

Potential des Apenninschwingels und seiner Hybriden als Futterpflanzen für hohe Lagen

Beat Boller¹, David Kopecký², Evelin Willner³ und Manuel K. Schneider⁴

¹Pflanzenzüchter im Ruhestand, 8050 Zürich, Schweiz

²Institute of Experimental Botany ASCR, 77900 Olomouc, Tschechische Republik

³IPK-Genbank Teilsammlungen Nord, 23999 Malchow/Poel, Deutschland

⁴Futterbau und Graslandssysteme, Agroscope, 8046 Zürich, Schweiz

Auskünfte: Manuel Schneider, E-Mail: manuel.schneider@agroscope.admin.ch

<https://doi.org/10.34776/afs15-156> Publikationsdatum: 8. Mai 2024



Der Apenninschwengel ist ein hochwachsendes, ertragreiches Futtergras hoher Lagen. Er hybridisiert in der Natur oft mit Wiesenschwengel, die triploiden Hybriden sind besonders konkurrenzstark und können den Alpweidebestand dominieren. (Foto: Beat Boller)

Zusammenfassung

Die natürliche Verbreitung des tetraploiden Apenninschwingels (*Festuca apennina* De Not.) und seiner triploiden Hybriden mit Wiesenschwengel und Raigras wurde durch Sammlungen in verschiedenen Höhenlagen der Schweizer Alpen untersucht. Das agronomische Potential des gesammelten Materials wurde in Anbauversuchen bewertet. Apenninschwengel bevorzugte feuchte, nährstoffreiche Standorte oberhalb 1600 m ü.M. Die Hybriden mit Wiesenschwengel sind in Alpweiden sehr häufig und können in Höhenlagen um 1400 m dank ihrer enormen Konkurrenzkraft und vegetativer Ausbreitung über Rhizome den Pflanzenbestand dominieren. Weit seltener und weniger konkurrenzstark sind erstmals entdeckte, triploide Hybriden zwischen Apenninschwengel und Raigras – eine natürliche Form von *Festulolium*. Einzelne Genotypen können sich jedoch vegetativ über mehrere 100 m weit ausbreiten. Die besten von 20 untersuchten Akzessionen von Apenninschwengel waren

im Anbauversuch auf 1000 m ü.M. Elitesorten von Wiesenschwengel ebenbürtig. Markant höhere Erträge erbrachten triploide, sterile Hybriden zwischen Apenninschwengel und Wiesenschwengel. Sie bilden sich besonders leicht durch Bestäubung von Apenninschwengel mit Wiesenschwengel, und die so entstehenden Samen haben im Gegensatz zum Apenninschwengel selbst keine ausgeprägte Keimruhe. Bei einer möglichen züchterischen Bearbeitung des Apenninschwingels drängt sich eine Verringerung der Keimruhe als Zuchtziel auf. Das enorme Ertragspotential der Schwengel-Hybriden und die Ausdauer der *Festulolium*-Hybriden könnten durch eine vegetative Vermehrung oder die Wiederherstellung der Fertilität durch Chromosomenverdoppelung genutzt werden.

Key words: elevation, *Festuca apennina*, *Festulolium*, species hybrid, triploid.

Einleitung

Apenninschwengel (*Festuca apennina* De Not.) wurde erstmals von De Notaris (1844) anhand von Funden in lichten Wäldern des Apennins beschrieben und ein halbes Jahrhundert später von Stebler (1904) in den Viehlägern der Fürstenalp entdeckt, wo die damalige Versuchsanstalt Oerlikon eine Aussenstelle betrieb. Er beschrieb ihn als «alpinen Wiesenschwengel» (*Festuca pratensis* var. *megalostachys*) und berichtete von guten Ergebnissen in Anbauversuchen und verbreitetem Vorkommen im Alpengebiet: «Wir haben in dieser neuen Sorte eine Form, welche für die Wiesenanlage in den Alpen die weiteste Verbreitung verdient». Dietl et al. (1998) nennen ihn Grossrispigen Wiesenschwengel und bezeichnen ihn als tetraploide Sippe des Wiesenschwengels. Auf der Checkliste von Info Flora (www.infoflora.ch) und darauf basierenden Werken wird er unter *Festuca pratensis* subsp. *apennina* (De Not.) Hegi als Unterart von Wiesenschwengel geführt. Neue zytologische Untersuchungen (Kopecký et al. 2016) zeigen jedoch, dass das tetraploide (4x) Genom des Apenninschwengels aus zwei

Subgenomen besteht, von denen das eine dem Wiesenschwengel entspricht, das andere einer unbekannt, *Festuca glaucescens* nahestehenden Art. Somit ist der Apenninschwengel als eigenständige Art zu betrachten und sollte entsprechend der Erstbeschreibung *Festuca apennina* De Not. genannt werden.

Tyler et al. (1978) fanden, dass Apenninschwengel in ihren Sammlungen in den Schweizer und italienischen Alpen nur in höheren Lagen ab ca. 1500 m ü.M. vorkam, während in den tieferen Lagen der diploide (2x) Wiesenschwengel (*Festuca pratensis*) vorherrschte. Sie schrieben dies vor allem der ausgeprägten Keimruhe des Apenninschwengels zu, dessen Samen erst durch eine Kältebehandlung zur Keimung angeregt werden konnten. Später stellten sie fest (Tyler 1988), dass in mittleren Höhenlagen auch triploide (3x) Hybriden von Apenninschwengel und Wiesenschwengel vorkommen. Eine systematische Untersuchung des Vorkommens des Apenninschwengels und seiner Hybriden im Schweizer Alpengebiet lag vor Beginn unserer Untersuchungen nicht

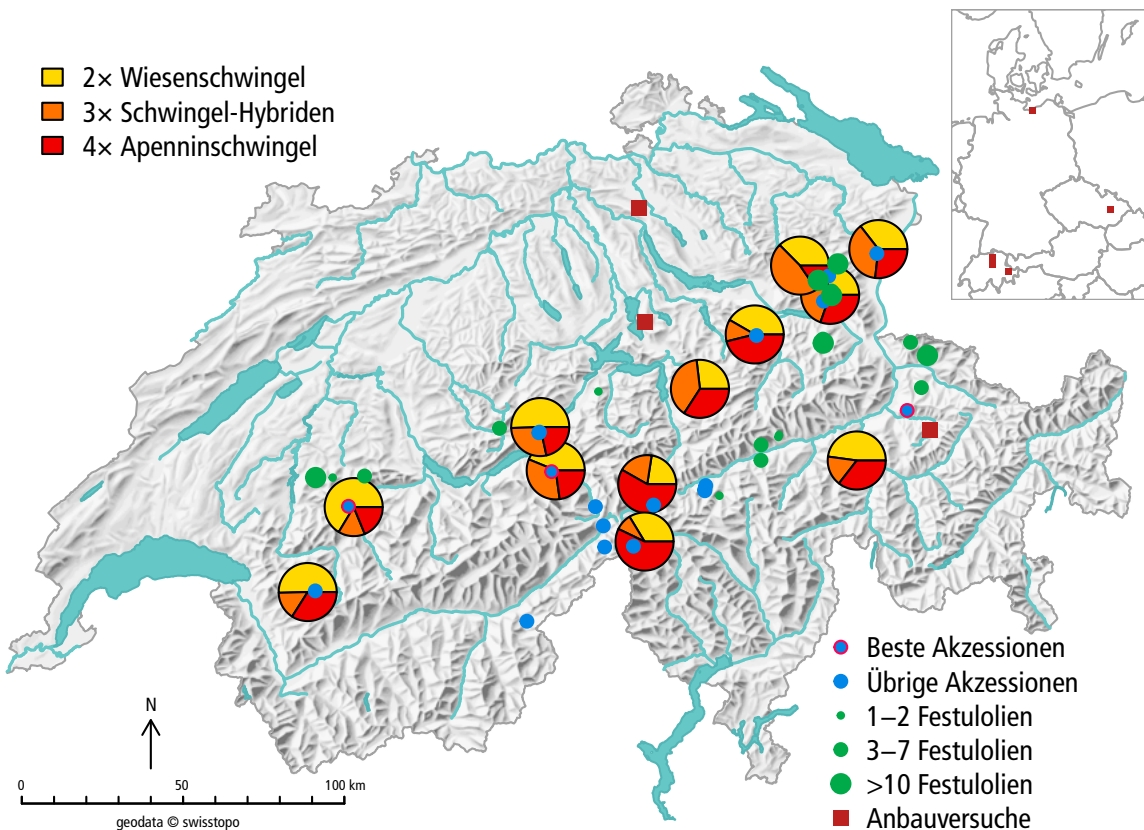


Abb. 1 | Geographische Lage der 12 Sammelregionen von Apenninschwengel, Wiesenschwengel und Schwengel-Hybriden (Kuchendiagramme mit Verteilung der jeweils gesammelten Pflanzen auf die drei Arten), der 20 im Anbauversuch geprüften Akzessionen von Apenninschwengel (blau), der Funde von Festulolien zwischen Apenninschwengel und Raigras (grün) sowie der Anbauversuche (Quadrate).

vor, und seit den Versuchen von Stebler (1904), gab es keine experimentellen Resultate zu seinem agronomischen Potential mehr. Im Rahmen des Programmes NAP-PGREL des Bundes erhielten wir deshalb die Gelegenheit, diesen Fragen 2019–2023 in einem Projekt nachzugehen. In diesem Artikel werden die wichtigsten Resultate zusammengefasst. Dabei stützen wir uns zum grossen Teil auf Ergebnisse, die bereits in internationalen Zeitschriften publiziert wurden.

Material und Methoden

Sammlungen von Apenninschwengel, Wiesenschwengel und Schwengel-Hybriden

In 12 Alpgebieten in 9 Kantonen wurden 2019 und 2020 entlang eines Höhengradienten alle 50 Höhenmeter 6 breitblättrige Schwengelpflanzen zufällig ausgewählt (Abb. 1). Anhand des mit Durchflusszytometrie bestimmten Ploidiegrades wurden 2x-Wiesenschwengel, 4x-Apenninschwengel und 3x-Hybriden unterschieden (Boller *et al.* 2023). Eine Stichprobe von 167 der 3x Hybriden wurde zytologisch untersucht, um zu bestätigen, dass es sich um Schwengel-Hybriden (Apenninschwengel × Wiesenschwengel) handelte. An jedem Sammel-

punkt wurden der Bestandesanteil des Schwengels geschätzt und die Identität, Feuchte- und Nährstoffzahl (Landolt *et al.* 2010) der jeweils zwei häufigsten Begleitarten bestimmt. In drei der 12 Gebiete wurden Bodenproben an den Sammelpunkten entnommen und mit Standardmethoden analysiert (Kopecký *et al.* 2018).

Sammlung von Festulolium-Hybriden

2021 und 2022 wurden an 185 Alpstandorten in der Schweiz Pflanzen gesucht, die anhand der Blütenstandsmorphologie dem Typus eines Hybriden Apenninschwengel × Raigras entsprachen. Triebe der gefundenen Pflanzen wurden ausgestochen und im Gewächshaus kultiviert. Mittels GISH (genomic in situ hybridisation) wurde die Identität der Hybriden geprüft. DarT-Marker (diversity array technology) dienten, wie schon zuvor bei ausgewählten Pflanzen der Apenninschwengel-×-Wiesenschwengel-Hybriden (Boller *et al.* 2023) zur Identifikation von klonalen Replikaten eines Genotyps.

Kreuzungsversuche mit Apenninschwengel und Wiesenschwengel

Kurz vor der Blüte wurden Triebe von je einer Einzelpflanze Wiesenschwengel und Apenninschwengel ge-

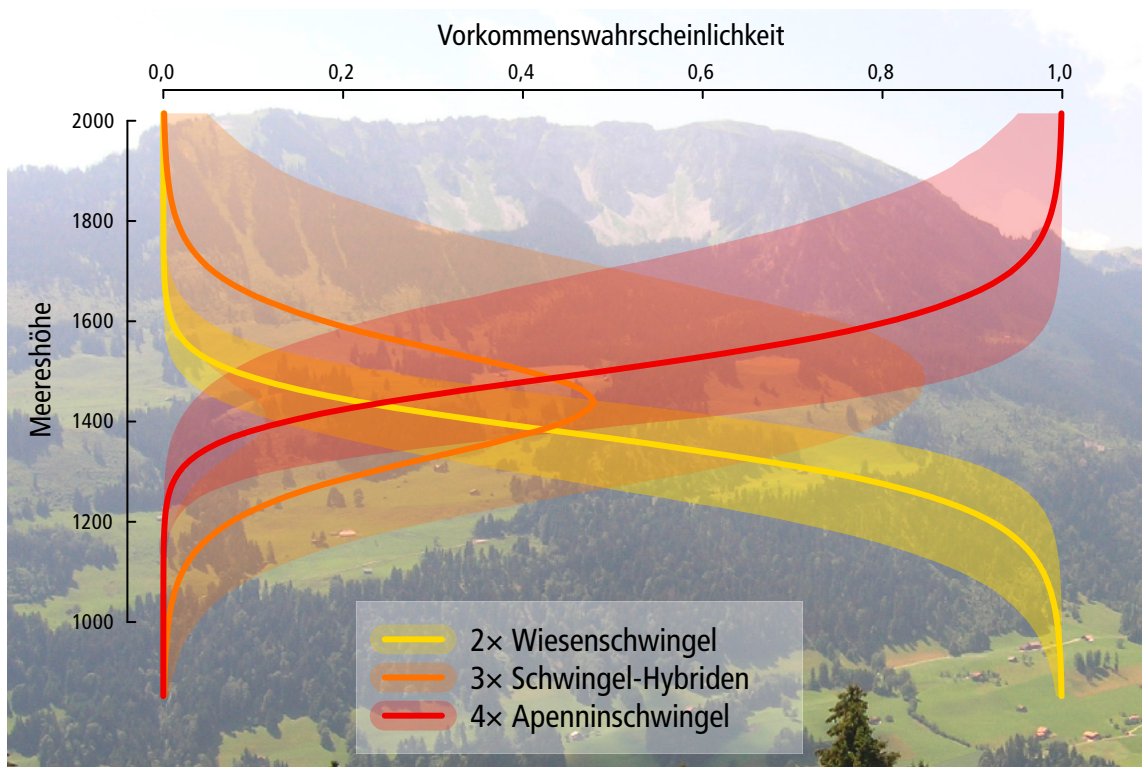


Abb. 2 | Einfluss der Meereshöhe auf das Vorkommen von diploidem (2x) Wiesenschwengel, tetraploidem (4x) Apenninschwengel und der triploiden (3x) Schwengel-Hybriden, basierend auf 1900 auf verschiedenen Höhenstufen in 12 Regionen der Schweiz zufällig gesammelten Individuen breitblättriger Schwengelarten. Modell für die Verteilungskurven siehe Boller *et al.* (2023).

schnitten, in Wasser gestellt und in eine Kreuzungstüte eingeschlossen. Die gebildeten Samen wurden auf Filterpapier zur Keimung gebracht und die heranwachsenden Pflanzen anhand der Ploidie einer der Schwingelarten zugeordnet (Boller *et al.* 2018). Die Nachkommen wurden weiter kultiviert und an vier Standorten zwischen 200 und 1850 m ü.M. (Olomouc CZ, Reckenholz ZH, Frübüel ZG und Arosa-Maran GR; Abb. 1) zusammen mit ihren Elternpopulationen während drei Anbaujahren zur Ertragsbestimmung beobachtet (Boller und Kopecký 2020).

Keimversuche

Einzelpflanzen von Apenninschwengel und Wiesenschwengel wurden in den Zuchtgärten am Reckenholz offen untereinander blühen gelassen. Eine Stichprobe von 200 der geernteten Samen wurde auf Filterpapier bei Raumtemperatur zur Keimung gebracht. Die nach 20 Tagen nicht gekeimten Samen wurden einer Vorkühlung von 14 Tagen bei 4 °C unterzogen und erneut zur Keimung gebracht. Anhand der Ploidie wurden die Schwingelarten unterschieden (Boller *et al.* 2020).

Anbauversuche mit 20 Akzessionen von Apenninschwengel

Akzessionen von Apenninschwengel wurden in neun Kantonen gesammelt (Abb. 1), in Roggenisolationen vermehrt und mit dem Saatgut Reihenversuche an den Standorten Malchow/Poel (DE, 10 m ü.M.) und Frübüel (Kt. ZG, 1000 m ü.M.) angelegt (Boller und Willner 2023).

Resultate

Gute Anpassung des Apenninschwingels an Höhenlage

Bei den Sammlungen in 12 Schweizer Alpenregionen zeigt sich ein starker Einfluss der Höhenlage auf die relative Konkurrenzkraft des Apenninschwingels (Abb. 2). Unterhalb 1200 m ü.M. kam kein Apenninschwengel vor. Ab 1500 m ü.M. waren mehr als die Hälfte der gefundenen Individuen von breitblättrigen Schwingelarten Apenninschwengel. Genau umgekehrt verhielt sich die Verteilung des Wiesenschwengels, der in den tiefsten Lagen dominierte und oberhalb 1600 m ü.M. kaum mehr vorkam. Erstaunlich häufig waren in diesen Sammlungen triploide (3x) Hybriden zwischen dem tetraploiden (4x) Apenninschwengel und dem diploiden (2x) Wiesenschwengel. Sie traten zwischen 1000 und 1900 m ü.M. auf und waren in mittlerer Höhenlage besonders häufig. Zwischen 1300 und 1500 m ü.M. waren sie oft häufiger als beide Elternarten. In den Regionen Kamor, Steinerberg, Selamatt, Stoos, Glaubenbielen und Reichenbachtal waren die Schwingel-Hybriden insgesamt häufiger als der Apenninschwengel selbst. Relativ wenige Schwingel-Hybriden kamen in den näher am Alpenhauptkamm gelegenen Regionen Isenau, Göschenertal, Valle Bedretto und Heinzenberg vor (Abb. 1).

Bodenuntersuchungen an insgesamt 80 Standorten in 3 Regionen zeigten, dass der Apenninschwengel nährstoffreiche Standorte bevorzugt (Kopecký *et al.* 2018). War der Apenninschwengel an einem Standort die

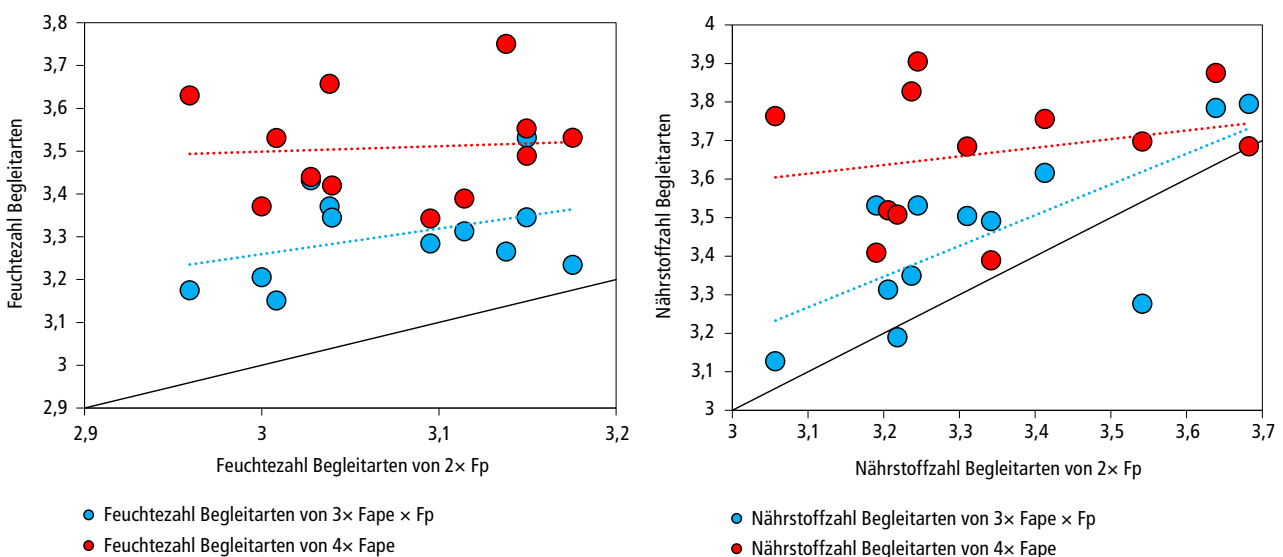


Abb. 3 | Mittlere Feuchte- und Nährstoffzahl (Landolt *et al.* 2010) der jeweils zwei häufigsten Begleitarten an den Fundstellen von Apenninschwengel (4x Fape, rot) und Schwingel-Hybriden zwischen Apenninschwengel und Wiesenschwengel (3x Fape x Fp, blau) im Vergleich zu Wiesenschwengel (2x Fp) in 12 Regionen. Schwarze Linie entspricht gleicher Wertzahl wie Wiesenschwengel.

Tab. 1 | Fundorte von Genotypen der triploiden *Festulolium*-Hybriden zwischen *Festuca apennina* und *Lolium perenne*.

Standort	Gemeinde	Kanton	Anzahl Individuen	Anzahl Genotypen	Zahlreichster Klon	Grösste lineare Ausdehnung eines Klons (m)	Höhe (mü.M.)
Zinggen	Wildhaus-Alt St. Johann	SG	57	8	31	428,8	1434
Risipass	Nesslau	SG	39	2	38	150,0	1443
Gruoba	Grüsch	GR	18	1	18	73,8	1779
Matossa	Flums	SG	12	3	9	42,4	1494
Chüesitz	Hundwil	AR	11	5	6	41,6	1307
La Filistorfena	Plasselb	FR	11	1	11	16,9	1410
Naserina	Flums	SG	7	4	3	1,6	1394
Stürfis	Maienfeld	GR	7	1	7	9,1	1579
Chessler	Wildhaus-Alt St. Johann	SG	6	4	2	5,7	1155
Hengstschlund	Guggisberg	BE	6	2	4	13,5	1381
Sattel Obersäss	Furna	GR	4	1	4	4,5	1840
Alp La Schlans Sut	Trun	GR	3	2	2	5,5	1710
Gärtlen	Marbach	LU	3	1	3	6,0	1448
Rost oben	Trun	GR	3	2	2	5,9	1652
Sattel Untersäss	Furna	GR	2	2	1	0,0	1604
Schatters Schwyberg	Plaffeien	FR	2	2	1	0,0	1592
Sogn Gions	Medel	GR	2	1	2	4,4	1613
Alp Quader	Brigels	GR	1	1	1	0,0	1881
Burleun	Brigels	GR	1	1	1	0,0	1631
Oberholzwang	Dallenwil	NW	1	1	1	0,0	1453
Schiterboda	Maienfeld	GR	1	1	1	0,0	1685

vorherrschende Art mit mehr als 15 % Bestandesanteil, wurden mit einer Testzahl (Agroscope, 2015) von 3,46 signifikant ($p=0,014$) höhere K-Gehalte im Boden gemessen, als wenn Wiesenschwingel im Bestand gefunden wurde (K-Testzahl 1,01). Triploide Schwingel-Hybriden verhielten sich mit einer K-Testzahl von 2,64 intermediär. Zu ähnlichen Ergebnissen führte die Beurteilung der Nährstoffversorgung anhand der häufigsten unmittelbaren Begleitarten von fast 2000 zufällig beprobten Individuen der Schwingelarten (Abb. 3). Die mittlere Nährstoffzahl nach Landolt *et al.* (2010) der Begleitarten von Apenninschwingel war stets höher als diejenige der Begleitarten von Wiesenschwingel, während sich die Schwingel-Hybriden intermediär verhielten. Noch deutlicher war das Bild bei den Feuchtezahlen (Landolt *et al.* 2010), bei gleicher Abstufung zwischen den Arten: Apenninschwingel bevorzugte die nassesten, Wiesenschwingel die trockensten Standorte.

Triploide *Festulolium*-Hybriden zwischen Apenninschwingel und Raigras entdeckt

Im Vergleich mit den triploiden Schwingel-Hybriden zwischen Apenninschwingel und Wiesenschwingel sind solche zwischen Apenninschwingel und Raigras (eine Form von *Festulolium*) selten. Von 167 in den Sammlungen 2019/2020 in 12 Regionen identifizierten, im Feld weiter beobachteten und zytologisch untersuchten, triploiden Pflanzen erwies sich nur eine einzige als *Festulolium*-Hybride. Da sich die *Festulolium* Pflanzen

im blühenden Zustand mit einer ihnen eigenen Morphologie von den übrigen Formen abheben (Abb. 4), war 2021 und 2022 eine gezielte Suche möglich. Dazu wurden insgesamt 185 Standorte aufgesucht. Von 258 Pflanzen, die aufgrund der Morphologie als mögliche *Festulolium*-Individuen angesehen wurden, konnten 197 zytologisch als *Festulolium* Apenninschwingel \times Raigras identifiziert werden. Einige wenige erwiesen sich als diploides *Festulolium* Wiesenschwingel \times Raigras. Die verifizierten Apenninschwingel- \times -Raigras-Hybriden waren mit Ausnahme von zwei tetraploiden Individuen triploid. Raigras trat mit einer einzigen Ausnahme als Mutterpflanze auf. Die *Festulolium*-Hybriden stammten von 21 Standorten (Tab. 1, Abb. 1). An weiteren 164 Standorten fanden wir entweder keine morphologisch dem *Festulolium*-Typ entsprechende Pflanzen, oder diese konnten nicht als solche bestätigt werden. Wenn an einem Standort 3 oder mehr Individuen gefunden wurden, gehörten stets verschiedene Individuen zum jeweils gleichen Genotyp. Solche Klone, die durch vegetative Ausbreitung entstehen können, breiteten sich oft über Dutzende von Metern aus. Die grösste lineare Ausdehnung eines Klons betrug 429 m, er war mit Individuen auf beiden Seiten der geteerten Alpstrasse vertreten (Abb. 5). Am gleichen Standort Zinggen (Wildhaus-Alt St. Johann SG) gab es einen zweiten zahlreichen Klon mit einer maximalen Ausdehnung von 175 m, der jedoch nur unterhalb (nord-östlich) der Alpstrasse vorkam. Weitere Genotypen hatten höchstens zwei klonale Duplika-

te. Diese isolierten Genotypen standen alle in unmittelbarer Nähe der geteerten Alpstrasse.

Auch an Standorten, an denen zahlreiche Individuen von *Festulolium* gefunden wurden, überstieg deren geschätzter Ertragsanteil kaum je 10%. An den meisten Standorten mit *Festulolium* waren auch Apenninschwengel-x-Wiesenschwengel-Hybriden vorhanden, oft mit höheren Ertragsanteilen. Bei etwa einem Viertel aller gefundenen *Festulolium*-Individuen waren Schwengel-Hybriden die häufigste Begleitart.

Keimruhe von Apenninschwengelsamen

Apenninschwengelsamen benötigen eine Kälteeinwirkung, um vollständig zur Keimung gebracht zu werden. Dies verhindert in der Natur weitgehend, dass frisch gebildete Samen noch im Herbst keimen und schwache Sämlinge den harten Winterbedingungen in der Höhe ausgesetzt werden. Populationen von Apenninschwengel unterschieden sich jedoch in der Keimruhe, gemessen an ihrem Vorkühlbedürfnis. Von 6 geprüften

Populationen keimten bei der Population mit der geringsten Keimruhe fast 90% der keimfähigen Samen schon nach der ersten Vorkühlperiode, während es bei der Population mit der stärksten Keimruhe nur gut 20% waren. Geringere Keimruhe war mit $r=0,90$ signifikant ($p<0,01$) mit rascherem Feldaufgang im Anbauversuch auf 1000 m ü.M. korreliert. Über alle Populationen lieferten Pflanzen, die schon nach der ersten Vorkühlperiode gekeimt waren, in der nächsten Generation Samen mit einem geringeren Vorkühlbedürfnis als solche, die zwei Vorkühlperioden zur Keimung benötigt hatten.

Leichte Kreuzbarkeit von Apenninschwengel und Wiesenschwengel

Wurden blühende Triebe von je einer Apenninschwengel- und Wiesenschwengelpflanze in eine Kreuzungstüte eingeschlossen, kam es beim Apenninschwengel oft zur Bildung von triploiden Samen aus einer Kreuzbefruchtung. Pro Blütenstand bildeten sich im Mittel über 20 Hybridsamen, nebst 63 Samen aus Selbstbe-



Abb. 4 | Morphologie der Blütenstände von triploiden Festulolien zwischen Apenninschwengel und Raigras: einfache (ganz links) oder zusammengesetzte Trauben mit vorwiegend einzeln an Stielchen sitzenden Ährchen. Die Länge des Stielchens nimmt von oben nach unten zu, bleibt aber stets kürzer als das Ährchen selbst. Ist ein zusätzliches sitzendes Ährchen vorhanden, ist das Stielchen länger als erwartet. An den Seitenästen sind die Ährchen sitzend oder höchstens ganz kurz gestielt.

fruchtung. Die Hybridsamen keimten ohne vorgängige Kühlung, welche wie erwartet nötig war, um die aus Selbstung entstandenen Apenninschwingelsamen zur Keimung anzuregen. Demgegenüber bildeten sich an den Blütenständen von Wiesenschwingel oft keine oder nur sehr wenige Hybridsamen (im Mittel 1,7), obwohl Wiesenschwingel weitgehend selbststeril ist und somit für den Pollen von Apenninschwingel auf der Narbe des Wiesenschwingels keine Konkurrenz durch kompatiblen Wiesenschwingelpollen bestand.

Auch ohne Einschluss der Blütenstände kam es spontan zur Kreuzbefruchtung von Apenninschwingelpflanzen, wenn diese in der Nachbarschaft von Wiesenschwingel offen abblühten (Tab. 2). Zwischen 3 % (85 von 2725) und 12 % (488 von 4169) der untersuchten Nachkommen von Apenninschwingel erwiesen sich als Hybriden. In allen drei Versuchsreihen wurde die starke Keimruhe der Samen von Apenninschwingel bestätigt, welche aus Befruchtung mit Apenninschwingel selber entstanden waren (Selbst- und Fremdbefruchtung hier nicht unterscheidbar) und entsprechend zu 4x-Apenninschwingel-Pflanzen heranwuchsen. Bis zu drei Vorkühlzyklen waren nötig, um diese Samen zur Keimung zu bringen, ohne Vorkühlung keimten weniger als 1 % davon. Im

Gegensatz dazu keimten knapp 40 % der Samen aus Kreuzbefruchtung ohne Vorkühlung.

Triploide Pflanzen waren fast vollständig steril. Die Antheren triploider Apenninschwingel-x-Wiesenschwingel-Hybriden platzen nicht auf, sie erscheinen als hellgelbe Stäbchen, die eine zuverlässige Identifikation der Hybriden im Feld erlauben. Beim Versuch, von triploiden Hybriden Samen zu gewinnen, konnten nur von 4 von 25 üppigen Pflanzen 1–3 Samen zur Keimung gebracht werden, während im gleichen Feld 34 Wiesenschwingelpflanzen pro Pflanze im Mittel 6800 und 29 Apenninschwingelpflanzen 1600 keimfähige Samen bildeten.

Unterschiede in der Wachsfreude zwischen Akzessionen des Apenninschwingels

Ergebnisse der Anbauversuche in zwei Höhenlagen zeigten deutliche Unterschiede in der Wachsfreude von Akzessionen von Apenninschwingel. Die Unterschiede waren auf 1000 m ü.M. stärker ausgeprägt als im Flachland (Abb. 6). Während Wiesenschwingelsorten und -ökotypen auf Meereshöhe in allen drei Versuchsjahren besser abschnitten als alle Akzessionen von Apenninschwingel, näherten sich diese auf 1000 m ü.M. mit zunehmender Versuchsdauer den mitgeprüften

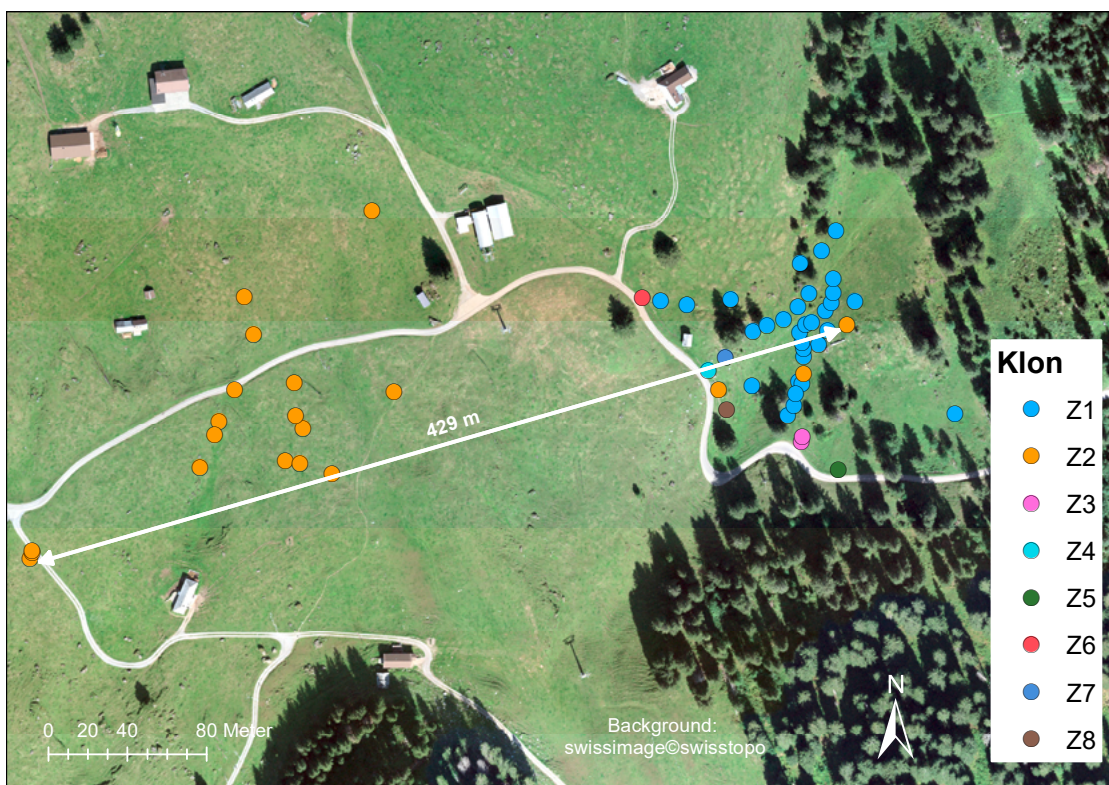


Abb. 5 | Position der Fundstellen von acht Genotypen (Z1 bis Z8) von *Festulolium* zwischen Apenninschwingel und Raigras, die im Feld «Zinggen», Gemeinde Wildhaus-Alt St.Johann gefunden wurden. Bestimmung der Zugehörigkeit der Individuen zu einem Klon mittels DArT-Markern (Kopecký *et al.* 2018)

Elitesorten von Wiesenschwingel an. Dabei hoben sich drei Herkünfte vom Gros der Akzessionen deutlich ab. Diese stammten von der Fürstenalp (GR), der Jaunpassregion (BE) und einer hoch gelegenen Alp im Reichenbachtal (BE), zur Lage der Herkünfte siehe Abb. 1. Im zweiten Hauptnutzungsjahr wurde die beste Akzession von Apenninschwingel von der Alp Chrüterrenläger im Reichenbachtal sogar besser bewertet als die beiden empfohlenen Wiesenschwingelsorten Preval (diploid) und Tetrax (tetraploid).

Enorme Konkurrenzkraft der triploiden Schwingel-Hybriden

Im Anbauversuch an vier Standorten unterschiedlicher Meereshöhe bestätigte sich die bessere Anpassung des Apenninschwingels an die Höhenlage (Abb. 7). An den beiden Höhenstandorten lag der Trockenmasseertrag des Apenninschwingels nur wenig unter demjenigen von Wiesenschwingel, während er an den beiden tiefergelegenen Standorten stark abfiel. Das herausragende Ergebnis dieses Versuchs war jedoch die eklatante Überlegenheit der triploiden Schwingel-Hybriden. Da sie hier direkt mit der Leistung der entsprechenden Elternpflanzen verglichen wurden, liess sich ein Mass für die Heterosis errechnen. Die Mehrleistung der Hybriden im Vergleich zum Mittel der Elternpflanzen (Mid-Parent-Heterosis) war in mittlerer Höhenlage (Frühbühel, 1000 m ü.M.) am grössten und stieg dort von +96 % im Ansaatjahr und +182 % im ersten auf +534 % im zweiten Hauptnutzungsjahr. Einzig im zweiten Hauptnutzungs-

jahr am Standort Olomouc wurde keine Heterosis mehr festgestellt. Offenbar verstärkt sich die Heterosis im Lauf der Jahre an den Standorten, an die die Hybriden gut angepasst sind und schwächt sich im gegenteiligen Fall ab. Die besonders hohen Werte für die Heterosis in der mittleren Höhenlage entsprechen der Beobachtung, dass sich die Hybriden in der Natur in mittlerer Höhenlage am stärksten durchsetzen. Tatsächlich konnten wir an einigen Standorten Areale identifizieren, in denen die Schwingel-Hybriden 50 % Bestandesanteil und mehr erreichten. Vegetative Ausbreitung einzelner besonders erfolgreicher Genotypen scheint ein wichtiger Faktor für das flächige Dominieren der Hybriden zu sein. Am Standort Rinderchruteren (Stoos SZ) konnten wir 24 Individuen eines einzigen Schwingel-Hybrid-Genotypen identifizieren. Diese verteilen sich über eine Fläche von 2,3 ha, mit einer maximalen linearen Ausbreitung von 304 m (Abb. 8).

Diskussion

Weite Verbreitung des Apenninschwingels und der Hybride mit Wiesenschwingel

Unsere Untersuchungen bestätigen die Feststellung von Stebler (1904), dass Apenninschwingel, den er als alpiner Wiesenschwingel, *Festuca pratensis* var. *megalostachys* bezeichnete, im Schweizer Alpgebiet weit verbreitet ist. Er fand sich in allen untersuchten Regionen und war zwischen 1500 und 2000 m ü.M. – Stebler (1904) schrieb «etwas oberhalb und etwas unterhalb der Waldgren-

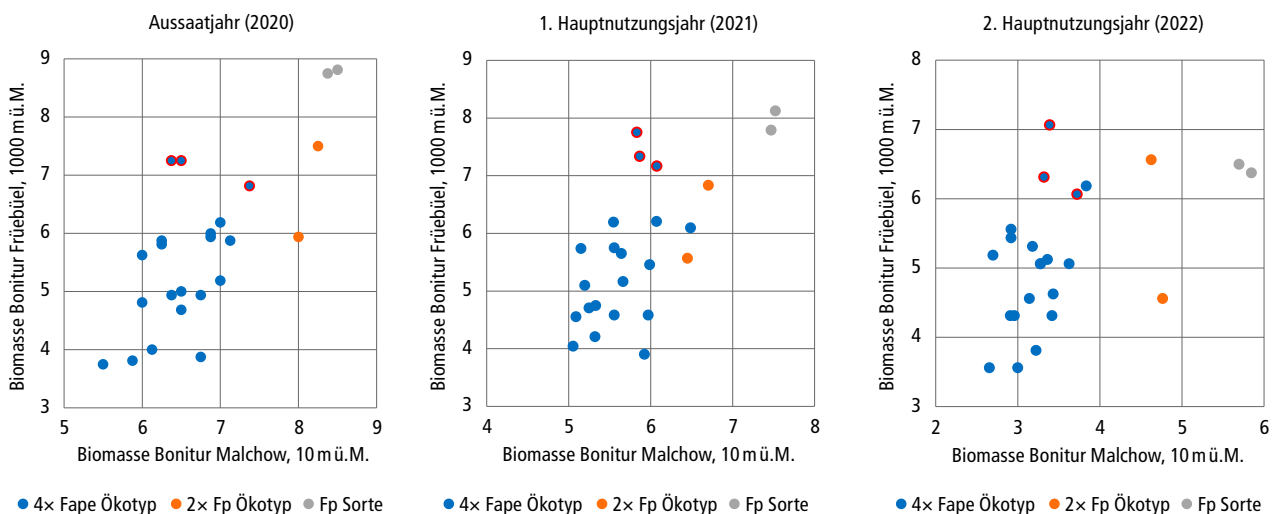


Abb. 6 | Mittlere Biomassebildung (visuelle Bonitur) von 20 Akzessionen von Apenninschwingel (4x Fape Ökotyp), 2 Akzessionen von Wiesenschwingel (2x Fp Ökotyp) und 2 Zuchtsorten (2x Preval und 4x Tetrax) von Wiesenschwingel an zwei Versuchsstandorten unterschiedlicher Höhenlage in drei Anbaujahren. Die drei in allen Umwelten besten Akzessionen von Apenninschwingel sind mit roten Kreisen um blaue Punkte hervorgehoben.

ze» – die vorherrschende breitblättrige Schwingelart. Es scheint, dass die Fähigkeit, mit Wiesenschwingel konkurrenzstarke Hybriden zu bilden, eine stärkere Verbreitung der Apenninschwengel-Genetik in tiefergelegene Zonen ermöglicht hat. Allerdings sind diese triploiden Hybriden fast vollständig steril. Das Vorkommen triploider Hybriden von Apenninschwengel und Wiesenschwingel wurde schon früher festgestellt, erstmals von Tyler (1988), jedoch seither nicht weiterverfolgt. Dass sie vor allem in mittleren Höhenlagen um 1400 m ü.M. vorkommen, lässt sich durch die Überschneidung der Verbreitung von Apenninschwengel und Wiesenschwingel (Abb. 2) erklären, wie auch durch die geringere Keimruhe (Tab. 2). In den höchsten Lagen ist es vorteilhaft, wenn die Samen nicht schon im Spätsommer keimen und die jungen Pflänzchen den harten Wintereinflüssen ausgesetzt

werden. In tieferen Lagen können sich die Jungpflanzen aus Samen ohne Keimruhe im Herbst noch genügend entwickeln, um den Winter zu überstehen. Noch wichtiger für den Erfolg der Schwingel-Hybriden in der Natur ist jedoch ihre enorme Konkurrenzskraft dank aussergewöhnlich grosser Heterosis (Abb. 7). Die hier gemessenen Werte für Heterosis von über +500 % waren um ein Mehrfaches höher als früher rapportierte Heterosiswerte für Futtergräser (Posselt 2003). Hinzu kommt die Fähigkeit der Schwingel-Hybriden, durch vegetative Ausbreitung grosse Areale zu besiedeln (Abb. 8). Zusammen bewirken diese Faktoren, dass diese Hybriden in mittleren Höhenlagen sehr häufig sind und die Pflanzenbestände dominieren können. Von den insgesamt 1900 Sammelpunkten, die wir 2019/20 beprobt hatten, waren 677 (35 %) mit Schwingel-Hybriden besetzt, und

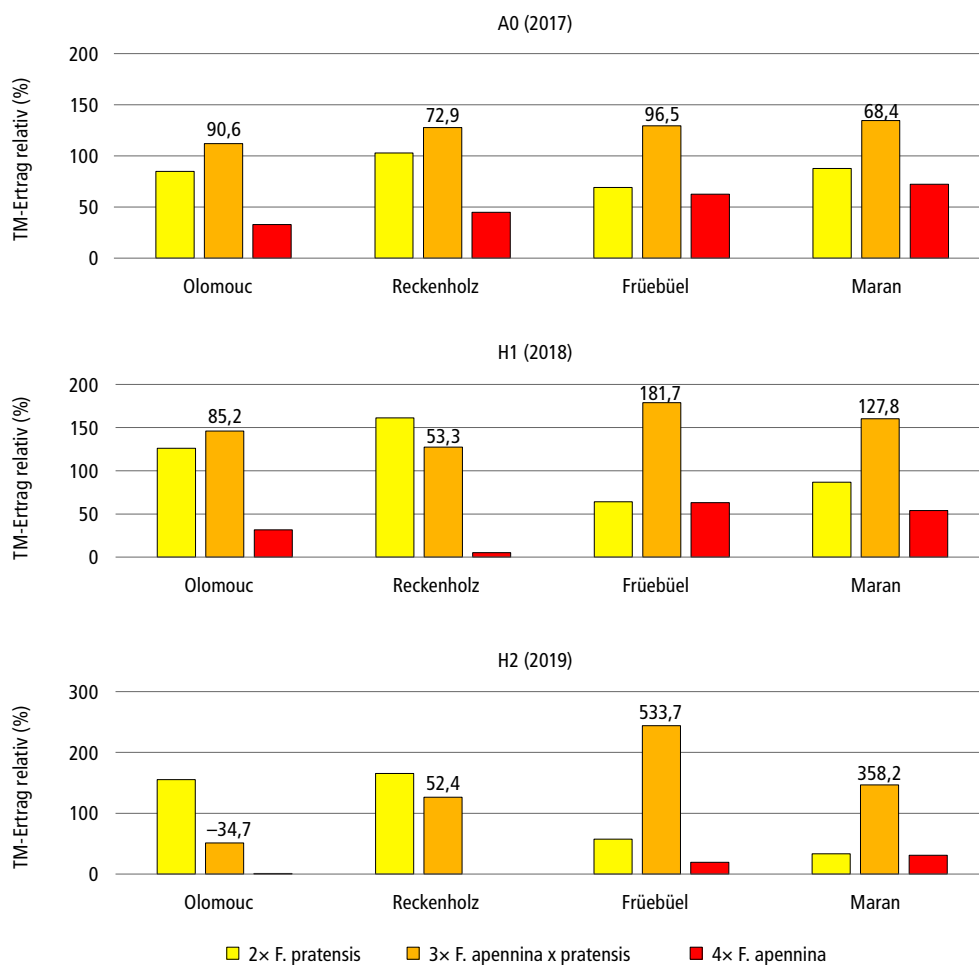


Abb. 7 | Mittlere Trockenmasse (TM)-Erträge von je 20 Genotypen von Wiesenschwingel (*Festuca pratensis*, 2x), Apenninschwengel (*F. apennina*, 4x) und deren Hybriden (*F. apennina* x *pratensis*, 3x) im Anbauversuch an vier Standorten unterschiedlicher Höhenlage: Olomouc (200 m ü.M.), Reckenholz (440 m), Fräebüel (1000 m) und Maran (1850 m). Zahlen über den Säulen für die 3x-Hybriden entsprechen der Überlegenheit der Nachkommen gegenüber dem Mittel der beiden Elternpflanzen in % (mid-parent heterosis, Boller und Kopecký 2020). A0 = Aussaatjahr, H1 = 1. Hauptnutzungsjahr, H2 = 2. Hauptnutzungsjahr.

diese machten an 325 Punkten mehr als 15 % des Pflanzenbestandes aus. 76 Standorte wiesen sogar 50 % oder mehr Bestandesanteil der Schwingel-Hybriden auf. So einseitige Pflanzenbestände sind im Grasland selten, vergleichbar am ehesten einer Italienisch-Raigras-Wiese im Mittelland.

Beobachtungen an Weidetieren zeigten, dass voll entwickelte Pflanzen der Schwingel-Hybriden von Kühen nicht gern gefressen werden (Video in Boller *et al.* 2023, <https://link.springer.com/article/10.1007/s00035-022-00290-1#Sec17>). Einige Alpbewirtschafter äusseren sich negativ über diese Gräser, während andere ihre Produktivität schätzten. Daten über ihren Futterwert liegen jedoch zurzeit nicht vor. Unerwünschtes flächiges Überhandnehmen der Schwingel-Hybriden scheint mit spätem Weidebeginn und fehlender Weideeinteilung zusammenzuhängen.

Potential für züchterische Bearbeitung des Apenninschwingels vorhanden

Akzessionen von Apenninschwingel verschiedener Standorte in der Schweiz zeigten signifikante Unterschiede in der Wuchsfreude. Einzelne natürlich vorkommende Akzessionen erreichten auf 1000 m ü. M. das Niveau empfohlener Sorten von Wiesenschwingel

(Abb. 6). Eine weitere Verbesserung durch züchterische Bearbeitung scheint vielversprechend. Ein Handicap für den Apenninschwingel stellt die ausgeprägte Keimruhe dar (Tab. 2). Diese erschwert die Etablierung von Ansaaten zur Futter- oder Saatgutproduktion. Unterschiede in der Ausprägung der Keimruhe zwischen Akzessionen waren mit dem Feldaufgang nach Aussaat korreliert und der Vergleich der Keimruhe von Saatgut von Pflanzen, die sich in ihrem Vorkühlbedürfnis zum Brechen der Keimruhe unterschieden hatten, legen nahe, dass eine züchterische Bearbeitung über rekurrente Selektion relativ rasch zum Erfolg führen kann.

Bei der Züchtung von Apenninschwingel ist zu beachten, dass dieser im Gegensatz zu den meisten Futtergräsern der gemässigten Zone selbstfertil ist. Die Selbstfertilität könnte genutzt werden, um erwünschte Eigenschaften durch Selbstung der selektierten Pflanzen in den Nachkommen rascher zu fixieren. Es wäre auch leicht möglich, Inzuchtlinien zu erzeugen, die allenfalls zu Linien-sorten weiterentwickelt werden könnten. Um die hohen beobachteten Heterosiswerte der sterilen Schwingel-Hybriden nutzbar zu machen, könnte ein System geprüft werden, Hybridsaatgut zu erzeugen. Wiesenschwingel müsste als Pollenspender und Apenninschwingel als Samenträger benutzt werden. Dank der fehlenden Keim-



Abb. 8 | Ins Gelände projizierte Position der Fundstellen der zwei zahlreichsten Genotypen (Klone) der triploiden Hybriden zwischen Apenninschwingel und Wiesenschwingel (24 und 6 klonale Replikate) im Feld «Rinderchruteren» (Gemeinde Muotathal). Im gleichen Feld wurden noch fünf weitere Genotypen mit bis zu vier klonalen Replikaten gefunden (Boller *et al.* 2023). (Foto: Beat Boller)

ruhe der Samen von Apenninschwengel, die aus Kreuzbefruchtung mit Wiesenschwengel hervorgehen, würden sich die Hybriden bei der Aussaat rasch gegenüber den «reinen» Apenninschwengelpflanzen durchsetzen.

Eine neue Form von *Festulolium* entdeckt:

Apenninschwengel-x-Raigras-Hybriden

Die hier gefundenen triploiden Hybriden aus der Kreuzung von Apenninschwengel und Raigras stellen eine neue, bisher nicht beschriebene Form von *Festulolium* dar. Kopecký (2021) nennt in einer umfassenden Übersicht 16 aus der Literatur bekannte, andere Hybridkombinationen zwischen verschiedenen Arten des *Festuca-Lolium*-Komplexes, aber nicht zwischen Apenninschwengel und Raigras. Obwohl diese *Festulolium*-Hybriden relativ selten sind, kamen sie doch an 21 Standorten in 7 von Ost nach West verteilten Kantonen vor (Tab. 1, Abb. 1). Die angewendeten Methoden erlauben keine Unterscheidung, ob es sich beim Raigras-Elternteil um Englisch oder Italienisches Raigras handelt. Wir gehen aber davon aus, dass es Englisch Raigras ist, da es im Gegensatz zum Italienischen Raigras gelegentlich in ihrer Umgebung vorkam.

Den Futterwert der neuen *Festulolium*-Form kennen wir bisher nicht, doch dürfte er dank der Beteiligung von Englischem Raigras besser sein als die meisten im Alpengebiet vorkommenden Gräser. Die Pflanzen bestocken

Tab. 2 | Bildung von Hybriden und Keimruhe von Samen des Apenninschwingels nach offener Abblüte in Nachbarschaft von Wiesenschwengel.

Jahr der Sammlung	2017	2019	2020	Mittelwert
Anzahl untersuchte Nachkommen	4169	2725	1421	
Fape-x-Fp-Hybriden (3x)	488	85	178	
Apenninschwengel (4x)	3681	2640	1243	
Ohne Vorkühlung gekeimte Fape-x-Fp-Hybriden (%)	30,3	28,2	58,7	39,1
Nach 1 Vorkühlzyklus gekeimte Fape-x-Fp-Hybriden (%)	32,9	34,1	41,3	36,1
Nach 2 Vorkühlzyklen gekeimte Fape-x-Fp-Hybriden (%)	23,7	37,6	0,0	20,5
Nach 3 Vorkühlzyklen gekeimte Fape-x-Fp-Hybriden (%)	13,0	0,0	0,0	4,3
Mittleres Vorkühlbedürfnis (Anzahl Zyklen)	1,2	1,1	0,4	0,9
Ohne Vorkühlung gekeimte Fape (%)	0,1	1,0	1,3	0,8
Nach 1 Vorkühlzyklus gekeimte Fape (%)	27,3	6,2	42,0	25,2
Nach 2 Vorkühlzyklen gekeimte Fape (%)	34,6	82,2	32,0	49,6
Nach 3 Vorkühlzyklen gekeimte Fape (%)	37,9	10,6	24,7	24,4
Mittleres Vorkühlbedürfnis (Anzahl Zyklen)	2,1	2,0	1,8	2,0

Fape = Apenninschwengel (*Festuca apennina*), Fp = Wiesenschwengel (*Festuca pratensis*)

stark und bilden zudem lange unterirdische Ausläufer (Rhizome). Diese können für eine weiträumige vegetative Vermehrung sorgen. Der grösste beobachtete Klon eines einzigen Genotyps von *Festulolium* zwischen Apenninschwengel und Raigras erstreckte sich über deutlich mehr als 400 m (Abb. 5). Falls nur die Ausbreitung über Rhizome daran beteiligt war, müsste dieses Individuum mehrere hundert Jahre alt sein, denn ein Längenwachstum der Rhizome von mehr als 1 m pro Vegetationsperiode ist nicht plausibel. Allerdings ist auch denkbar, dass die Weidetiere überlebensfähige, ausgerissene Teile einer Pflanze an ihrem Körper hängend verschleppen. Jedenfalls scheint diese *Festulolium*-Form sehr ausdauernd zu sein.

Um das Potential der sterilen triploiden *Festulolium*-Hybriden zu nutzen, könnte eine vegetative Vermehrung versucht werden. Dazu müsste die Bildung von Rhizomen mit einer geeigneten Behandlung angeregt werden. Eine Alternative dazu könnte die Wiederherstellung der Fertilität durch Verdoppelung der Chromosomensätze zu hexaploiden (6x) Pflanzen darstellen. In der Futterpflanzenzüchtung ist dazu die Behandlung keimender Samen mit Colchizin gebräuchlich. Im Fall der *Festulolium*-Hybriden wäre es notwendig, vegetative Triebe zu behandeln. Hexaploide Arten sind im *Festuca-Lolium*-Komplex nicht selten, z.B. sind Rohrschwengel und Rotschwengel hexaploid und normal fertil. Hexaploide *Festulolium*-Hybriden könnten auch fertil und vermehrbar sein.

Schlussfolgerungen

Das verbreitete Vorkommen des tetraploiden Apenninschwingels in den Alpweiden und seine gute Anpassung an hohe Lagen machen ihn zu einer Futterpflanze, die unsere Aufmerksamkeit verdient. Eine züchterische Bearbeitung scheint aufgrund der beobachteten Unterschiede zwischen Akzessionen vielversprechend und könnte sich vorerst auf die Reduktion der Keimruhe konzentrieren, um seine Etablierung für Futter- oder Saatgutproduktion zu erleichtern. Sterile, triploide Hybriden mit Wiesenschwengel sind häufig. Sie sind dank aussergewöhnlich hoher Heterosis sehr konkurrenzstark und können in mittleren Höhenlagen in unerwünschter Weise überhandnehmen. Dies trifft auf triploide *Festulolium*-Hybriden zwischen Apenninschwengel und Raigras nicht zu. Sie haben jedoch ein beachtliches Potential zur vegetativen Ausbreitung über Rhizome. Um dieses zu nutzen, könnte eine vegetative Vermehrung oder die Wiederherstellung der Fertilität durch Chromosomenverdoppelung angestrebt werden. ■

Literatur

- Agroscope (2015). Schweizerische Referenzmethoden der Forschungsanstalten Agroscope, Band 1: Bodenuntersuchungen zur Düngeberatung, Ausgabe 2015. Agroscope, Zürich.
- Boller, B., Felder, T., Kopecký, D. (2017). Tetraploid *Festuca apennina* is prone to produce triploid hybrid progeny when crossed with diploid *Festuca pratensis*. Pp. 33-38 in: Brazauskas G et al (eds) Breeding grasses and protein crops in the era of genomics. Springer, Cham. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-89578-9>
- Boller, B., Harper, J., Willner, E., Fuchs, J., Glombik, M., Majka, J., Mahelka, V., Zhao, C., Kopecký, D. (2020). Spontaneous natural formation of interspecific hybrids within the *Festuca-Lolium* complex. *Biologia Plantarum* **64**, 679–691.
- Boller, B., Kopecký, D. (2020). Triploid forage grass hybrids *Festuca apennina* × *F. pratensis* display extraordinary heterosis for yield characteristics. *Euphytica* **216**, 143.
- Boller, B., Schneider, M. K., Zhao, C., Bartoš, J., Majka, J., Kopecký, D. (2023). *Festuca apennina* × *F. pratensis* triploid hybrids exceed their parents in adaptation to broad-environmental conditions. *Alpine Botany* **133**, 43–55.
- Boller, B., Willner, E. (2023). Best *Festuca apennina* accessions from alpine grassland show potential as productive forage grasses at higher elevation. *Grassland Science in Europe* **28**, 210–212.
- De Notaris, G. (1844) 2116. *Festuca apennina*. in G. DeNotaris, Repertorium florum ligusticae, p. 463. Ex Regio Typographeo, Turin
- Delarze R., Gonseth Y., Eggenberg S., Vust M. (2015) Lebensräume der Schweiz. Ökologie – Gefährdung – Kennarten. Ott Verlag, Bern
- Dietl, W., Lehmann, J., Jorquera, M. (1998). Wiesengräser. Landwirtschaftliche Lehrmittelzentrale, Zollikofen.
- Kopecký, D. (2021). List of interspecific hybrids observed within the *Festuca-Lolium* complex. In D. Kopecký und A. Kosmala (eds.), *Festulolium from the nature to modern breeding* (pp. 280-281). Palacky University Olomouc.
- Kopecký, D., Felder, T., Schubiger, F.X., Mahelka, V., Bartoš, J., Doležel, J., Boller, B. (2018). Frequent occurrence of triploid hybrids *Festuca pratensis* × *F. apennina* in the Swiss Alps. *Alpine Botany* **128**, 121-132.
- Kopecký, D., Harper, J., Bartoš, J., Gasior, D., Vrána, J., Hřibová, E., Boller, B., Ardenghi, N.M.G., Simoníková, D., Doležel, J., Humphreys, M.W. (2016). An increasing need for productive and stress resilient *Festulolium* amphiploids: what can be learnt from the stable genomic composition of *Festuca pratensis* subsp. *apennina* (De Not) Hegi? *Frontiers in Environmental Science* **4**, 66.
- Landolt, E., Erhardt, A., Hegg, O., Klötzli, F., Lämmli, W., Nobis, M., Rudmann-Maurer, K., Schweingruber, F.H., Theurillat, J-P., Urmi, E., Vust, M., Wohlgemuth, T. (2010). Flora indicativa: ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen. Haupt, Bern, 378 pp.
- Posselt, U.K. (2003). Heterosis in grasses. *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding* **39**, 48–53.
- Stebler, F.G. (1904) Grasmischung von 1900. Jahresbericht der Schweizerischen Samenuntersuchungs- und Kontrollstation Zürich. *Schweizerisches Landwirtschaftliches Jahrbuch* **18**, 42–44.
- Tyler BF (1988) Description and distribution of natural variation in forage grasses. In C. Poisson (ed.) Natural variation and breeding for adaptation. Proceedings of the EUCARPIA fodder crops section meeting, September 22nd–24th 1987, Lusignan (France), pp 13–22. INRA Station d'Amélioration des Plantes Fourragères.
- Tyler, B.F., Borrill, H., Chorlton, K.H. (1978). Studies in *Festuca pratensis* and tetraploid *F. pratensis* var. *apennina* in relation to their altitudinal distribution. *Journal of Applied Ecology* **15**, 219–226.