C. flava</u> | 114 |
| <u>C. serotina</u> | 117 |
| 3.6.1.2. Höhenverteilung der Sprosse in den Stichprobenquadraten | 117 |
| <u>C. flava</u> | 118 |
| <u>C. serotina</u> | 120 |
| 3.6.2. Beobachtungen an den andern Standorten in der Schweiz | 120 |
| 3.6.3. Beobachtungen an kultivierten Pflanzen | 123 |
| Stockentwicklung | 123 |
| Produktion fertiler Sprosse | 126 |
| Zusammenfassung | 126 |
| 3.7. Feinde und Parasiten | 129 |
| 3.7.1. Verbiss | 129 |
| 3.7.2. Parasiten | 129 |
| Zusammenfassung | 130 |
| IV. OEKOLOGIE | 131 |
| 4.1. Beschreibung der Standorte | 131 |
| 4.2. Oekologische Bedingungen der Arten | 148 |
| 4.2.1. Floristische Zusammensetzung der Standorte | 148 |
| Material und Methoden | 148 |
| Gruppierung der Standorte | 149 |
| 4.2.2. Oekologische Spektren der Arten | 151 |
| Material und Methoden | 151 |
| Gruppierung der Standorte | 152 |
| Unterschiede zwischen den Arten | 155 |
| Abhängigkeit von Standortsfaktoren | 158 |
| Zusammenfassung | 162 |
| 4.3. <u>C. flava</u> und <u>C. serotina</u> im "Neuweiher" | 163 |
| 4.3.1. Gesellschaften | 163 |
| Material und Methoden | 163 |
| Diskussion | 163 |
| 4.3.2. Vitalität und Standort | 166 |
| Material und Methoden | 166 |

| | |
|--|-----|
| 4.3.2.1. Beschreibung der Stichprobenorte | 166 |
| 4.3.2.2. Standortsbedürfnisse von <u>C. flava</u> | 169 |
| Wasser | 169 |
| Licht | 169 |
| Tritt und Bodenverdichtung | 170 |
| Begleiter | 170 |
| 4.3.2.3. Standortsbedürfnisse von <u>C. serotina</u> | 170 |
| Wasser | 170 |
| Licht | 170 |
| Tritt und Bodenverdichtung | 170 |
| Begleiter | 171 |
| Zusammenfassung | 172 |
| 4.3.3. Sukzession | 173 |
| Material und Methoden | 173 |
| <u>C. flava</u> | 174 |
| <u>C. serotina</u> | 174 |
| <u>C. flava x C. serotina</u> | 178 |
| Zusammenfassung | 178 |
| V. VARIABILITAET | 181 |
| 5.1. Morphologie und Anatomie | 181 |
| Einleitung | 181 |
| Terminologie | 182 |
| 5.1.1. Variabilität am natürlichen Standort | 184 |
| Material und Methoden | 184 |
| 5.1.1.1. Morphologie fertiler Sprosse | 184 |
| Material und Methoden | 184 |
| 5.1.1.1.1. Erste Voruntersuchung | 188 |
| 5.1.1.1.2. Zweite Voruntersuchung | 191 |
| Faktoranalyse | 191 |
| Clusteranalyse | 191 |
| Diskriminanzanalyse | 193 |
| Konsequenzen | 193 |
| 5.1.1.1.3. Hauptuntersuchung | 194 |
| A. Variabilität über die ganze Artengruppe | 194 |
| B. Einzelmerkmale: Art- und Altersunterschiede | 196 |
| Material und Methoden | 196 |
| Resultate-Ueberblick | 196 |
| Diskussion | 198 |
| Beispiele | 206 |
| C. Einzelmerkmale: Populationsunterschiede | 208 |
| C. flava | 210 |
| C. "flavella" | 210 |
| <u>C. lepidocarpa</u> | 211 |
| <u>C. demissa</u> | 212 |
| <u>C. serotina</u> | 212 |
| Zusammenfassung (A. - C.) | 213 |
| Exkurs: Clinale Differenzierung | 215 |
| D. Merkmalskomplexe | 216 |
| Material und Methoden | 216 |
| Streudiagramme | 217 |
| Faktoranalyse | 218 |

| | |
|---|-----|
| E. "Objektive" Klassifikation | 224 |
| Material und Methoden | 224 |
| Resultate | 225 |
| F. "Subjektive" Klassifikation | 231 |
| Material und Methoden | 231 |
| Resultate | 232 |
| 5.1.1.2. Morphologie vegetativer Sprosse | 235 |
| Material und Methoden | 235 |
| Resultate | 235 |
| 5.1.1.3. Anatomie fertiler Sprosse | 238 |
| Material und Methoden | 238 |
| Einzelmerkmale | 239 |
| Merkmalskomplexe | 248 |
| "Objektive" Klassifikation | 248 |
| "Subjektive" Klassifikation | 249 |
| Zusammenfassung | 249 |
| 5.1.1.4. Korrelation Morphologie - Anatomie | 252 |
| Zusammenfassung | 253 |
| 5.1.2. Variabilität in Kultur | 254 |
| Material und Methoden | 254 |
| 5.1.2.1. Einzelmerkmale | 255 |
| Artunterschiede | 255 |
| Populationsunterschiede | 257 |
| Unterschiede Kultur - natürlicher Standort | 261 |
| 5.1.2.2. Merkmalskomplexe | 263 |
| 5.1.2.3. Klassifikation | 265 |
| "Objektive" Klassifikation | 265 |
| "Subjektive" Klassifikation | 266 |
| Zusammenfassung | 268 |
| 5.1.3. Verpflanzungsexperimente in der Natur | 269 |
| Material und Methoden | 269 |
| 5.1.3.1. Feldbuchnotizen | 269 |
| 5.1.3.2. Variabilität verpflanzter Sprosse | 269 |
| Material und Methoden | 269 |
| <u>C. flava/C. "flavella"</u> | 269 |
| <u>C. lepidocarpa</u> und <u>C. serotina</u> | 271 |
| Zusammenfassung | 271 |
| 5.2. Karyologie | 275 |
| Uebersicht über frühere Arbeiten | 275 |
| Material und Methoden | 276 |
| 5.2.1. Allgemeine Beobachtungen | 278 |
| 5.2.2. <u>C. flava</u> | 280 |
| 5.2.3. <u>C. "flavella"</u> | 291 |
| 5.2.4. <u>C. lepidocarpa</u> | 291 |
| 5.2.5. <u>C. demissa</u> | 294 |
| 5.2.6. <u>C. serotina</u> | 297 |
| Abnormitäten in der Meiose von <u>C. serotina</u> | 299 |
| Vergleich mit früheren Arbeiten | 303 |
| Zusammenfassung | 307 |

| | |
|---|------|
| VI. HYBRIDISIERUNG | 309. |
| 6.1. Bastarde und Rückkreuzungen aus der Natur | 309 |
| Material und Methoden | 309 |
| 6.1.1. Hybridisierung an natürlichen Standorten | 309 |
| Verbreitung von Fl-Bastarden und Rückkreuzungen | 309 |
| Wirksamkeit der Isolation | 310 |
| Isolation zwischen <u>C. flava</u> s.l. und andern Arten der C.-Sektion <u>Extensae</u> | 313 |
| 6.1.2. Morphologie | 314 |
| Allgemeine Kennzeichen von Hybriden | 314 |
| <u>C. flava x C. demissa</u> | 315 |
| <u>C. flava x C. serotina</u> | 315 |
| <u>C. lepidocarpa x C. serotina</u> | 319 |
| Die Situation an Standorten mit C. flava-, C. lepidocarpa- und C. serotina-Einfluss | 320 |
| Zusammenfassung | 322 |
| 6.1.3. Karyologie | 323 |
| Zusammenfassung | 329 |
| 6.1.4. Fertilität | 329 |
| 6.1.4.1. Samenansatz | 330 |
| 6.1.4.2. Pollenfertilität | 335 |
| Material und Methoden | 335 |
| Ergebnisse | 336 |
| Zusammenfassung | 340 |
| 6.2. Experimentelle Hybride | 343 |
| Material und Methoden | 343 |
| 6.2.1. Samenansatz in Kreuzungsversuchen | 343 |
| 6.2.2. Entwicklung der experimentellen Hybriden | 346 |
| Schlussdiskussion: r-Selektion und Rassenbildung bei <u>C. flava</u> s.l. | 347 |
| Zusammenfassung | 351 |
| Literaturverzeichnis | 355 |