Zeitschrift: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Tech. Hochschule, Stiftung Rübel, in Zürich

Herausgeber: Geobotanisches Institut, Stiftung Rübel (Zürich)

Band: 99 (1988)

Artikel: Genetisch-ökologische Untersuchungen an alpinen Pflanzenarten auf verschiedenen Gesteinsunterlagen : Keimungs- und Aussaatversuche = Genetic-ecological studies in alpine plants from various substrata : germination trials and sowing experiments

Autor: Schütz, Martin

Kapitel: 5: Diskussion

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-308907

Nutzungsbedingungen

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

Conditions d'utilisation

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

Terms of use

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

Download PDF: 12.07.2025

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

5. DISKUSSION

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit bringen zahlreiche Anhaltspunkte zur besseren Erfassung der Keimung- und Jungpflanzenphase bei hochalpinen Pflanzen. Unsere Untersuchungen zeigen klar, dass der komplexe Prozess der Fortpflanzung durch Samen oft sehr fein abgestimmt sein kann.

Diversität und Variabilität des Keimverhaltens. Das Keimverhalten der untersuchten Arten ist durch grosse ***Diversität*** charakterisiert. Diese grosse Vielfalt wurde auch in früheren Arbeiten aus den Schweizer Alpen beschrieben (LÜDI 1932, FAVARGER 1953, FOSSATI 1976, 1980, WEILENMANN 1980, ZUUR-ISLER 1981, SCHÜTZ 1983, URBANSKA und SCHÜTZ 1986). Sie ist vergleichbar mit Angaben aus den Rocky Mountains (PELTON 1956, AMEN 1967, BONDE 1965 a, b). Unterschiede im Keimverhalten lassen sich nicht nur durch fehlende, bzw. vorhandene Keimruhe oder verschiedene Keimruhetypen erklären, sondern auch durch Veränderungen der Keimfähigkeit von Samen mit zunehmendem Samenalter. Die Diversität im Keimverhalten ist eng mit der ***Variabilität*** verknüpft: Das Keimverhalten variiert von Jahr zu Jahr, von Population zu Population und dürfte vom Erntezeitpunkt abhängig sein.
Das untersuchte Samenmaterial wurde zwei Hauptgruppen zugeordnet; schnell und gut keimende Arten wurden langsam und schlecht keimenden gegenübergestellt, wobei nur sich extrem verhaltende Arten einfach charakterisiert werden konnten. Lediglich eine Art (*Epilobium alpinum*) von über 60 Untersuchten zeichnete sich durch die vollständige Absenz einer Keimruhe aus. Sechs Arten wiesen dagegen konstant eine praktisch totale Keimruhe auf. Die meisten Arten zeigten jedoch eine grosse Flexibilität in ihrem Keimverhalten, wobei Keimungsrate und Keimungsverlauf voneinander abhängig zu sein schienen.
Die beobachteten Unterschiede im Keimverhalten von zahlreichen nicht oder

schlecht keimenden Arten nach einer Samenvorbehandlung, entsprechen den von HARPER (1977) definierten Keimruhetypen: Der angeborenen, induzierten und aufgezwungenen Keimruhe.

Oft war die undurchlässige Samenschale Ursache einer ***angeborenen Keimruhe***. Dieser Typ von Keimruhe scheint bei alpinen Pflanzen einer der wichtigsten zu sein (z.B. PELTON 1956, BONDE 1965a,b, AMEN 1966, FOSSATI 1980). Es bestätigte sich, dass dieser Typ von Keimruhe bei *Leguminosae* häufig ist (siehe auch FOSSATI 1976, 1980, URBANSKA et al. 1979, URBANSKA und SCHÜTZ 1986, WEILENMANN 1980, 1981, GRIME et al.1981, ISLER 1981, 1982, SCHÜTZ 1983). Leichte Samen einer Art schienen dabei schlechter zu keimen als schwerere und einige Autoren vermuten, dass eine Verkleinerung der Samen und eine Verdickung der Samenschale die Langlebigkeit der Samen erhöhen dürfte (HARPER et. al. 1970). Nach einer mechanischen Skarifikation der Samenschale keimten alle Samen der von uns untersuchten Arten viel besser und schneller, als unbehandeltes Material. Viele *Leguminosae* scheinen auf eine Skarifikation am Samenrücken besonders positiv zu reagieren (URBANSKA et al. 1979, WEILENMANN 1980); in unseren Untersuchungen keimten die Samen unabhängig vom Ort der Skarifikation immer gleich gut. Eine harte Samenschale wurde ebenfalls bei zahlreichen Arten aus den Familien der *Gramineae, Caryophyllaceae* und *Compositae* beobachtet: Die Samen der untersuchten Arten dieser Familien keimten nach einer Skarifikation der Samenschale schneller und oft auch besser als unbehandeltes Material (FOSSATI 1980, WEILENMANN 1980, SCHÜTZ 1983). Die Bedeutung dieses Keimruhetyps dürfte darin liegen, dass verschiedene Samengenerationen und Genotypen während mehrerer Jahre aus der Samenbank rekrutiert werden könen, da die Beschädigung der Samenschale, z.B. infolge Frost oder Bodenbewegung, jeweils nur einige Samen betrifft, bei denen die Keimung dadurch ermöglicht wird.

Eine andere Ursache einer angeborenen Keimruhe liegt in einem kleinen und/oder undifferenzierten oder gut ausgebildeten, aber inaktiven Embryo. Die Vorbehandlung der Samen mit Gibberellinsäure brach bei den

untersuchten Arten, die diesem Typ angehören, die Keimruhe oder erhöhte die Keimungsrate. Bei Arten, die oft eine totale angeborene Keimruhe aufwiesen, war Gibberellinsäure meist der entscheidende Faktor zur Auslösung der Keimung, z.B. bei *Arabis alpina, Phytheuma hemisphaericum* und *Linaria alpina*. In dieser Hinsicht stimmen unsere Beobachtungen mit Angaben von anderen Autoren überein (FOSSATI 1976, 1980, WEILENMANN 1980). Das Keimverhalten vieler dieser Arten war unabhängig von Erntejahr oder Substrat. Die Keimung konnte bei mehreren Arten aus der Familie der *Caryophyllaceae* durch Gibberellin aktiviert werden; dieses Verhaltensmuster bestätigt frühere Angaben (ZUUR-ISLER 1981, SCHÜTZ 1983). Interessant ist, dass bei den *Caryophyllaceae* die Keimungsrate stark erhöht wurde, die Keimung aber viel langsamer ablief als bei Versuchen mit unbehandelten Samen. Alle anderen untersuchten Arten aus verschiedenen Familien, deren Samen positiv auf Gibberellin reagierten, keimten nicht nur besser, sondern auch klar schneller als unbehandelte Samen. Eine starke Beschleunigung der Keimung nach einer Vorbehandlung der Samen mit Gibberellin wurde auch von FOSSATI (1980) und WEILENMANN (1980) beobachtet.

Sehr hohe Gibberellinkonzentrationen fördern zwar die Keimung, gleichzeitig aber auch das Längenwachstum der Zellen und die Ausbleichung der Jungpflanzen (vgl. z.B. ZUUR-ISLER 1981, DICKENMANN 1982). Auch unsere Ergebnisse bestätigen diese Tatsache: Von fünf untersuchten Arten konnten wir nur bei *Trisetum distichophyllum* eine Steigerung der Keimung bei tiefen Gibberellin-Konzentrationen ohne starke Schädigung der Jungpflanzen erzielen. Diese Ergebnisse zeigen klar, dass die Auslösung der Keimung mit der erfolgreichen Etablierung von neuen Genotypen keinesfalls gleichgesetzt werden kann. Es wäre interessant, die Jungpflanzenentwicklung von weiteren Arten zu untersuchen, deren Keimung durch Gibberellin ausgelöst werden konnte (VILLIERS 1972).

Samen von Arten, die einen physiologisch inaktiven oder kleinen und undifferenzierten Embryo haben, scheinen sehr lange keimfähig zu bleiben, wie z.B. Samen von *Arabis alpina* in unseren Feldversuchen. Im Labor

verbesserte sich die Keimung bei mehreren Arten massiv bei zunehmendem Samenalter. Unsere bisher erfolglosen Feldaussaaten mit Samen, die mit Gibberellinsäure vorbehandelt waren, lassen vermuten, dass die nach Behandlungen mit hohen Gibberellinkonzentrationen auftretenden Wachstumsstörungen den Keimlingen und Jungpflanzen nur geringe Überlebenschancen lassen. Vielleicht wurde die Keimung zwar stimuliert, aber die Wachstumsstörungen dürften sofort nach dem Erscheinen der Radikula einsetzen und zum raschen Absterben der Keimlinge führen. Versuche mit niedrigen Konzentrationen sollten unbedingt durchgeführt werden.
Es wird häufig angenommen, dass eine Stratifikationsperiode eine Erhöhung des endogenen Gibberellinspiegels induziert und so die Keimruhe gebrochen wird (VILLIERS 1972, HESS 1974). Untersuchungen von AMEN (1966) und FOSSATI (1976, 1980) zeigten aber, dass bei alpinen Taxa, die auf eine Gibberellinbehandlung positiv ansprechen, eine Kälteperiode die Keimung nicht auszulösen vermag. Das Verhalten von *Arabis alpina*, wo auch nach mehreren Überwinterungen die totale Keimungsrate niedrig blieb, bestätigt diese Annahme. Unsere Beobachtungen werden von anderen Autoren unterstützt (FOSSATI 1980, ZUUR-ISLER 1981, SCHÜTZ 1983). Dringend nötig wären Feldversuche mit altem Samenmaterial, wo der Erfolg grösser sein dürfte, als bei Verwendung von frisch geernteten Samen. Bei Arten, die sowohl auf eine Skarifikation, wie auch auf eine Gibberellinbehandlung mit verbesserter Keimungsrate reagierten, erhöhte eine kombinierte Vorbehandlung die Keimungsrate nochmals (FOSSATI 1976, 1980, WEILENMANN 1980, ZUUR-ISLER 1981, SCHÜTZ 1983). Die Tatsache, dass mehrere Keimruhemechanismen gleichzeitig auftreten können (VILLIERS und WAREING 1964), konnte auch in der vorliegenden Arbeit untermauert werden.
Eine angeborene Keimruhe von eher kurzer Dauer trat bei vielen von uns untersuchten Arten auf. Die meisten getesteten Arten aus den Familien der *Gramineae* und *Compositae* keimten besser und vor allem schneller nach einer kurzen Lagerung, als jene, die frisch geerntet wurden. Dieses Verhalten dürfte verhindern, dass die Samen kurz nach der Dispersion in einer

ungünstigen Jahreszeit keimen (RATCLIFFE 1961, NEWMAN 1963, GRIME 1981). Allerdings scheint diese Tendenz nicht konstant aufzutreten, wie einige unserer Versuche zeigten (SCHÜTZ und URBANSKA 1984).
Eine ***induzierte Keimruhe*** konnte in unseren Versuchen nur bei Experimenten mit Samen von *Achillea atrata* nachgewiesen werden. Es wird vermutet, dass die induzierte Keimruhe vor allem durch ungünstige Lichtverhältnisse ausgelöst wird, sei es weil die Samen im Boden vergraben sind oder weil sie an Orten mit dichter Vegetation liegen (WESSON und WAREING 1969 a,b, SILVERTOWN 1980).
Die ***aufgezwungene Keimruhe*** dürfte verhindern, dass die Samen in einer ungünstigen Jahreszeit keimen. Sie lässt sich in hohen alpinen Lagen vor allem gegen Ende der Vegetationsperiode feststellen und wird vermutlich durch Wassermangel und tiefe Temperaturen verursacht. In semiariden Gebieten wird sie ebenfalls durch Wassermangel, aber verbunden mit hohen Temperaturen, ausgelöst und verhindert die Keimung während der Trockenzeit.

Zusammenwirken von verschiedenen Keimruhemechanismen. Wie stark verschiedene Keimruhetypen miteinander verknüpft sein können, sollen einige ausgewählte Beispiele zeigen:
Samen von vielen alpinen Arten keimten unmittelbar nach der Schneeschmelze; während der restlichen Vegetationsperiode traten jedoch nur noch vereinzelt Keimlinge auf.
Samen von *Silene willdenowii* zeigten unter kontrollierten Bedingungen eine teilweise angeborene Keimruhe (vgl. SCHÜTZ 1983). Im Felde wurde die angeborene Keimruhe offenbar durch eine aufgezwungene überlagert, wahrscheinlich mangels Wasser. In der alpinen Stufe dürfte zu geringe Feuchtigkeit an vielen Standorten einer der Hauptgründe für eine aufgezwungene Keimruhe sein (BILLINGS und MOONEY 1968).
Samen von *Biscutella levigata* treten unter natürlichen Bedingungen nach der Aussaat in eine aufgezwungene Keimruhe. Nach einer Überwinterung

keimten sie sehr gut. Auch in Aussatversuchen von GASSER (1986) wurden die höchsten Keimungsraten ebenfalls immer im Frühsommer, unmittelbar nach der Schneeschmelze festgestellt. In unseren Untersuchungen stiegen die Keimungsraten von *Silene willdenowii* und *Biscutella levigata* jährlich jeweils kurz nach der Schneeschmelze an. Die Samen blieben also über mehrere Jahre im Boden keimfähig. Unter natürlichen Bedingungen dürften deshalb von beiden Arten mehrere Samengenerationen im Boden vorhanden sein (vgl. GASSER 1986). Unter kontrollierten Bedingungen wurde bei *Silene willdenowii* jedoch eine massiv schlechtere Keimungsrate bei zunehmendem Samenalter beobachtet. Es scheint, dass die Art der Lagerung (konstante Temperatur von 4° C, gegenüber Temperaturschwankungen in alpinen Böden) einen Einfluss auf die Keimfähigkeit hat. Vergleiche der Feldbeobachtungen mit Labordaten haben bewiesen, dass das Auftreten einer aufgezwungenen Keimruhe durch Feldversuche festgestellt werden muss.
Bei alpinen Taxa aus der Familie der *Compositae* scheint ein kompliziertes System von Keimruhemechanismen zu bestehen. Nach der Ausstreuung keimten die Samen von vielen Arten schlecht, während sich nach einer kurzen Lagerung die Keimung verbesserte (vgl. auch GRIME et al. 1981). Bei mehrjähriger Lagerung konnte jedoch in unseren Versuchen eine Senkung der Keimungsraten nachgewiesen werden. Unsere Feldbeobachtungen zeigten, dass die Samen unter natürlichen Bedingungen vor allem in der 1. Vegetationsperiode nach der Aussaat keimten. Eine induzierte Keimruhe könnte dafür teilweise verantwortlich sein. Wassermangel und die herrschenden Lichtverhältnisse (WIDELL und VOGELMANN 1985) dürften im Felde oft eine aufgezwungene Keimruhe auslösen. Nach Frühsommeraussaaten keimten Samen von mehreren *Compositae* jedenfalls kaum. Diese Keimruhemechanismen werden oft noch von einer anderen, angeborenen Keimruhe überlagert, bzw. ergänzt: Durch eine teilweise undurchlässige Samenschale (WEILENMANN 1980, SCHÜTZ 1983). Weitere Daten über das Keimverhalten von *Compositae* wären wünschenswert.
Typische Verhaltensmuster für alpine Pflanzen traten auch bei Arten aus der

Familie der *Gramineae* auf: Erhöhung der Keimung bei 6 - 15 Monate alten Samen, positive Reaktion auf die Entfernung der Spelzen und Skarifikation der Samenschale (WEILENMANN 1980, FOSSATI 1980, SCHÜTZ 1983), gute Keimung auch nach mehrjähriger Lagerung (URBANSKA 1986) und Erhöhung der Keimungsrate nach einer Gibberellinbehandlung (FOSSATI 1980, WEILENMANN 1980). Eine aufgezwungene Keimruhe mangels Wasser dürfte weniger verbreitet sein, da Samen von mehreren Arten spontan nach einer Frühsommeraussaat keimten.

Allgemein werden Samen von alpinen Pflanzen als langlebig betrachtet (MARK 1965, BILLINGS und MOONEY 1968). Nur vier, der von uns untersuchten Arten zeigten eine markante Abnahme der Keimung während einer 39-monatigen Lagerung, wobei nicht sicher ist, ob die Samen abgestorben oder in Keimruhe sind. Bei den Samen der anderen Arten blieb die Keimungsrate entweder konstant hoch, stieg während der Lagerung an oder nahm wenigstens nur leicht ab nach 39 Monaten. Ähnliche Tendenzen konnten auch von FOSSATI (1980) und WEILENMANN (1980) beobachtet werden. Es scheint also, dass Samen von Pflanzen, die oberhalb der Waldgrenze in verschiedenen geographischen Regionen vorkommen, eine ähnliche Lebensdauer haben.

Die Langlebigkeit der Samen ist wichtig für die Bildung einer Samenbank im Boden (GRUBB 1977, HARPER 1977, COOK 1980). Diese ist von grosser Bedeutung für die Populationsdynamik und die genetische Variabilität in einer Population (AMEN 1966, GRIME et al. 1981, AMRITPHALE et al. 1984). Hochalpine Schuttpflanzen sind offenbar fähig zur Bildung einer Samenbank. Es wäre von grossem Interesse, die Samenbank in Schutthalden zu untersuchen, da darüber keine Angaben bekannt sind.

Mögliche Ursachen für die verschiedenen Keimungsstrategien.

Die unterschiedlichen Keimungsstrategien von alpinen Pflanzen werden zweifellos von verschiedenen Faktoren verursacht. Teilweise lassen sich Unterschiede im Keimverhalten auf die Vielfalt von allgemeinen Standortsbedingungen zurückführen. So berichtet FOSSATI (1980), dass

Samen vieler Arten, die an Standorten mit kurzer Vegetationsperiode vorkommen, schnell und gut keimten. Nicht nur allgemeine ökologische Faktoren sondern auch beispielsweise die Mikrotopographie des Geländes, Feinerdegehalt und Wasserangebot beeinflussen das Keimverhalten (HARPER 1977, COOK 1979, FOSSATI 1980, ISLER 1981, BAZZAZ und SULTAN 1987). Auch biotische Faktoren wirken sich auf das Keimverhalten aus; in dichter Vegetation scheinen die Keimungsraten bei vielen Arten niedriger zu sein, als auf offenen Flächen. Viele Autoren vertreten die Auffassung, dass die Fortpflanzung durch Samen auf offenen Flächen erfolgsversprechend ist (FOSSATI 1980, CALLAGHAN und EMANUELSON 1985, GASSER 1986, MURRAY 1987). Der Zustand der Mutterpflanze und klimatische Faktoren, die während der Periode der Samenbildung auftreten, können auch das Keimverhalten beeinflussen (DICKENMANN 1982, URBANSKA und SCHÜTZ 1986). Unsere vergleichenden Versuche mit Samen von Arten, die einerseits im Garten, andererseits in der Natur geerntet wurden, bestätigen diese Aussage. Auch jährliche Unterschiede, die im Keimverhalten von Samen beobachtet wurden, die über mehrere Jahre hinweg immer den gleichen, natürlichen Populationen entnommen wurden, unterstützen diese Vermutung.

Die Herkunft des Saatgutes und die Lage der Untersuchungsflächen dürfte von grossem Einfluss auf das Keimverhalten sein. Bei Aussaaten von *Silene willdenowii* auf Serpentin (Herkunft der Samen aus Populationen von Serpentin) keimten beispielsweise nur wenige Samen (ZUUR-ISLER 1981). Samen aus Populationen von Serpentin scheinen schlechter zu keimen, als solche von Karbonat. Diese Unterschiede im Keimverhalten könnten auf die Bildung von edaphischen Rasen hinweisen. Ähnliche Beobachtungen wurden auch bei anderen alpinen Arten gemacht (WEILENMANN 1980, FOSSATI 1980, DICKENMANN 1982, SCHÜTZ und URBANSKA 1985, GASSER 1986).

Die Artenzusammensetzung des untersuchten Materials dürfte teilweise die Vielfalt im Keimverhalten verursachen. In der vorliegenden Arbeit wurden Arten aus 15 verschiedenen Familien untersucht. Nahverwandte Arten haben

während der Evolution oft ähnliche Anpassungsmechanismen entwickelt. So wiesen z.B. mehrere der in dieser Arbeit untersuchten Arten aus der Familie der *Compositae* und alle Taxa aus der Familie der *Leguminosae* eine einheitliche Samenanatomie und ein vergleichbares Keimverhalten auf. Unsere Ergebnisse bestätigten frühere Beobachtungen (URBANSKA et al. 1979, FOSSATI 1980, WEILENMANN 1980, ISLER 1981, SCHÜTZ 1983, URBANSKA und SCHÜTZ 1986).

Das Keimverhalten innerhalb einer systematischen Pflanzengruppe kann auch stark variieren. Dies wurde sowohl innerhalb einer Familie beobachtet (Familie der *Caryophyllaceae;* URBANSKA und SCHÜTZ 1986), wie auch innerhalb einer Gattung (Gattung *Carex;* AMEN und BONDE 1964, BOGENRIEDER 1974, FOSSATI 1976, ISLER 1981). Eine spezielle Bedeutung hat die intraspezifische Differenzierung in bezug auf das Keimverhalten (SCHÜTZ und URBANSKA 1984), weil mikroevolutionäre Vorgänge vermutet werden können.

Die Fluktuationen im Keimverhalten dürften durch die flexible Zuteilung von Ressourcen zugunsten der Fortpflanzung verursacht werden (Mc ARTHUR und WILSON 1967, LEE und BAZZAZ 1982). Diese Flexibilität könnte auch durch nicht konkurrenzbedingte Faktoren ausgelöst werden. Die Diversität und die Variabilität im Keimverhalten von alpinen Taxa, schmälern den Wert von isoliert untersuchten Proben. Die Länge der Vegetationsperiode bzw. der Zeitpunkt der Ernte, können für Unterschiede im Keimverhalten verantwortlich sein. So können z.B. zwei Samenproben, die nur wenige Tage oder Wochen nacheinander geerntet wurden, grosse Unterschiede im Keimverhalten aufweisen.

Aussaatentwicklung im Felde. Beobachtungen im Felde sind mit Fehlern behaftet. Oft können Keimlinge, die nach erfolgter Keimung sofort wieder absterben, nicht erfasst werden (SARUKHAN und HARPER 1973). Keimungsraten und Sterberaten sind deshalb wahrscheinlich grösser, als die beobachteten Daten vermuten lassen. Auch in unserer Arbeit dürfte vor

allem der Keimlings- und Jungpflanzen-Umsatz ("turnover") davon betroffen sein.

Silene willdenowii, Biscutella levigata und *Anthyllis alpestris* waren sehr erfolgreich bei Aussaten von unbehandeltem Samenmaterial. Die höchsten Keimungsraten wurden bei diesen drei Arten durch die tiefsten Sterberaten und die schnellste Entwicklung der Keimlinge und Jungpflanzen ergänzt. Im Vergleich zur Entwicklung von Individuen im Gewächshaus wurde die Wurzelbildung unter natürlichen Bedingungen stark gefördert. Wie gut sich die Individuen von *Silene willdenowii, Biscutella levigata* und *Anthyllis alpestris* etablieren konnten, zeigte sich daran, dass sie während der 3. bzw. 4. Vegetationsperiode nach der Aussaat bereits blühten. Bei *Biscutella levigata* konnten die experimentellen Populationen bereits durch das Auftreten von neuen Keimlingen, die aus Selbstaussaat stammten, verstärkt werden. Die Keimlinge waren in dichten Verbänden in der Nähe der Mutterpflanze gruppiert; ähnliche Beobachtungen hat GASSER (1986) geschildert. DICKENMANN (1980) fand bei *Ranunculus montanus* s.str. ebenfalls eine eingeschränkte Samenausbreitung. Auch bei *Epilobium alpinum* konnten wir dichte Keimlingsgruppen um die Mutterpflanze beobachten. Es scheint, dass bei einigen alpinen Arten die genetische Mobilität durch den kleinen Dispersionsradius eingeschränkt wird (vgl. aber HAMRICK 1987).

Die skarifizierten Samen von *Leguminosae*, keimten bei allen untersuchten Arten und auf beiden Substraten spontan nach der Aussaat im Frühsommer, schienen jedoch nur kurze Zeit im Boden haltbar zu sein. Nach einer Überwinterung keimten keine Samen mehr. Typisch war, dass praktisch alle Pflanzen, die eliminiert wurden, im ersten Winter eingingen. Winterverluste dürften vor allem auf Frost und Bodenbewegungen zurückzuführen sein (HEDBERG 1964, MARK 1965). Die Sommersterblichkeit ist nach BONDE (1968) auf die Austrocknung des Bodens zurückzuführen. Sie war bei den getesteten *Leguminosae* sehr niedrig und zeigte, dass kein Wassermangel bestand.

Die Jungpflanzenentwicklung der *Leguminosae* erfolgte auf den Karbonat-

flächen langsamer als auf Silikat. Die unterschiedlichen Sterberaten bewiesen, dass für einige Arten schlechte Etablierungsbedingungen herrschten. Auch die Überlebenden von Arten mit hoher Keimlingssterblichkeit schienen keine optimalen Entwicklungsmöglichkeiten zu haben. Möglicherweise sind diese Arten schlecht an offene Flächen angepasst (vgl. GIGON 1971, FOSSATI 1980).

Durch die Ergebnisse der Feldaussaaten konnten verschiedene Verhaltensmuster der experimentellen Populationen unterschieden werden. Folgende Prognosen können für die einzelnen Typen gemacht werden (vgl. S.121):

1. Der Typ BS wird durch *Biscutella levigata, Silene willdenowii* und *Anthyllis alpestris* bei Verwendung von unbehandelten Samen repräsentiert. Für diesen Typ kann ein weiteres Populationswachstum erwartet werden. Da sowohl *Biscutella levigata* als auch *Silene willdenowii* auf einer Fläche bereits in der 3. Vegetationsperiode nach der Aussaat in die generative Phase traten, darf in Zukunft mit weiteren aus Selbstaussaat stammenden Keimlingen gerechnet werden. Diejenigen Individuen, die bereits in der 3. oder 4. Vegetationsperiode stehen, sind gut etabliert und dürften kaum mehr dezimiert werden. Die Beobachtungen über weitere reproduzierende Individuen, die bei Abschluss unserer Feldbeobachtungen gefunden wurden, bestätigen diese Aussagen.

2. Der Typ Ls umfasst Arten aus der Familie der *Leguminosae*, deren Samen im Frühsommer skarifiziert ausgesät wurden. Da vor allem einjährige Jungpflanzen von der Selektion betroffen wurden, dürften die Bestände stabil bleiben. Ein Populationswachstum wäre erst möglich, wenn die generative Phase erreicht wird, was bei *Anthyllis alpestris* in der 4. Vegetationsperiode geschah. Die sich bereits gut entwickelnden neuen Samen lassen vermuten, dass die Samenbank im Boden durch Selbstaussaat verstärkt wird.

3. Der Typ AG wird durch *Achillea atrata* und *Gypsophila repens* vertreten. Die Entwicklung der experimentellen Populationen dürfte gleich

verlaufen, wie beim Typ Ls. Da aufgrund der Beobachtungen kaum mehr keimfähige Samen im Boden zu erwarten sind, scheint eine kurzfristige Zunahme der Individuenzahl unwahrscheinlich.

4. Der Typ DA wird durch *Dryas octopetala* und *Arabis alpina* repräsentiert. Falls weiterhin jährlich neue Samen keimen und die Populationen leicht anwachsen, könnte dieser Typ in Zukunft in den Aussaatflächen an Bedeutung gewinnen.

5. Der Typ LTT umfasst *Leontodon hyoseroides, Taraxacum alpinum* und *Trisetum distichophyllum.* Da Aufgrund der Beobachtungen kaum mehr keimfähige Samen im Boden erwartet werden können, scheint eine kurzfristige Zunahme der Individuenzahl unwahrscheinlich.

Das Verhaltensmuster im Felde scheint kaum von der taxonomischen Stellung der Arten abhängig zu sein. Ähnliche Beobachtungen hat auch TSCHURR (1987) über das individuelle Regenerationsverhalten von alpinen Pflanzen gemacht. Es ist anzunehmen, dass Lebensstrategien der Pflanzen weitgehend durch ökosystem-spezifische Faktoren beeinflusst werden.

Bedeutung der Ergebnisse für die biologische Erosionsbekämpfung in der alpinen Stufe. Daten über die Fortpflanzungsstrategien von alpinen Pflanzen sind wichtig im Hinblick auf die Erosionsbekämpfung in hohen Lagen. Die Zusammensetzung des Saatgutes entscheidet über Erfolg oder Misserfolg bei der Regenerierung von zerstörten Gebieten. Nach komerziellen Gesichtspunkten zusammengesetzte Samenmischungen haben trotz hohem Pflegebedarf selten die erwünschte Wirkung (CERNUSCA 1984, URBANSKA 1985). Nur an die alpinen Lebensbedingungen angepasste, land- und standortgerechte Arten können erfolgreich sein (URBANSKA 1985, URBANSKA und SCHÜTZ 1986, CARLSON 1986). Die Suche nach geeigneten Arten zur Entwicklung eines Saatgutes sollte sich nicht ausschliesslich auf Pioniere beschränken, da auf vom Menschen geschaffenen Schuttflächen oft nicht nur typische Schuttpflanzen anzutreffen sind (MEISTERHANS 1988).

Eine geeignete Saatmischung muss Samen von einheimischen Arten mit

verschiedenen Eigenschaften enthalten. Folgende Samentypen werden empfohlen:

1. Es sollten teilweise Samen vorhanden sein, die sofort ***nach der Aussaat keimen***; bei einer Frühsommeraussaat z.B. Samen vom Typ Ls. Bei Spätsommeraussaaten keimten Samen der Typen BS und LTT nach einer Überwinterung spontan und gut. Es zeigte sich, dass von später keimenden Samen viele in der Nähe dieser Pioniere keimten, bzw. sich etablieren konnten. Beobachtungen von RYSER (mdl. Mitt.) bestätigen, dass auf Ansaatflächen vorhandene Pflanzen nicht unbedingt einen negativen Einfluss auf die Etablierung von weiteren Keimlingen haben. Ein anderer Grund für das gehäufte Auftreten von Keimlingen könnte darin liegen, dass "safe-sites" unregelmässig über die Versuchsflächen verteilt waren.

2. Sehr gut geeignet wären im weiteren Arten, deren Samen ***über mehrere Jahre verteilt keimen***. So können eventuell auftretende Lücken im Bestand wieder geschlossen werden. Sehr gut geeignet wäre unser Typ BS. Gute Keimung über mehrere Jahre hinweg, geringe Sterblichkeit, schnelle Jungpflanzenentwicklung und Samenproduktion schon nach 3 Jahren zeichneten diesen Verhaltenstyp aus. Mit Einschränkungen könnte auch der Typ DA empfohlen werden, allerdings können nach lediglich vier jähriger Beobachtungszeit keine abschliessenden Prognosen gemacht werden und weitere Untersuchungen sind hier notwendig.

3. Empfehlenswert sind allgemein Arten, die zu ***starkem klonalem Wachstum*** neigen und sich deshalb vegetativ fortpflanzen können. Dadurch werden die grossen Risiken bei der Fortpflanzung durch Samen gemildert. Überhaupt könnte eine Kombination von Aussaat und Einpflanzen von einzelnen klonalen Modulen erfolgreich sein (URBANSKA 1985, URBANSKA et al. 1987, TSCHURR 1987, SPATZ 1987). Diese Ansicht scheint sich in jüngsten Feldversuchen unserer Gruppe zu bestätigen (URBANSKA mdl.).

Die von uns im Felde verwendeten CURLEX-Decken zum Schutz der Aussaaten, beeinflussten das Verhaltensmuster der untersuchten Arten. Es keimten zwar weniger Samen im Vergleich zu offenen Flächen, aber die

Sterberaten waren massiv tiefer, als auf offenen Flächen. Durch die CURLEX-Decken wurde ein neues "safe-site"-Mosaik geschaffen. Die schlechteren Lichtverhältnisse unter der CURLEX-Decke dürften ein wichtiger Grund für die tieferen Keimungsraten gewesen sein, da vor allem kleine Samen bei Dunkelheit oft eine ausgeprägte Keimruhe zeigen (KOLLER 1972, LEWIS 1973). Untersuchungen von FOSSATI (1976), GRIME et al.(1981) und GASSER (1986) zeigten, dass bei vielen alpinen Taxa Dunkelheit die Keimung negativ beeinflusst. Die unter den CURLEX-Decken vermutlich ausgeglicheneren Temperaturverhältnisse könnten ebenfalls einen Einfluss auf das Keimverhalten gehabt haben; in Ökosystemen mit kurzer Vegetationsperiode wird die Keimruhe oft erst durch relativ hohe Temperaturen gebrochen (MOONEY und BILLINGS 1961, AMEN und BONDE 1964, SAYERS und WARD 1966). Temperaturschwankungen, die auf offenen Flächen besonders gross sind, können die Keimung auslösen (THOMPSON und GRIME 1979).

Die Artendiversität war auf den CURLEX-Flächen grösser, als auf den offenen Flächen. Die dichte Faserstruktur fing Samen von nicht ausgesäten Arten ein und bot "safe-sites" zur Keimung und zur Etablierung. Es bestätigte sich, dass eine "safe-site" für die Keimung nicht mit einer für die Etablierung identisch sein muss (vgl. HARPER et al. 1965, HARPER und BENTON 1966, SHELDON 1974). "Safe-sites" müssen nicht nur die für die Keimung und Etablierung nötigen Elemente enthalten (HARPER 1977, COOK 1979), sondern auch ökosystem-spezifische Gefahren ausschliessen (URBANSKA und SCHÜTZ 1986). Mehrere Faktoren könnten für die günstigen Etablierungsbedingungen verantwortlich gewesen sein: Weniger Frost und Eisnadelbildung, Windstille, Stabilisierung der obersten Bodenschicht, geringere Auswaschung der Feinerde, ausgeglichene Temperaturverhältnisse, höhere Boden- und Luftfeuchtigkeit, Schutz vor Frass. Die Entwicklung der Jungpflanzen wurde dagegen leicht gehemmt, und die Pflanzen traten ein Jahr später in die generative Phase, als auf den offenen Flächen. Insgesamt erwies sich die CURLEX-Decke als sehr geeignet zur Regeneration von zerstörten Flächen in hohen alpinen Lagen, auch im

Vergleich zu anderen ingenieur-biologischen Verfahren zur Befestigung der Aussaaten. Weitere Untersuchungen an noch extremeren Standorten, als den in unserer Arbeit ausgewählten, wären notwendig für eine vollständige Erfassung der Eignung von CURLEX-Decken.
Überraschend war, dass die Aussaaten auf Karbonat viel erfolgreicher waren, als jene auf Silikat. Mögliche Gründe könnten sein: Höhere Lage und nördliche Exposition auf Silikat und Zusammensetzung des Saatgutes.
In der vorliegenden Arbeit wurden sowohl Frühsommeraussaaten, wie auch Spätsommeraussaaten durchgeführt. Frühsommeraussaaten haben den Vorteil, dass Wetterumschläge die Aussaaten nicht um ein Jahr verzögern können. Nachteile sind, dass nur wenige Arten nach der Aussaat spontan keimen können und dass die Samen bei der Aussaat schon mindestens ein Jahr alt sind. Nur Samenmaterial, dessen Keimfähigkeit auch durch längere Lagerung nicht beeinträchtigt wird, darf deshalb verwendet werden.
Spätsommeraussaaten können durch einen frühen Wintereinbruch verhindert werden. Vorteilhaft ist, dass Samen von vielen Arten nach einer Überwinterung gut keimen und das Saatgut weniger lang gelagert werden muss.

Unsere Ergebnisse zeigen, dass eine Regeneration von zerstörten Flächen in der alpinen Stufe unter günstigen Bedingungen möglich scheint bei Verwendung von einheimischem, standortsgerechtem Samenmaterial. Der ursprüngliche Zustand dürfte allerdings kaum wieder hergestellt werden können, da durch den menschlichen Einfluss eine ganz neue ökologische Situation geschaffen wurde (vgl. URBANSKA 1986, URBANSKA et al. 1987). Definitive Aussagen können jedoch erst nach weiteren Beobachtungen gemacht werden, da durch den Abbau der CURLEX-Decken auf diesen Flächen neue Standortsbedingungen entstanden sind, die sich auf die experimentellen Populationen auswirken könnten. Weitere hochalpine Arten sollten zudem auf ihr Verhalten geprüft werden, damit für die Entwicklung eines geeigneten Saatgutes ein breiteres Artenspektrum zur Auswahl steht. Versuche an extremeren Standorten sollten in zukünftigen Untersuchungen geplant werden.