Keimverhalten alpiner Compositae und ihre Eignung zur Wiederbegrünung von Skipistenplanierungen oberhalb der Waldgrenze = Germinating behaviour of alpine Compositae and their siutability for revegetation of graded ski runs above the timberline

Autor(en): **Schütz, Martin**

Objekttyp: **Article**

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

Band (Jahr): **55 (1989)**

PDF erstellt am: **27.05.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-377752

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich *55* (1989), 131-150

Keimverhalten alpiner *Compositae* und ihre Eignung zur Wiederbegrünung von Skipistenplanierungen oberhalb der Waldgrenze

Germinating behaviour of alpine *Compositae* and their suitability for revegetation of graded ski runs above the timberline

von

MARTIN SCHÜTZ

1. EINLEITUNG

Daten über Fortpflanzungsstrategien von alpinen Pflanzenarten liefern wichtige Grundlagen für die Erosionsbekämpfung oberhalb der Waldgrenze. Einige Untersuchungen über die sexuelle Fortpflanzung, mit Schwerpunkt auf dem Keimverhalten, insbesondere auf Keimruhemechanismen wurden von FOSSATI (1980), SCHÜTZ (1988), URBANSKA und SCHÜTZ (1986), URBANSKA et al. (1979, 1988), WEILENMANN (1980) und ZUUR-ISLER (1982) veröffentlicht. Diese Arbeiten wurden ergänzt durch spezifische Studien über asexuelle Fortpflanzung durch Samen (URBANSKA 1974, SCHÜTZ und URBANSKA 1984) und vegetative Regenerationsmechanismen (URBANSKA 1985, URBANSKA et al. 1987, 1988, TSCHURR 1988, GASSER

1989). Verbindende und ergänzende Erkentnisse konnten durch Untersuchungen an einzelnen Arten gewonnen werden. Sie umfassen die Fortpflanzung durch Samen wie auch die vegetative Fortpflanzung, Anzahl produzierter Blüten und Samen sowie Verbreitungsmechanismen und andere demographische Parameter (GASSER 1983, 1986, TSCHANDER 1989).
In dieser Publikation werden Ergebnisse über die Fortpflanzung durch Samen bei alpinen Arten aus der Familie der *Compositae* dargestellt und mit Hinweisen auf ihre Eignung zur Wiederbegrünung von Skipistenplanierungen ergänzt.

Verdankungen

Ich möchte mich bei Frau Prof. Dr. K. M. Urbanska für ihre Unterstützung während den Forschungsarbeiten und für die Bearbeitung der englischen Texte bedanken. Die Durchsicht des Manuskriptes und kritische Anmerkungen verdanke ich Frau Dr. C. Hofmann. Speziell möchte ich mich bei Frau G. Elmer dafür bedanken, dass ich ihre unveröffentlichten Daten verwenden durfte.
Das Projekt wurde teilweise durch einen Forschungskredit der ETH finanziert.

2. METHODEN

Das meiste Samenmaterial (Tab. 1) stammt von Populationen aus der alpinen Stufe in der Umgebung von Davos. Schwerpunktmässig stammen die Proben von Karbonat (Ca) aus dem Strela/Parsenn-Gebiet und vom Ducantal/Älplihorn, diejenigen von Silikat (Si) ebenfalls aus dem Strela/Parsenn-Gebiet und vom Jakobshorn (FOSSATI 1980, WEILENMANN 1980, SCHÜTZ 1988) und diejenigen von Serpentin vom Totalphorn (ZUUR-ISLER 1981). Zwei Samenproben (siehe Kap. 3.2.) wurden im Versuchsgarten in Zürich geerntet. Die Mutterpflanzen wurden im Vorjahr den natürlichen Populationen entnommen und in Zürich weiterkultiviert. Alle Samen wurden nach der Ernte bei Zimmertemperatur während 3 Monaten getrocknet und anschliessend bei 4°C gelagert.
Für die Keimungsversuche wurden jeweils pro Art und Serie 50 Samen verwendet. Bei Serien von FOSSATI (1976, 1980) wurden teilweise je 60 Samen getestet, bei einer Serie von *Chrysanthemum alpinum* (Fig. 3a) 100 Samen. Die Samen wurden in Petrischalen auf feuchtem Filterpapier in der Klimakammer (alternierende Temperatur, Langtag, vgl. auch SCHÜTZ 1988) während 100 Tagen inkubiert.
Einige Samenproben wurden mit verschiedenen Methoden vorbehandelt, um Angaben über Keimruhemechanismen zu erhalten:

- Die Samenschale wurden mit einer Klinge in der Nähe der Radicula skarifiziert.
- Die Samen wurden in der Klimakammer mit Gibberellinsäure (GA_3, 10^{-3} M) während drei Tagen vorinkubiert.
- Die skarifizierten Samen wurden während drei Tagen in 1 l Wasser untergetaucht vorinkubiert.

Ein Same galt dann als gekeimt, wenn die Radicula die Samenschale durchbrach, bzw. wenn die Radicula sichtbar wuchs (vgl. Kap. 3.1.3.).

Für die Feldversuche wurden Flächen auf planierten Skipisten und teilweise stabilisierten, natürlichen Schutthalden angelegt. Samen wurden jeweils im Frühsommer nach der Schneeschmelze bzw. vor dem ersten Schneefall im Spätsommer ausgesät. Sowohl Reinaussaaten wie auch Aussaaten mit Samengemischen wurden untersucht. Nähere Angaben über die gewählten Aussaatmethoden und die Lage der Versuchsflächen sind in SCHÜTZ (1988) zu finden.

Für die Auswertung der Daten wurden folgende Parameter verwendet:

- Keimung % = Prozentualer Anteil gekeimter Samen am Ende der Beobachtungsperiode nach 100 Tagen (Fig. 1-5), bzw. Summenhäufigkeit der Keimung über die ganze Dauer der angegebenen Beobachtungsperiode (Fig. 6).
- t_{75} = Mass für den Keimungsverlauf = Tag, an welchem 75% der Samen gekeimt haben, die am Versuchsende nach 100 Tagen insgesamt keimten.

Um Keimungsserien mit der grössten Ähnlichkeit wurden in Fig. 1 Gruppen gebildet. In der Keimung (%)- t_{75}- Ebene wurde ein Punkt dann einer Gruppe zuge-

Tab. 1. Liste der untersuchten Arten (nach HESS et al. 1967-1972).
Table of the species investigated (after HESS et al. 1967-1972).

Cirsium spinosissimum	*Chrysanthemum alpinum*
Carduus defloratus	*Chrysanthemum atratum*
Homogyne alpina	*Artemisia genipi*
Gnaphalium supinum	*Leontodon hispidus*
Antennaria dioeca	*Leontodon hyoseroides*
Antennaria carpatica	*Leontodon helveticus*
Leontopodium alpinum	*Leontodon montanus*
Doronicum grandiflorum	*Taraxacum alpinum*
Doronicum clusii	*Crepis jacquinii*
Senecio doronicum	*Crepis terglouensis*
Senecio carniolicus	*Hieracium villosum*
Solidago alpestris	*Hieracium alpinum*
Achillea atrata	*Hieracium pilosella*

ordnet, falls

$$(\Delta K1)^2 + (\Delta t_{75}1)^2 + (\Delta K2)^2 + (\Delta t_{75}2)^2 < 120$$

war, wobei $\Delta K1$ und $\Delta t_{75}1$ der Differenz der Keimung (%) bzw. der Differenz der t_{75}-Werte zum nächstgelegenen Punkt, $\Delta K2$ und $\Delta t_{75}2$ den Differenzen zum am zweitnächsten gelegenen Punkt in der Ebene entspricht.
Paarweise angeordnete Beobachtungswerte einer einzelnen Versuchsserie wurden mittels Chi^2-Test auf Unabhängigkeit geprüft; mehrere paarweise angeordnete Keimungsdaten, d.h. die gesamte Stichprobenmenge aller jeweiligen Versuchsserien mit dem Vorzeichentest.

3. ERGEBNISSE

3.1. Keimverhalten unter kontrollierten Bedingungen

Das Keimverhalten von Samen, die in der Klimakammer geprüft werden, kann durch zwei Parameter charakterisiert werden: Durch die Keimung in Prozent bei Versuchsende nach 100 Tagen und durch das Mass für den Keimungsverlauf (t_{75}). Das Verhalten jeder Samenprobe kann daher in einer Ebene, die durch die Achsen Keimung (%) und t_{75} aufgespannt wird, punktförmig dargestellt werden. Jede der hier geprüften Samenproben kann anhand der t_{75}-Werte vereinfacht einer der folgenden drei Kategorien zugeordnet werden:
Ein t_{75}-Wert, der kleiner als 30 ist, bedeutet im allgemeinen, dass die ersten Samen 3-8 Tage nach Versuchsbeginn keimen. Innerhalb der folgenden 10 Tage keimen die Samen gehäuft und während weiteren 10 Tagen vereinzelt. In der verbleibenden Versuchszeit keimen in der Regel keine Samen mehr. Die Samenprobe umfasst also zwei Typen: Samen ohne Keimruhe, die in einer sehr kurzen Zeitspanne keimen und Samen mit einer vollständigen Keimruhe.
Bei t_{75}-Werten zwischen 30 und 50 keimen die ersten Samen oft etwas verzögert zwischen dem 8. und 15. Tag. In einer Periode von 20-30 Tagen keimen anschliessend viele, bis zum Versuchsende nach 100 Tagen noch vereinzelt weitere Samen.
Bei t_{75}-Werten, die grösser als 50 sind, beginnt die Keimung in der Regel stark verzögert zwischen dem 20. und 40. Tag. Anschliessend keimen in regelmässigen Zeitabständen vereinzelt Samen. Jeder Same der Probe weist also ein individuelles Keimverhalten auf und verliert seine Keimruhe im inkubierten Zustand während der Beobachtungsperiode.

3.1.1. Keimverhalten von drei Monate alten Samen

Samen von alpinen *Compositae* weisen drei Monate nach der Ernte grosse Unterschiede im Keimverhalten auf (Fig. 1). Das Spektrum reicht von Samen, die sehr schnell keimen und keine Keimruhe aufweisen (z.B. *Leontopodium alpinum*: Keimung = 100%, t_{75} = 9) über solche mit regelmässigem Keimungsverlauf und hoher Keimung (z.B. *Leontodon montanus*: Keimung = 58%, t_{75} = 58),

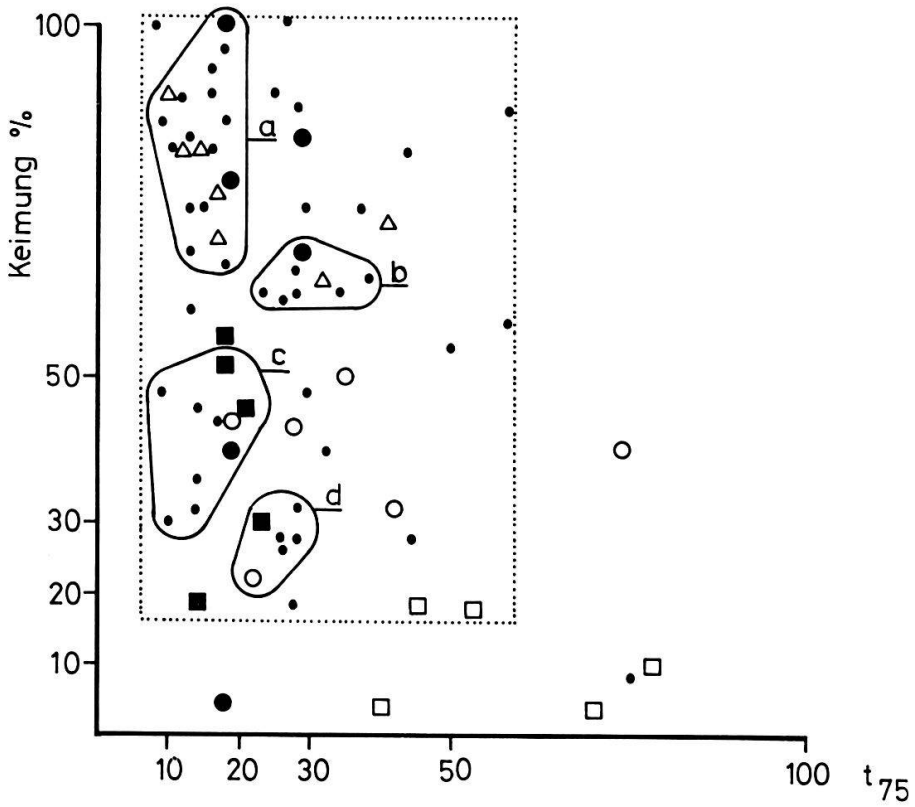

Fig. 1. Keimverhalten von drei Monate alten Samen von alpinen *Compositae*. Daten teilweise von FOSSATI (1976, 1980), WEILENMANN (1980), ZUUR-ISLER (1981), SCHÜTZ (1983, 1988) und ELMER (unveröff.).
Germinating behaviour of three month-old seeds of alpine Compositae. Data partially after FOSSATI (1976, 1980), WEILENMANN (1980), ZUUR-ISLER (1981), SCHÜTZ (1983, 1988) and ELMER (unpubl.).
a - d = Ähnlichkeitsgruppen - *similarity clusters*
····· = Keimung (%)/Keimungsverlaufklammer, die 90% der Daten umfasst
Germination (%)/Germination rate bracket enclosing 90% of the data presented.

□ *Cirsium spinosissimum* ○ *Doronicum clusii*
● *Senecio carniolicus* ■ *Chrysanthemum alpinum/C. atratum*
△ *Taraxacum alpinum* • andere Arten/*other species*

bis zu solchen, die regelmässig aber schlecht keimen (z.B.*Cirsium spinosissimum*).

90% der untersuchten Samenproben keimen zwischen 18 und 100% (Fig. 1), wobei auffallend wenige Proben in einem Bereich zwischen 50 und 60% liegen (Fig. 2). Charakteristisch für eher schlecht keimende Samen (Keimung <50%), ist z.B. das Verhalten von *Chrysanthemum alpinum* und *C. atratum* oder *Doronicum clusii* (Fig. 1), für gut keimende (Keimung>60%) dasjenige von *Taraxacum alpinum* (Fig. 1). Bezüglich Keimungsverlauf umschliesst die Fläche, in der 90% der untersuchten Samenproben liegen einen Bereich, der von t_{75}= 8 bis 58 reicht (Fig. 1), mit einem deutlichen Schwerpunkt zwischen 10 und 30 (Fig. 2). Der Keimungsverlauf von Samen von *Senecio carniolicus* ist diesbezüglich typisch (Fig.1), da alle sechs untersuchten Proben t_{75}-Werte zwischen 18 und 29 aufweisen.

Durch die Einführung eines Ähnlichkeitsmasses lassen sich vier Hauptgruppen von Keimungstypen unterscheiden (Fig. 1). Die Gruppe a umfasst Samenproben mit schnell und gehäuft, sowie gut bis sehr gut keimenden Samen. Vertreten sind die Keimungsklassen 60-100% und die Keimungsverlaufsklassen 0-20 (Fig. 2). Charakteristisch für die Gruppe a ist das Keimverhalten von Samen der Gattun-

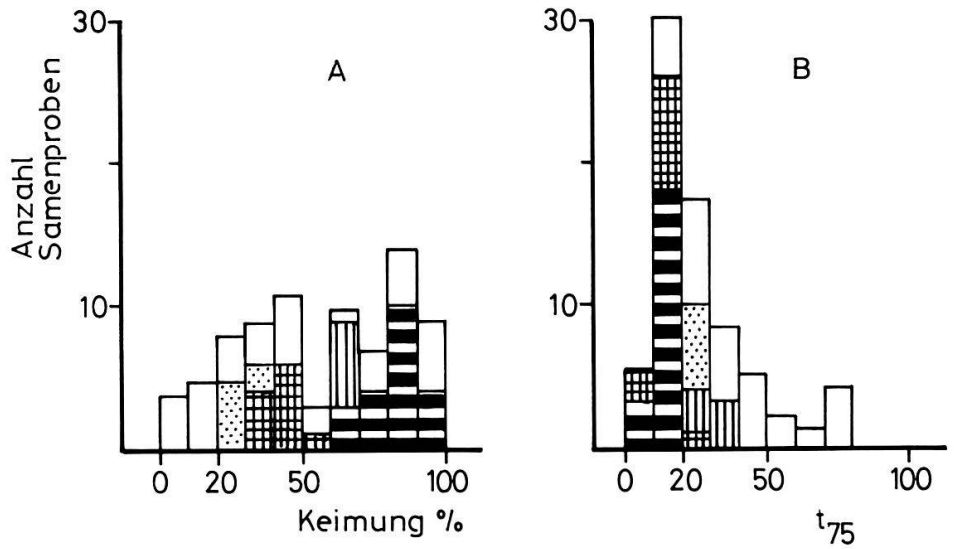

Fig. 2. Häufigkeitsverteilung der Keimungsprozente (A) und der t_{75}-Werte (B). Ähnlichkeitsgruppen gemäss Fig.1:
Frequency distribution of germination percentages (A), and t_{75}-values (B). Similarity clusters according to Fig.1:

a b c d nicht klassifiziert *unclassified*

Tab. 2. Verbreitungsschwerpunkte (%) der dominanten Gattungen pro Ähnlichkeitsgruppe gemäss Fig. 1.
Centres of distribution (%) of the most important genera per similarity cluster according to Fig. 1.
+ = Vorkommend, aber nicht dominant - occurring but not dominant

Gattung	Ähnlichkeitsgruppen				nicht klassifiziert
	a	b	c	d	
Achillea	75				+
Taraxacum	72	14			+
Senecio	33	17	17		+
Leontodon	36	18	+	9	+
Chrysanthemum			40	20	40
Hieracium	+		33	11	44
Doronicum	+		12	11	55
Cirsium					100

gen *Achillea* und *Taraxacum* sowie von *Senecio* und *Leontodon* (Tab. 2).
Angehörige der Gruppe b unterscheiden sich von jenen der Gruppe a vor allem im Keimungsverlauf. Der höchste t_{75}-Wert in der Gruppe a liegt bei 19, der tiefste der Gruppe b bei 23 und dehnt sich über die Klassen von 20 bis 40 aus (Fig. 2). Das Gattungsspektrum (Tab.2) zeigt eine grosse Verwandtschaft zwischen beiden Gruppen. Die Gattungen *Taraxacum, Senecio* und *Leontodon* sind in beiden dominant vertreten.
Die Gruppe c unterscheidet sich von den Gruppen a und b durch das Keimungsspektrum, welches die Klassen 30 bis 60% abdeckt. Der Keimungsverlauf entspricht hingegen im grossen ganzen demjenigen der Gruppe a und erstreckt sich über die t_{75}-Klassen von 0 bis 30 (Fig. 2). Dominant vertreten sind die Gattungen *Chrysanthemum, Hieracium* und *Doronicum* als trennende Elemente zu den Gruppen a und b und *Senecio* als verbindendes Element (Tab. 2).
Schlecht und gehäuft bis regelmässig keimende Samenproben sind in der Gruppe d zusammengefasst (Fig.1 und 2). Die wichtigsten Gattungen sind dieselben wie in der Gruppe c, also *Chrysanthemum, Hieracium* und *Doronicum*, weniger *Leontodon* (Tab. 2).
Schwerpunktmässig ausserhalb dieser vier Gruppen liegen im Bezug auf ihr Keimverhalten Proben der Gattungen *Doronicum* und *Cirsium* (Tab. 2). Insbesondere das Keimverhalten von *Cirsium spinosissimum* ist untypisch im Ver-

gleich zu allen anderen untersuchten Arten aus der Familie der *Compositae*. Drei der untersuchten fünf Samenproben von *Cirsium spinosissimum* liegen gar ausserhalb des Bereichs, welcher 90% aller Daten eingrenzt (Fig. 1).

3.1.2. Keimverhalten mit zunehmendem Samenalter

Aufgrund der gesamten Stichprobenmenge (20 Serien) in Fig. 3a keimen 6-15 Monate alte Samen von alpinen *Compositae* nach einer Lagerung von 3-12 Monaten bei 4°C auf dem 1%-Niveau gesichert sowohl signifikant schneller wie auch besser als Samenproben drei Monate nach der Ernte. Durchschnittlich keimen drei Monate alte Samen zu 46.4%, während zusätzlich 3-12 Monate lang im Kühlschrank aufbewahrte Samen zu 62.5% keimen. Die entsprechenden t_{75}-Werte liegen bei 29.7 bzw. bei 21.2. Sieben der zwanzig Proben von drei Monate alten Samen keimen gehäuft und gut (t_{75}<30, Keimung >60%), während nach der Lagerung im Kühlschrank 16 der 20 Proben in diesem Bereich liegen (Fig. 3a). Nur bei zwei Proben von *Taraxacum alpinum* und einer von *Achillea atrata* keimen die Samen nach einer Lagerung im Kühlschrank schlechter als drei Monate alte Samen; bei zwei Arten also, die bezüglich Keimverhalten dominant in der Gruppe a vertreten sind (Tab. 1). Bei Arten, deren drei Monate alte Samen zu weniger als 50% keimen, erhöht sich die Keimung auf dem 1%-Niveau signifikant, z.B. bei *Doronicum clusii* von 22 bzw. 40% auf jeweils 80%, bei *Doronicum grandiflorum* von 36 auf 72% und von 28 auf 56% oder bei *Crepis terglouensis* von 18 auf 62%. Eine Ausnahme bildet wiederum *Cirsium spinosissimum*, wo keine signifikante Erhöhung der Keimung beobachtet werden kann.
Aufgrund aller Samenproben, die während drei Jahren bei 4°C gelagert wurden, nimmt die Keimfähigkeit im Vergleich zu den 3-12 Monate lang bei 4°C gelagerten Samen auf dem 1%-Niveau gesichert ab (Fig. 3b). Der Keimungsverlauf ändert sich hingegen nicht. Durchschnittlich keimen 3-12 Monate lang im Kühlschrank aufbewahrte Proben zu 73.6%, während drei Jahre lang aufbewahrte noch zu 34.4% keimen. Die t_{75}-Werte liegen bei 16.4 bzw. bei 14.4 bei den dreijährigen Proben.
Die Samen aller 14 untersuchten Proben keimen nach 3-12 monatiger Lagerung bei 4°C gehäuft und gut. Dagegen keimen nur noch zwei der drei Jahre alten Proben gehäuft und gut, die anderen 12 gehäuft aber schlecht (Fig. 3b). Bei den zwei nach wie vor gut keimenden Proben, je einer Serie von *Doronicum clusii* und *Hieracium alpinum,* keimen drei Jahre alte Samen statistisch immer noch gleich gut wie 15 Monate alte Samen. Bei jeder einzelnen der anderen 12 Proben kei-

men hochsignifikant weniger Samen nach drei Jahren Lagerung im Kühlschrank als nach einem Jahr.

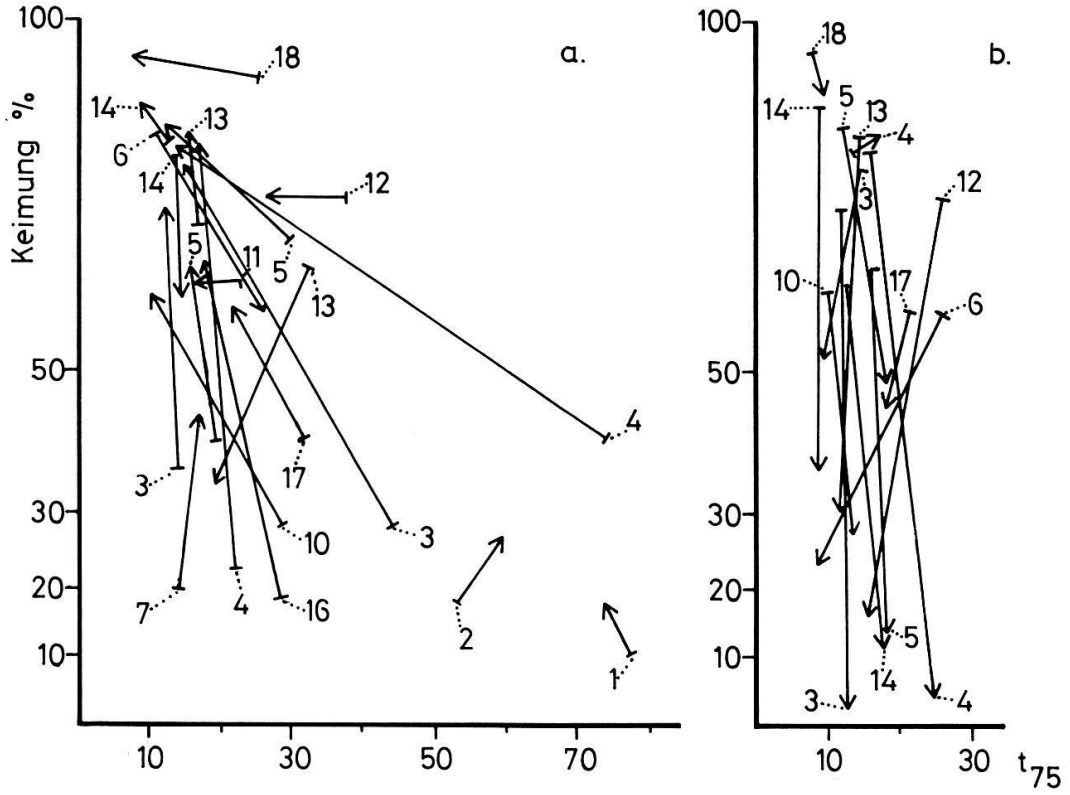

Fig. 3a. Keimverhalten von 3 Monate alten bei Zimmertemperatur aufbewahrten Samen (⊢—) und 6-15 Monate alten Samen, die während 3-12 Monaten bei 4°C gelagert wurden (—>).
Germinating behaviour of 3 month-old seeds kept at room-temperature (⊢—) and 6-15 month-old seeds stored during 3-12 months at 4°C (—>).
Fig. 3b. Keimverhalten von bei 4°C gelagerten Samen: 3-12 Monate lange Lagerung (⊢—), 36 Monate lange Lagerung (—>).
Germinating behaviour of seeds stored at 4°C: storage of 3-12 months (⊢—), storage of 36 months (—>).

1 *Cirsium spinosissimum* (Ca)
2 *Cirsium spinosissimum* (Si)
3 *Doronicum grandiflorum*
4 *Doronicum clusii*
5 *Senecio carniolicus*
6 *Achillea atrata*
7 *Chrysanthemum alpinum*
8 *Chrysanthemum atratum*
9 *Leontodon hispidus*
10 *Leontodon hyoseroides*
11 *Leontodon helveticus*
12 *Leontodon montanus*
13 *Taraxacum alpinum* (Ca)
14 *Taraxacum alpinum* (Si)
15 *Crepis jacquinii*
16 *Crepis terglouensis*
17 *Hieracium villosum*
18 *Hieracium alpinum*
19 *Hieracium pilosella*

3.1.3. Keimruhemechanismen

Bei vielen alpinen Pflanzenarten wird die Keimung verzögert oder es wird durch eine gas- und/oder wasserundurchlässige Samenschale eine Keimruhe verursacht.
Skarifizierte *Compositae*-Samen keimen in der Regel zwar gleich gut wie unbehandelte Samen, aber auf dem 1%-Niveau gesichert schneller (gesamter Stichprobenumfang). Perikarp und Testa verzögern also die Keimung, verursachen unter kontrollierten Bedingungen jedoch keine Keimruhe.
Aufgrund aller 13 Beobachtungspaare (Fig. 4) keimen unbehandelte Samen durchschnitlich zu 45.4%, skarifizierte Samen zu 50.3%. Die Keimung verläuft dabei doppelt so schnell nach einer Skarifikation (t_{75} = 14.4) verglichen mit Kontrollserien mit unbehandelten Samen (t_{75} = 27.3).

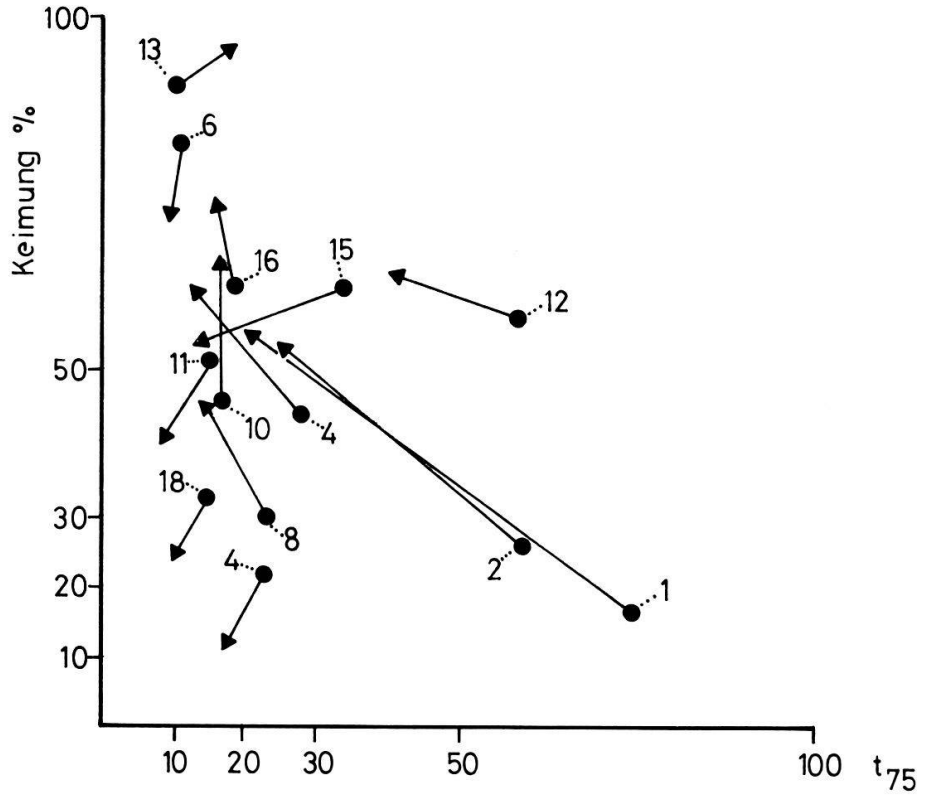

Fig. 4. Keimverhalten von unbehandelten (●) und skarifizierten Samen (▲). Weitere Erklärungen siehe Fig. 3.
Germinating behaviour of untreated (●) and scarified seeds (▲). For detailed explanations, see Fig. 3.

Das Keimverhalten von *Cirsium spinosissimum* bildet wieder eine Ausnahme: Skarifizierte Samen keimen in beiden Probeserien signifikant besser als unbehandelte. Innerhalb jedes einzelnen der anderen Serienpaare besteht statistisch kein Unterschied zwischen skarifizierten und unbehandelten Samen. Das Spektrum reicht von einer numerischen Verbesserung der Keimung um 18% bei einer Serie von *Doronicum clusii* bis zu einer Verschlechterung um 12% bei *Leontodon helveticus* (Fig. 4).
Samen von *Cirsium spinosissimum* keimen durchschnittlich um 39-54 Tage früher nach einer Skarifikation, Samen von *Taraxacum alpinum* als Ausnahme durchschnittlich um 4 Tage später. Bei den anderen Serien keimen die Samen durchschnittlich um 2-20 Tage früher nach einer Skarifikation als unbehandelte Samen.
Nach einer Skarifikation werden bei mehreren Arten kurz nach der Inkubation die inaktiven Embryonen ausgestossen. Bei *Chrysanthemum atratum* zum Beispiel bildet sich nach dem Ausstossen der Embryonen innerhalb 6-9 Tagen in den Keimblättern Chlorophyll, aber erst nach durchschnittlich 10 Tagen beginnt die Radicula sichtbar zu wachsen.
Bei Samen mit teilweise inaktiven oder unterentwickelten Embryonen, kann eine Vorbehandlung mit GA_3 in vielen Fällen die Keimruhe brechen. Alpine *Compositae* reagieren stark auf eine Samenvorbehandlung mit Gibberellinsäure (Fig. 5). Die Samen keimen auf dem 1%-Niveau gesichert schneller und auf dem 5%-Niveau auch besser als unbehandelte Samen in Kontrollserien (gesamter Stichprobenumfang). Unbehandelte Samen keimen durchschnittlich zu 48.0% und der Keimungsverlauf wird charakterisiert durch t_{75}=22.1, während mit GA_3 vorbehandelte Samen durchschnittlich zu 62.4% keimen mit t_{75}=13.8. Von den 17 Versuchspaaren in Fig. 5 keimen unbehandelt 5 Serien gehäuft und gut, nach der Vorbehandlung mit GA_3 aber 12 Serien, was tendenziell vergleichbar ist mit Samenproben, die während 3-12 Monaten im Kühlschrank gelagert wurden (Fig. 3a). Die numerische Veränderung der Keimung nach einer Samenvorbehandlung mit GA_3 reicht von einer Abnahme um 6% bei *Hieracium pilosella* bis zu einer Zunahme um 64% bei *Chrysanthemum atratum* (Fig. 5). Die Veränderung der t_{75}-Werte schwankt zwischen +3 bei *Hieracium alpinum* und -36 bei *Leontodon montanus*.
Nicht nur eine Gibberellinbehandlung kann die Keimruhe brechen, sondern auch ausgiebiges Waschen der skarifizierten Samen mit Wasser führt bei einigen Arten zu ähnlichen Resultaten. Samen von *Chrysanthemum atratum* zum Beispiel, die unbehandelt zu 30% keimen (t_{75}=23), keimen nach einer GA_3-Behandlung zu

94% (t_{75}=14), nach Waschen der Samen mit Wasser zu 90% (t_{75}=14). Auch bei *Leontodon montanus* können ähnliche Beobachtungen gemacht werden: Unbehandelte Samen keimen zu 58%(t_{75}=58), mit Gibberellinsäure behandelte zu 96% (t_{75}=22), mit Wasser gewaschene Samen zu 78% (t_{75}= 28).

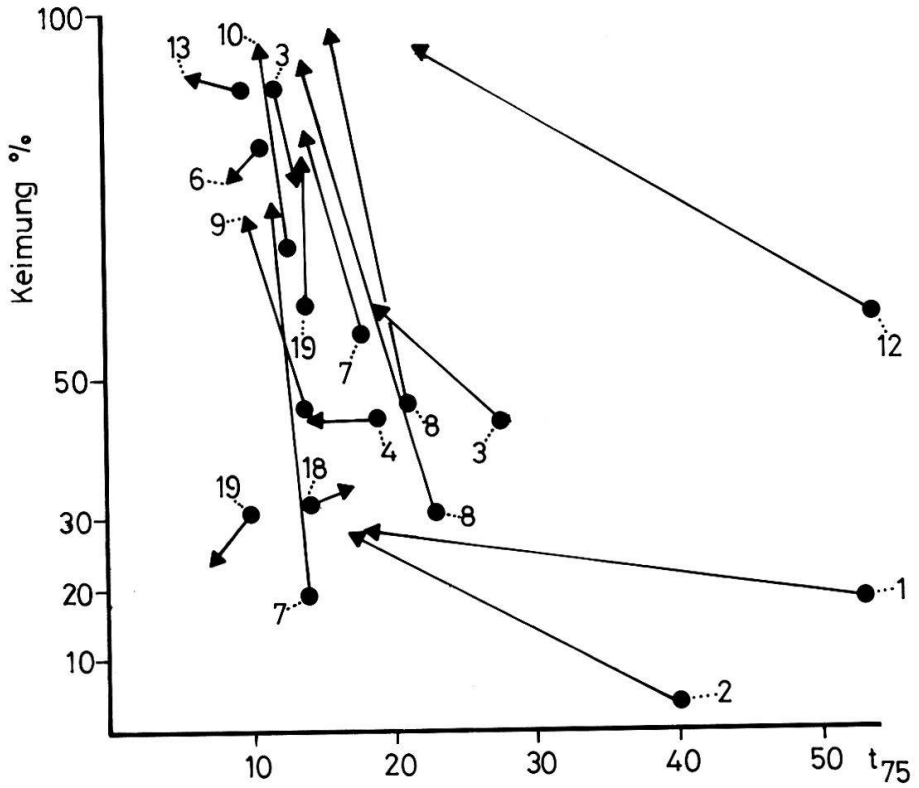

Fig. 5. Keimverhalten von unbehandelten Samen (●) und nach einer Vorbehandlung mit GA_3 (▲). Weitere Erklärungen siehe Fig. 3. Daten teilweise von ELMER (unveröff.).
Germinating behaviour of untreated seeds (●) and after the pretreatment with GA_3 (▲). For detailed explanations, see Fig. 3. Data partially of ELMER (unpubl.).

3.2. Feldversuche

3.2.1. Frühsommeraussaat

Die Samen wurden kurz nach der Schneeschmelze, d.h. anfangs Juli auf den Versuchsflächen ausgesät (vgl. Kap. 2.).
Entscheidend für den Erfolg des Saataufgangs im Felde ist die Geschwindigkeit, mit der die Samen unter kontrollierten Bedingungen keimen (Fig. 6). In Fig. 6.

wird die Keimung von Samen in der Klimakammer dargestellt, die einerseits natürlichen Populationen entnommen, andererseits in Zürich geerntet wurden und mit dem Saataufgang im Felde verglichen.
Samen von *Hieracium alpinum* aus der natürlichen Population keimen zwar ebenso gut wie Samen, die in Zürich geerntet wurden, aber der Keimungsbeginn erfolgt in der Klimakammer zwei Tage später, was Auswirkungen auf den Saataufgang hat. In der ersten Vegetationsperiode nach der Aussaat erscheinen von Samen aus der natürlichen Population 13 Keimlinge, von denen aus dem Versuchsgarten jedoch 28. Das entspricht in beiden Fällen der Keimung in der Kli-

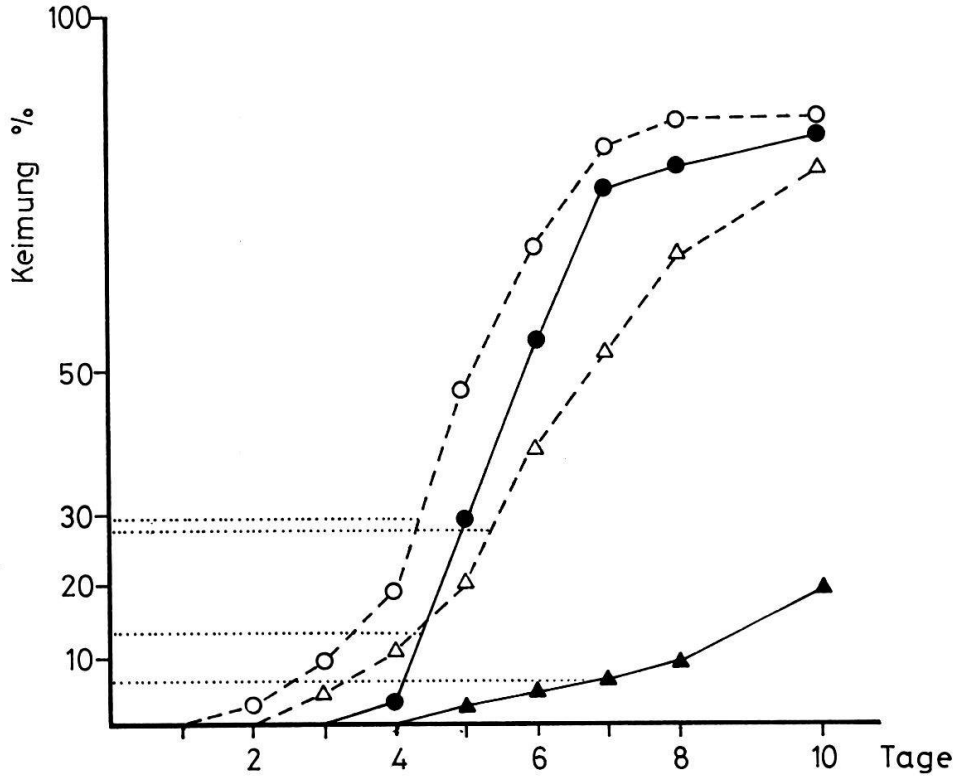

Fig. 6. Keimverhalten von *Hieracium alpinum* (●○) und *Hieracium villosum* (▲△) unter kontrollierten Bedingungen.
Germinating behaviour of Hieracium alpinum (● ○) and Hieracium villosum (▲ △) under controlled conditions.

—— Samen aus natürlichen Populationen
seeds harvested in alpine populations
- - - - Samen aus dem Versuchsgarten (400 m ü.M)
seeds harvested in experimental garden (400m a.s.l.)
····· Saataufgang im Felde nach Frühsommeraussaat
seedling emergence in field plots sown in early summer

makammer am 4.-5. Tag nach Versuchsbeginn.
Deutlich unterscheidet sich bei *Hieracium villosum* die Keimung in der Klimakammer zwischen Samen aus der natürlichen Population und Samen aus dem Versuchsgarten (Fig. 6). Samen aus der natürlichen Population keimen schlecht und verzögert, während Samen aus dem Versuchsgarten keine Keimruhe aufweisen und sehr gut und schnell keimen. Die Unterschiede bezüglich Saataufgang sind ebenfalls deutlicher als bei *Hieracium alpinum*. Der Saataufgang von Samen aus dem Garten beträgt 27%, bei Samen aus der natürlichen Population nur 6%. Das entspricht der Keimung in der Klimakammer nach 5 bzw. 7 Tagen.
Bei allen anderen Arten, von denen ausschliesslich Samen aus natürlichen Populationen ausgesät wurden liegt der Saataufgang ähnlich tief wie bei *Hieracium villosum:* Bei *Leontodon hyoseroides* zwischen 5 und 8%, bei allen anderen Arten (*Doronicum clusii, Senecio carniolicus, Achillea atrata, Chrysanthemum alpinum, Taraxacum alpinum*) zwischen 0 und 3%.

3.2.2. Spätsommeraussaat

Bei Spätsommeraussaaten wurden die Samen am Ende der Vegetationsperiode Ende September oder Anfang Oktober ausgesät (vgl. Kap. 2.).
Während der ersten Vegetationsperiode im folgenden Sommer ist der Saataufgang bei den beiden geprüften *Leontodon*-Arten *L. montanus* (45-62%) und *L. hyoseroides* (32-47%) am grössten. Erfolgreich ist ebenfalls *Hieracium villosum* (18-31%), während bei *Taraxacum alpinum* (6-15%) und *Cirsium spinosissimum* (6-13%) nur vergleichsweise wenige Keimlinge erscheinen. Bei allen anderen ausgesäten Arten (*Doronicum grandiflorum, D. clusii, Senecio carniolicus, Achillea atrata, Chrysanthemum alpinum, Crepis terglouensis, Hieracium alpinum*) erscheinen weniger als 5% Keimlinge.
Compositae-Samen scheinen nur während einigen Monaten im Boden keimfähig zu bleiben. In der 2. Vegetationsperiode ist der Saataufgang in der Regel nämlich deutlich geringer als in der ersten: zusätzlich erscheinen von *Leontodon hyoseroides* 2-10%, bei *Hieracium villosum* 0-5% und bei *Leontodon montanus* 0-2% Keimlinge. Bei allen anderen Arten tritt in der 2. Vegetationsperiode höchstens noch ein weiterer Keimling auf. In der 3. Vegetationsperiode ist bei den meisten Arten kein weiterer Keimling mehr beobachtet worden, selten einer und maximal drei bei *Hieracium alpinum*.

3.2.3. Sterblichkeit und Überleben

Die Sterblichkeit der Keimlinge und Jungpflanzen ist stark von der Lage der Aussaatflächen und dem biotechnischen Ansaatverfahren abhängig (vgl. SCHÜTZ 1988), lässt jedoch kaum artspezifische Tendenzen erkennen. Sie liegt zu Beginn der 3. Vegetationsperiode z.B. bei *Leontodon montanus* zwischen 20 und 60% der insgesamt erschienen Keimlinge, bei *Leontodon hyoseroides* zwischen 30 und 75%, bei *Hieracium villosum* zwischen 20 und 80%, bei *Taraxacum alpinum* zwischen 20 und 70% und bei *Achillea atrata* zwischen 35 und 90%. Die Anzahl der durchschnittlich bis zur 3. Vegetationsperiode überlebenden Pflanzen ist folglich direkt vom Saataufgang abhängig. Von *Leontodon montanus* überlebten schliesslich bis zur 3. Vegetationsperiode 16-46 Individuen, von *Leontodon hyoseroides* 12-28, von *Hieracium villosum* 4-28, von *Taraxacum alpinum* 5-12 und von *Achillea atrata* 2-9 Individuen bei jeweils 100 ausgesäten Samen.

4. DISKUSSION

Samen von alpinen *Compositae* weisen nach der Trennung von der Mutterpflanze zu einem gewissen Prozentsatz eine angeborene Keimruhe auf. Der Anteil von nicht keimenden Samen ist artspezifisch, abhängig von der Population, aus der die Samen entnommen werden und vor allem vom Erntejahr, d.h. wird durch äussere Faktoren beeinflusst, denen die Mutterpflanze während der Samenbildung ausgesetzt ist (vgl. auch SÖYRINKI 1954, SCHÜTZ 1988). Samen von Pflanzen, die in tieferen Lagen gezüchtet werden, verlieren diese embryobedingte Keimruhe zum Teil. Eine Beobachtung, die sowohl für Arten aus der Familie der *Compositae* wie auch für *Gramineae* gilt (URBANSKA und SCHÜTZ 1986). Im allgemeinen wird die Keimruhe nach kurzer Lagerung von 3-12 Monaten bei 4°C gebrochen, was zeitlich mit der Dauer der Schneebedeckung in der alpinen Stufe von rund neun Monaten auffallend übereinstimmt. Die Verbesserung der Keimung dürfte jedoch nicht ursächlich mit den tiefen Temperaturen während der Lagerung zusammenhängen. GRIME et al. (1988) stellten bei den meisten untersuchten *Compositae* auch eine Erhöhung der Keimungsrate nach einer Lagerung bei 20°C fest. Auch die meisten Samen von *Gramineae*-Arten sowohl aus England (GRIME et al. 1981) wie auch aus den Schweizer Alpen (SCHÜTZ 1988) keimen nach einer Lagerung besser als kurz nach der Ernte.

Nicht nur eine kurze Lagerung, sondern auch die Vorbehandlung der *Compositae*-Samen mit Gibberellinsäure bricht die Keimruhe, wie auch das Waschen der Samen mit Wasser, eine weitere Parallele zum Keimverhalten von *Gramineae*-Arten (SCHÜTZ 1988, URBANSKA et al. 1988). Die positive Wirkung, die das Waschen der Samen hat, dürfte darauf hinweisen, dass die Inaktivität der Embryonen teilweise auf wasserlösliche Inhibitoren zurückzuführen ist (VILLIERS und WAREING 1964). Diese dürften am ehesten in den Kotyledonen vermutet werden, da erst nach der Bildung von Chlorophyll in den Keimblättern ein sichtbares Wachstum der Radicula einsetzt. Angaben in der Literatur über die Bedeutung der Kotyledonen für die Unterdrückung des Wachstums von Embryonen sind zahlreich (z.B. in BEWLEY und BLACK 1982). Es dürfte sich hier um eine weitere erfolgreiche Anpassung an die alpine Umwelt handeln, wo während der Schneeschmelze im Frühsommer grosse Wassermengen freigesetzt werden.
Nach längeren Lagerzeiten von drei und mehr Jahren nimmt die Keimfähigkeit im allgemeinen stark ab. Auch die Samen der in den Feldaussaaten berücksichtigten Arten schienen unter natürlichen Bedingungen kaum lange überlebensfähig zu sein. Untersuchungen von GRIME (1978) und ROBERTS (1986) bestätigen, dass die Bildung einer Samenbank bei den meisten *Compositae* unwahrscheinlich ist und die Samen normalerweise im Frühjahr nach der Verteilung auflaufen. Vergleichbare Beobachtungen machte auch MAAS (1987) bei Arten aus Streuwiesen. Während dem Altern der Samen wird also zuerst die Keimruhe gebrochen, die keimfähigen Samen verlieren anschliessend aber in kurzer Zeit ihre Lebenfähigkeit, was die These bestätigt, wonach Samen erst dann an Vitalität einbüssen können, nachdem die Keimruhe gebrochen worden ist. Samen mit lange andauernder angeborener Keimruhe dürften deshalb auch prinzipiell langlebig sein. Bestätigt wird diese Beobachtung durch das Verhalten der beiden kurz nach der Ernte gut keimenden *Achillea atrata* und *Taraxacum alpinum*. Bei beiden nimmt die Keimung schon nach kurzer Lagerung im Kühlschrank stark ab. Allerdings können auch Samen ohne ausgeprägte angeborene Keimruhe langlebig sein; oft genügt auch eine aufgezwungene Keimruhe wie ROBERTS (1972) bei Untersuchungen an Reis demonstrierte. Möglicherweise ist diese Beobachtung allgemein für Samen von *Gramineae* gültig (SCHÜTZ 1988).
Die nur kurze Überlebensfähigkeit der Samen scheint durch den Typ der angeborenen Keimruhe teilweise aufgewogen zu werden. Das Brechen der Keimruhe wird über die Wintersaison garantiert, so dass alle im Vorsommer gebildeten Samen, vorausgesetzt dass günstige Bedingungen herrschen, potentiell keimen können. Neben der oft betonten Bedeutung der Bildung einer Samenbank im Bo-

den für die Populationsdynamik und das Überleben einer Art (AMEN 1966, GRUBB 1977, HARPER 1977, COOK 1980), scheint auch die Strategie der *Compositae* selbst in der alpinen Stufe erfolgreich zu sein. Eine angeborene Keimruhe verhindert, dass die Samen bereits auf der Mutterpflanze keimen, was die Voraussetzung dafür bildet, dass bis zum Ende der Vegetationsperiode Ressourcen in den Samen eingelagert werden können.

Diese Eigenschaften von Samen alpiner *Compositae* sind wichtig im Hinblick auf ihre Verwendung zur biologischen Erosionsbekämpfung oberhalb der Waldgrenze. Eine geeignete Saatmischung sollte Samen enthalten, die sofort nach der Aussaat keimen, über mehrere Jahre verteilt keimen oder von Pflanzen stammen, die zu klonalem Wachstum befähigt sind (SCHÜTZ 1988). In erster Linie erfüllen *Compositae*-Samen die erste Bedingung. Geeignet für Frühsommeraussaaten sind dabei ausschliesslich in der Klimakammer sehr schnell keimende Samen, also vor allem Samen von standortsgerechten Arten, die in tieferen Lagen kultiviert werden. Nicht nur das schnellere Keimen, sondern auch das höhere Samengewicht und damit verbunden die deutlich grösseren Keimlinge dürften sich positiv auf die Etablierung auswirken (SCHÜTZ 1988). In Frühsommeraussaaten könnten sie kombiniert mit verschiedenen skarifiziert ausgesäten *Leguminosae*-Samen einen schnellen Saataufgang sicherstellen (SCHÜTZ 1988, FLÜELER 1988). Die Aussaat von skarifizierten *Compositae*-Samen könnte problematisch sein, obwohl skarifizierte Samen deutlich schneller keimen als unbehandelte. Da nach einer Skarifikation in der Klimakammer oft die noch inaktiven Embryonen ausgestossen werden und erst innerhalb der folgenden Tage eine sichtbare Entwicklung einsetzt, ist die Gefahr gross, das in der alpinen Stufe Schädigungen auftreten. Samen z.B. von *Silene willdenowii,* die ebenfalls wegen der Samenschale und wegen inaktiven Embryonen eine Keimruhe aufweisen, und bei denen nach einer Skarifikation in der Klimakammer auch inaktive Embryonen ausgestossen werden, sind im Felde ausgesät nicht erfolgreich (SCHÜTZ 1988). Nur Samen, die ausschliesslich wegen der Samenschale eine Keimruhe aufweisen, erwiesen sich bisher nach einer Skarifikation als erfolgreich bei Ansaaten auf Versuchsflächen (SCHÜTZ 1988, FLÜELER 1988).

Für Spätsommeraussaaten erwiesen sich vor allem Arten aus der Gattung *Leontodon* als geeignet, nicht nur im Vergleich mit anderen *Compositae*-Arten, sondern auch verglichen mit allen anderen geprüften Arten aus verschiedenen Familien (SCHÜTZ 1988). Angaben über die Eignung von in tieferen Lagen gewonnenen Samen für Herbstaussaaten fehlen bislang, sollten jedoch unbedingt zur Verfügung stehen. Obwohl die erfasste Sterblichkeit keine Unterschiede zwischen

verschiedenen Arten ergab, dürften trotzdem artspezifische Forderungen an Schutzstellen für den Erfolg oder Misserfolg einer Art wichtig sein (URBANSKA und SCHÜTZ 1986, SCHÜTZ 1988). Die beobachteten Unterschiede im Saataufgang könnten darauf zurückzuführen sein, dass die Sterblichkeit in einem frühen Zeitpunkt nach erfolgter Keimung am gravierendsten ist (SARUKHÀN und HARPER 1973)

Wegen ihrer Möglichkeit zu klonalem Wachstum wären sowohl *Doronicum clusii* und *D. grandiflorum* sowie *Cirsium spinosissimum* wertvolle Arten (SOMSON 1983, GASSER 1989, TSCHANDER 1989). Das Keimverhalten aller drei Arten kann aufgrund bisheriger Untersuchungen als eher untypisch für *Compositae* gelten, vor allem dasjenige von *Cirsium spinosissimum*. Untersuchungen über die Fortpflanzungsstrategien von *Cirsium spinosissimum* werden demnächst abgeschlossen (TSCHANDER 1989), fehlen jedoch gesamthaft weitgehend bei den beiden *Doronicum*-Arten. Der Saataufgang in Feldversuchen von Samen aus natürlichen Populationen erwies sich bei allen drei Arten als schlecht; deshalb wären Erfahrungen mit Samen, die in tieferen Lagen geerntet wurden ausserordentlich erwünscht.

Die Regeneration von zerstörten Flächen in der alpinen Stufe dürfte unter günstigen Bedingungen bei Verwendung von einheimischem, standortgerechtem Samenmaterial möglich sein (URBANSKA 1986, URBANSKA et al. 1987, 1988, SCHÜTZ 1988). Auch einige Arten aus der Familie der *Compositae* könnten dabei von Bedeutung sein.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Fortpflanzung durch Samen bei alpinen Arten aus der Familie der *Compositae* wird durch verschiedene Keimruhemechanismen gesteuert. Eine angeborene Keimruhe wird dabei wahrscheinlich durch Inhibitoren im Embryo verursacht. Diese kann durch eine kurze Lagerung der getrockneten Samen, durch Vorbehandlung der Samen mit Gibberellinsäure oder durch Waschen der Samen gebrochen werden. Zusätzlich wird die Keimung durch die Struktur von Perikarp und Testa behindert. *Compositae* bilden im allgemeinen nur kurzlebige Samen, die sich kaum zum Aufbau einer Samenbank eignen. Zusammen bewirken diese Eigenschaften, dass die Samen nach der Verteilung über den Winter keimfähig werden, aber meist nur die Samen einer Generation aufgehen.

Die Eignung von alpinen *Compositae* für die Wiederbegrünung von Skipistenplanierungen oberhalb der Waldgrenze wird diskutiert.

SUMMARY

Reproduction by seeds in alpine species in the family of *Compositae* is controlled by various mechanisms of dormancy. Innate dormancy is probably created by inhibitors in the embryo.

Dormancy can be broken by short storage of dried seeds, by pretreatment of seeds with gibberellic acid or by washing. In addition, germination is negatively influenced by the structure of the pericarp and testa. Longevity of seeds in *Compositae* normally is quite short, and therefore most species do not form a persistent seed bank. A combination of these factors during winter following dispersal induces seed germination and usually results in the emergence of only one seed generation.
The suitability of alpine *Compositae* for revegetation of graded ski runs above timberline is discussed.

LITERATUR

AMEN R.D., 1966: The extent and role of seed dormancy in alpine plants. Quart.Rev.Biol. *41*, 271-281.

BEWLEY J.D.und BLACK M., 1982: Physiology and biochemistry of seeds. Springer, Berlin. 375 S.

COOK R.E., 1980: The biology of seeds in soil. In: SOLBRIG O.T. (ed.), Topics in plant population biology. Bot.Monogr. *15*, 107-231.

FLÜELER R., 1988: Biologische Erosionsbekämpfung oberhalb der Waldgrenze: Verhalten von alpinen Pflanzen in experimentellen Ansaaten auf Skipistenplanierungen. Diplomarbeit. Geobot.Inst.ETH,Stiftung Rübel,Zürich. 158 S. (Polykopie).

FOSSATI A., 1976: Die Keimung von Hochgebirgspflanzen. Diplomarbeit. Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel,Zürich. 167 S. (Polykopie).

FOSSATI A., 1980: Keimverhalten und frühe Entwicklungsphase einiger alpiner Taxa. Veröff. Geobot.Inst.ETH,Stiftung Rübel,Zürich. *73*, 180 S.

GASSER M., 1986: Genetic-ecological investigations in *Biscutella levigata* L. Veröff.Geobot.Inst.ETH,Stiftung Rübel,Zürich. *85*, 87 S.

GASSER M., 1989: Bedeutung der vegetativen Phase bei alpinen Pflanzen für die biologische Erosionsbekämpfung in der alpinen Stufe. Ber.Geobot.Inst.ETH,Stiftung Rübel,Zürich *55*, 151-176.

GRIME J.P., 1978: Interpretation of small scale patterns in the distribution of plant species in space and time. In: FREYSEN A.H.J. undWOLDENDORP J.W. (eds.), Structure and functioning of plant populations. North-Holland, Amsterdam. 101-121.

GRIME J.P., MASON G., CURTIS A.V., RODMAN J., BAND S.R., MOWTORTH M.A.G., NEAL A.M. und SHAW S., 1981: A comparative study of germination characteristics in a local flora. J. Ecol. *69*, 1017-1045.

GRIME J.P., HODGSON J.G. und HUNT R., 1988: Comparative plant ecology. Hyman, London. 742 S.

GRUBB P.J., 1977: The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biol.Rev. *52*, 107-145.

HARPER J.L. 1977: Population biology of plants. Acad.Press, London. 892 S.

HESS H., LANDOLT E.und HIRZEL R., 1967-1972: Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. Birkhäuser, Basel. 3 Bde. 2690 S.

MAAS D., 1987: Keimungsansprüche von Streuwiesenpflanzen und deren Auswirkung auf das Samenpotential. Diss. Univ. München. 172 S.

ROBERTS H.A., 1986: Seed persistence in soil and seasonal emergence in plant species from different habitats. J.Appl.Ecol. *23*, 639-656.

SARUKHÀN J. und HARPER J.L., 1973: Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L.: I. Population flux and survivorship. J.Ecol. *61*, 675-716.

SCHÜTZ M., 1983: Keimverhalten und frühe Lebensphasen alpiner Pflanzen von Silikat- und Kalkschuttstandorten. Diplomarbeit. Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel,Zürich. 123 S. (Polykopie).

SCHÜTZ M., 1988: Genetisch-ökologische Untersuchungen an alpinen Pflanzenarten auf verschiedenen Gesteinsunterlagen: Keimungs- und Aussaatversuche. Veröff.Geobot.Inst. ETH,Stiftung Rübel,Zürich. *99*, 153 S.

SCHÜTZ M. und URBANSKA K.M., 1984: Germinating behaviour and growth potential in *Taraxacum alpinum* (2n=32) from the Swiss Alps. Ber.Geobot.Inst.ETH,Stiftung Rübel,Zürich *51*, 118-131.

SOMSON P., 1983: Contribution à l´étude de la végétation des pierriers et éboulis pyrénéens dans ses relations avec la dynamique du modele support. Diss. Univ. P. Sabatier, Toulouse. 230 S.

SÖYRINKI N., 1954: Vermehrungsökologische Studien in der Pflanzenwelt der Bayerischen Alpen. Ann.Bot.Soc.Vanamo *27*, 232 S.

TSCHANDER B., 1989: Wachstums- und Fortpflanzungsstrategien bei *Cirsium spinosissimum* (L.) Scop. Diplomarbeit. Geobot.Inst.ETH,Stiftung Rübel,Zürich. 85 S. (Polykopie).

TSCHURR F.R., 1988: Zum Regenerationsverhalten einiger Alpenpflanzen. Ber.Geobot.Inst. ETH,Stiftung Rübel,Zürich *54*, 111-140.

URBANSKA K.M., 1974: L'agamospermie, système de reproduction important dans la spéciation des Angiospermes. Bull. Soc. Bot. Fr. *121*, 329-346.

URBANSKA K.M., 1985: Some life history strategies and population structure in asexuelly reproducing plants. Bot.Helv. *95*, 81-97.

URBANSKA K.M., 1986: High altitude revegetation research in Switzerland - problems and perspectives. Veröff.Geobot.Inst.ETH,Stiftung Rübel,Zürich *87*, 155-167.

URBANSKA K.M., SCHWANK O. und FOSSATI A., 1979: Variation within *Lotus corniculatus* L. s.l. from Switzerland. II. Reproductive behaviour of *L. alpinus* (DC) Schleicher. Ber.Geobot.Inst.ETH,Stiftung Rübel,Zürich *46*, 62-85.

URBANSKA K.M. und SCHÜTZ M., 1986: Reproduction by seed in alpine plants and revegetation research above timberline. Bot.Helv. *96*, 43-60.

URBANSKA K.M., HEFTI-HOLENSTEIN B. und ELMER G., 1987: Performance of some alpine grasses in single-tiller cloning experiments and in the subsequent revegetation trials above timberline. Ber.Geobot.Inst.ETH,Stiftung Rübel,Zürich *53*, 64-90.

URBANSKA K.M., SCHÜTZ M. und GASSER M., 1988: Revegetation trials above timberline - an exercise in experimental population ecology. Ber.Geobot.Inst.ETH,Stiftung Rübel,Zürich *54*, 85-110.

VILLIERS T.A. und WAREING P.F., 1964: Dormancy in fruits of *Fraxinus excelsior*. J.Exp.Bot. *15*, 359 S.

WEILENMANN K., 1980: Bedeutung der Keim- und Jungpflanzenphase für alpine Taxa verschiedener Standorte. Diplomarbeit. Geobot.Inst.ETH,Stiftung Rübel,Zürich. 133 S. (Polykopie).

WEILENMANN K., 1981: Bedeutung der Keim- und Jungpflanzenphase für alpine Taxa verschiedener Standorte. Ber.Geobot.Inst.ETH,Stiftung Rübel,Zürich *48*, 68-119.

ZUUR-ISLER D., 1981: Zum Keimverhalten von alpinen Pflanzen auf Serpentinböden. Diplomarbeit. Geobot.Inst.ETH,Stiftung Rübel,Zürich. 104 S. (Polykopie).

ZUUR-ISLER D., 1982: Germinating behaviour and early life phases of some species from alpine serpentine soils. Ber.Geobot.Inst.ETH,Stiftung Rübel,Zürich *49*, 76-107.

Adresse des Autors: Dr. Martin Schütz
Geobotanisches Institut ETH
Stiftung Rübel
Zürichbergstr. 38
CH-8044 Zürich