

Einleitung

Objektyp: **Chapter**

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

Band (Jahr): **99 (1988)**

PDF erstellt am: **03.07.2024**

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.

1. EINLEITUNG

Fortpflanzung durch Samen und klonales Wachstum bei höheren Pflanzen. Fortpflanzung bei höheren Pflanzen umfasst sowohl sexuelle wie auch asexuelle Bildung von Nachkommen. Sie erfolgt einerseits durch Samen, andererseits durch verschiedene vegetative Prozesse. Jeder dieser Prozesse hat spezifische Folgen für die genetische Struktur und die demographischen Parameter der Population (WILLIAMS 1975). Wichtig scheint die biologische Funktion der Fortpflanzungseinheiten; ob diese sexuell oder asexuell gebildet werden, ist weniger massgebend (URBANSKA 1984).

Von Fortpflanzung kann erst dann gesprochen werden, wenn die Tochter- von der Mutterpflanze getrennt ist und als *physiologisch unabhängig* betrachtet werden kann (vgl. URBANSKA 1985). Bei der Fortpflanzung durch Samen ist dieser Vorgang klar erkennbar, vegetative Fortpflanzung ist jedoch sehr komplex. Bei Pflanzen, die spezialisierte Propagulen bilden, z.B. Brutzwiebeln bei *Polygonum viviparum* (vgl. z.B. URBANSKA 1985) oder Turionen bei *Spirodela polyrrhiza* (vgl. z.B. LANDOLT 1986) ist die Bildung von Nachkommen eindeutig festzustellen; falls jedoch die vegetative Fortpflanzung durch Fragmentation von Klonen erfolgt, ist die Unterscheidung zwischen klonalem Wachstum und eigentlicher Bildung von Nachkommen, vor allem im Felde, oft schwierig zu machen.

Neuere Ergebnisse zeigen, dass die voneinander getrennten Klonteile ein individuelles Verhaltensmuster aufweisen (HARTNETT und BAZZAZ 1985, URBANSKA et al. 1987); deshalb ist die Fragmentation von Klonen als ein Prozess der vegetativen Fortpflanzung zu betrachten. Beim klonalen Wachstum dehnt sich ein Genotyp räumlich aus, z.B. durch Bildung eines Horstes, die klonal gewachsenen Teile bilden aber *zusammen* eine physiologische Einheit. In der vorliegenden Arbeit wird der Begriff "Fortpflanzung" nach der Definition in URBANSKA (1985) verwendet.

Die Bildung von Fortpflanzungseinheiten wird durch die Konkurrenz von Nachbarpflanzen beeinflusst (HARPER 1961, 1967, WEINER 1982). So wurde z.B. bei *Biscutella levigata* von Dolomit ein Zusammenhang zwischen Vegetationsdichte und Samenertrag beobachtet (GASSER 1986): Der Samenertrag war auf Schutt am grössten, bei lückiger Vegetation kleiner und bei dichtem Bewuchs am geringsten. DOUGLAS (1981) konnte bei *Mimulus primuloides* in tiefen Lagen ein geringeres klonales Wachstum beobachten, welches durch Konkurrenz verursacht wurde. In mittlerer Lage wurde eine Zunahme des klonalen Wachstums beobachtet, da die Vegetation lückiger wurde. Allerdings ging bei *Mimulus primuloides* in hohen Lagen das klonale Wachstum wegen schlechteren klimatischen Bedingungen wieder zurück. In allen Höhenlagen wurden aber prozentual mehr Ressourcen zugunsten der vegetativen Fortpflanzung eingesetzt als zur Samenproduktion.

Mehrere Autoren behaupten, dass bei Pflanzen, die sich sowohl vegetativ wie auch durch Samen vermehren können, bei dichter Vegetation die Zuteilung von Ressourcen zugunsten der Fortpflanzung durch Samen verschoben wird, während bei kleinerer Vegetationsdichte mehr Energie zur vegetativen Fortpflanzung eingesetzt wird, weil diese lokal mit wenig Risiken verbunden ist (siehe z.B. ABRAHAMSON 1975, WILLIAMS 1975). In dichter Vegetation werden, verglichen mit einem Klon auf offener Fläche, weniger Blüten und Samen produziert, und zwar deshalb, weil die Bildung von vegetativen Strukturen eingeschränkt wird und so weniger blütentragende Stengel gebildet werden können. Die Anzahl Blüten pro Stengel bleibt konstant (SMITH 1983 a).

Wieviel Energie wenden Pflanzen für die Fortpflanzung auf, bzw. wie verteilen sie die Ressourcen, falls sie die Möglichkeit haben, sich sowohl vegetativ wie auch durch Samen zu vermehren? Auf offenen und gestörten Flächen ist die Sterblichkeit ausgewachsener Pflanzen gross, deshalb sollte mehr Energie zur Fortpflanzung verwendet werden als auf ungestörten, dicht bewachsenen Flächen, wo Keimlinge und Jungpflanzen kaum aufkommen können. Pflanzen von offenen Flächen ist es mangels

Konkurrenz möglich mehr Ressourcen ins Fortpflanzungssystem zu investieren (Mc ARTHUR und WILSON 1967, LEE und BAZZAZ 1982). Einjährige Pflanzen müssen ebenfalls mehr Ressourcen zur Fortpflanzung durch Samen verwenden als mehrjährige (HARPER 1967, BAZZAZ und REEKIE 1985), weil das die einzige Überlebensstrategie der Populationen ist.

Oft wurde versucht die Ressourcenverteilung energetisch zu bestimmen (siehe z.B. MOONEY und BILLINGS 1960, STRUIK 1965, HARPER und ODGEN 1970, ODGEN 1974, SCHAFFER 1974, SCHAFFER und SCHAFFER 1979, ARMSTRONG 1982). Die Definition eines geeigneten Masses ist problematisch. Die Biomasse als Mass für die Ressourcenverteilung kann zu Fehlern führen, weil Organe von mehrjährigen Pflanzen oft mehrere Funktionen haben (URBANSKA 1984). Die Biomasse muss auch nicht korreliert sein mit Kalorien- oder Nährstoffinvestition (ABRAHAMSON 1980). Oft sind die verfügbaren Literaturangaben eher schwierig zu interpretieren, weil kein Unterschied zwischen klonalem Wachstum und der eigentlichen Fortpflanzung definiert und die Terminologie sehr arbiträr verwendet wird. Deshalb werden hier nur zwei Beispiele zitiert.

Bei *Tussilago farfara* werden zwischen 3 und 8 % der Nettoproduktion zur Bildung von Samen aufgewendet, für das klonale Wachstum 3 bis 23 % (ODGEN 1974). Die edaphischen Bedingungen und die Vegetationsdichte haben einen geringeren Einfluss auf die Samenproduktion als auf das klonale Wachstum. Bei einjährigen *Compositae* werden 20 bis 30 %, im Durchschnitt 21 % der Nettoproduktion, für die Fortpflanzung aufgewendet (HARPER und ODGEN 1970), allerdings wird alles in die Bildung von Samen investiert. In diesen beiden Beispielen ist der Aufwand für die Fortpflanzung also etwa gleich gross.

Obwohl bei ausdauernden Pflanzen die Investition in die Produktion von Samen klein scheint, können die Kosten trotzdem diejenigen des klonalen Wachstums übersteigen, da sowohl Samenfrass wie auch die hohe

Keimlingssterblichkeit ihren Tribut fordern (CALLAGHAN und EMANUELSON 1985). Ausserdem keimen viele Samen nie und werden im Boden abgebaut.

Die sexuelle oder asexuelle Fortpflanzung durch Samen umfasst nicht nur Samenbildung sondern auch deren Verbreitung und Keimung sowie die Etablierung der Keimlinge; jede dieser Phasen ist mit grossen Risiken verbunden. So wird beispielsweise die Samenbildung oft direkt durch Pollenproduktion und Bestäubung beeinflusst. Nicht nur sexuelle, sondern auch pseudogame Arten sind von Pollenproduktion und Bestäubung abhängig, da bei den letztgenannten der Embryo zwar durch Parthenogenese entsteht, das Endosperm jedoch aus dem befruchteten Polkern (NOGLER 1984). Nur die autonom agamospermen Pflanzen, wie z.B. *Antennaria stolonifera* sind nicht von der Pollenproduktion abhängig (URBANSKA 1974, 1984).

Die Blüten- und in der Folge auch die Samenbildung werden stark von Umweltfaktoren beeinflusst. Dieser Einfluss ist deutlich erkennbar bei der Samenproduktion in ariden Gebieten, wo einjährige Pflanzen sensibel auf die Verteilung und Menge der Niederschläge reagieren. Je mehr Niederschlag fällt, desto höher ist die Anzahl der gebildeten Samen (KLENOW und RAYNAL 1983). Weitere wichtige Umweltfaktoren sind z.B. Tageslänge, Temperatur und Nährstoffangebot. Die Kosten zur Samenproduktion sind für die Mutterpflanze hoch (URBANSKA und SCHÜTZ 1986). So weisen z.B. bei vielen zweihäusigen Arten weibliche Individuen die grössere Sterblichkeit auf als männliche, und im Jahr, welches auf die Fruktifikation folgt, ist ihr Wachstum beschränkt (MEAGHER und ANTONOVICS 1982). Allerdings kann die Selektion in Populationen auch die weiblichen Pflanzen bevorzugen, z.B. bei *Rumex acetosa* und *Rumex thyrsiflorus*, wo in der Keimlings- und Jungpflanzenphase mehr männliche Individuen eliminiert werden (ZARZYCKI und RYCHLEWSKI 1972). Bei *Lotus corniculatus* wird die Blüten- und Samenbildung wie auch die Anzahl Aborte bei jungen Früchten, durch die Ressourcen reguliert, welche der Mutterpflanze zur

Verfügung stehen. Die Anzahl Samen pro Schote und die Samengrösse sind ebenfalls korreliert mit dem Angebot an Ressourcen, allerdings nicht signifikant (STEPHENSON 1984). Allgemein kann also gesagt werden, dass die Samenproduktion einerseits direkt durch klimatische Faktoren, andererseits indirekt durch die Fitness der Mutterpflanze beeinflusst wird (vgl. URBANSKA und SCHÜTZ 1986).

Die Dichte der Populationsstruktur beeinflusst die Bestäubung positiv, fördert aber gleichzeitig Schädlinge (HEITHAUS et al. 1982). Die Samenproduktion kann beeinflusst werden durch Knospenfrass, Zerstörung der Pollensäcke oder Frass der Samenanlage (BREEDLOVE und EHRLICH 1968, 1972). Auch nach der erfolgreichen Samenentwicklung wird oft ein grosser Prozentsatz der Samen durch Herbivoren vernichtet (HEITHAUS et al. 1982).

Arten, welche in Dauer- oder Klimaxgesellschaften vorkommen, bilden genetisch bedingt, oft grössere Samen als Arten, die typische Pioniere sind (SMITH 1983b, FOSTER und JANSON 1985). Keimlinge und Jungpflanzen von Arten mit kleinen Samen können sich bei zweijährigen Unkräutern nur auf vegetationsfreien Flächen etablieren. Arten, die grössere Samen produzieren, reagieren weniger empfindlich auf die Dichte der Vegetation (GROSS 1982). Gebirgssippen bilden im Vergleich zu verwandten Tieflandsippen im allgemeinen ebenfalls grössere Samen (LANDOLT 1967). Je grösser die Samen sind, desto höher ist die Wahrscheinlichkeit, dass eine erfolgreiche Keimung und Etablierung eintritt (WERNER 1977, 1979). Eine Korrelation zwischen Samengrösse und Umwelt ist wahrscheinlich (SOLBRIG 1980). Es scheint aber, dass ein Kompromiss zwischen Anzahl und Grösse der Samen und Fitness der Mutterpflanze entscheidend für den Fortbestand einer Population ist (SMITH 1975). Die obigen Angaben zeigen wie komplex eine erfolgreiche Fortpflanzung durch Samen ist und wie stark sie mit dem gesamten Ökosystem vernetzt ist.

Viele Autoren sind der Auffassung, dass die Fortpflanzung durch Samen bei ungünstigen klimatischen Bedingungen zugunsten der vegetativen

Fortpflanzung abnimmt (BILLINGS und MOONEY 1968, BLISS 1971), wobei auch hier häufig zwischen klonalem Wachstum und eigentlicher Fortpflanzung nicht unterschieden wird. Auf offenen Flächen und bei lückiger Vegetation ist aber bei alpinen Arten die Fortpflanzung durch Samen erfolgreich (FOSSATI 1980, CALLAGHAN und EMANUELSON 1985, GASSER 1986). Auch im hohen Norden pflanzen sich die zahlreichen Angiospermen erfolgreich durch Samen fort (MURRAY 1987).

Die Palette von Bedingungen, welche die Keimung und die Etablierung eines Keimlings fördern und/oder ermöglichen, wird "safe-site" genannt (HARPER et al. 1970, COOK 1979). Die Grösse und die Gestalt eines Samens können das Aussehen einer artspezifischen "safe-site" bestimmen. Viele andere Parameter kommen dazu: Mikrotopographie des Geländes, Feinerdegehalt, Nährstoffangebot, Boden- und Luftfeuchtigkeit, Lichtintensität und Temperatur (HARPER 1977, COOK 1979). Nachbarpflanzen haben ebenfalls einen Einfluss auf die "safe-site" (McCONNAUGHAY und BAZZAZ 1987), dieser muss jedoch nicht immer negativ sein. Die Bedingungen, welche für die Etablierung entscheidend sind, variieren von Art zu Art. Optimale Keimbedingungen und optimale Etablierungsbedingungen können ebenfalls verschieden sein. Die Artzusammensetzung und die Arthäufigkeit in einem Habitat werden durch das Mosaik der "safe-sites" bestimmt (HARPER et al. 1965, HARPER und BENTON 1966, SHELDON 1974). Es scheint uns, dass "safe-sites" nicht nur die für die Samenkeimung und die Etablierung der Pflanzen nötigen Elemente beinhalten müssen, sondern auch Risiken ausschliessen sollen. Ökosystem-spezifische Gefahren müssen deshalb ebenfalls in ein "safe-site" - Konzept miteinbezogen werden (URBANSKA und SCHÜTZ 1986).

Keimruhe. Bei der Fortpflanzung durch Samen muss der Keimruhe besondere Aufmerksamkeit geschenkt werden. Durch die Definition, dass Keimruhe dann vorhanden ist, wenn der Same trotz günstigen Bedingungen nicht keimt, ergeben sich zwei Keimruhetypen: *Primäre* und *sekundäre*

Keimruhe (EVENARI 1956). Bei der primären Keimruhe wird die Keimung wegen der Samenstruktur oder wegen chemischen Mechanismen verhindert. Bei der sekundären Keimruhe wird durch ungünstige äussere Bedingungen eine Keimruhe ausgelöst. VILLIERS (1972) bezieht einen weiteren Fall ein: Die Quieszenz. Wegen ungünstigen Umweltbedingungen wird dabei die Keimung vorübergehend unterdrückt. HARPER (1977) spricht von "innate", "induced" und "enforced" dormancy (*angeborene, induzierte* und *aufgezwungene* Keimruhe).

Die Keimruhe hat eine grosse Bedeutung für die Populationsdynamik und die genetische Variabilität in der Population. Nach Ansicht von mehreren Autoren zeigen erfolgreiche Arten, die in einem Habitat weit verbreitet und häufig sind, meist eine ausgeprägte Keimruhe (AMEN 1966, GRIME et al. 1981, AMRITPHALE et al. 1984). Da sich die Selektion häufig am stärksten bei Keimlingen und Jungpflanzen auswirkt, bestimmen nach Ansicht vieler Autoren unterschiedliche Überlebensraten der Keimlinge die Häufigkeit einer Art, bzw. bei der Unfähigkeit der Keimlinge sich zu etablieren, deren Verbreitungsgrenze (z.B. BLISS 1971, HAWTHORN und CAVERS 1976, COOK 1979).

Die Keimung erfolgt oft lichtabhängig (vgl z.B. GRIME et al. 1981). Samen, die an der Erdoberfläche liegen, sind häufig bevorteilt gegenüber solchen, die von Material überdeckt sind, auch dann, wenn die begrabenen Samen potentiell eine dicke Bodenschicht durchstossen könnten (NAYLOR 1985). Kleine Samen, die leichter in tiefe Bodenschichten geschwemmt werden können, zeigen deshalb meist eine ausgeprägte Keimruhe und eine lange Lebensdauer (KOLLER 1972, LEWIS 1973). Samen von Arten, die in geschlossener Vegetation wachsen, zeigen oft eine Abhängigkeit der Keimung von der Zusammensetzung des Lichtes. Da der hellrote Spektralbereich durch die Blattschicht der vorhandenen Vegetation ausgefiltert wird, erfolgt die Keimung nur bei einem hellroten Lichtanteil. Die Lichtzusammensetzung zeigt an, ob eine Lücke in der Vegetation entstanden und deshalb die Etablierungschance des Keimlings vergrössert ist

(SMITH 1973, KING 1975, ANGEVINE 1979). Vor allem Pflanzen aus den Familien der *Compositae* und *Cyperaceae* scheinen selten bei Dunkelheit zu keimen (GRIME et al.1981).

Auch grosse Temperaturschwankungen können bei vielen Arten die Keimruhe brechen. Da Temperaturunterschiede auf offenen Flächen grösser sind als in geschlossenen Beständen, kann auch so ein für die Etablierung günstiger Zeitpunkt ausgenutzt werden (THOMPSON und GRIME 1983). Allerdings dürften, z.B. am Ende der Vegetationsperiode, die Temperaturverhältnisse oft auch eine Keimruhe auslösen (BASKIN und BASKIN 1971).

Bei vielen Arten lässt sich eine bessere Keimung nach einer Lagerung der Samen nachweisen, vor allem bei Holzpflanzen und Einjährigen (GRIME et al. 1981). Eine Nachreifezeit ist dann nötig, wenn der Embryo klein oder noch nicht ausdifferenziert oder wenn er physiologisch inaktiv ist. Samen von *Carex flava* weisen z.B. eine 5- bis 9- monatige angeborene Keimruhe auf. In dieser Zeit werden bei schwankenden Temperaturen im Endosperm vorhandene Lipide in Stärke umgewandelt (SCHMID 1984).

Oft ist auch die für Flüssigkeit und Gase undurchlässige Samenschale für die Keimruhe verantwortlich. HARPER et al. (1970) zeigen, dass eine Selektion bezüglich Langlebigkeit der Samen oft mit einer Verkleinerung des Samens und mit einer Verdickung der Samenschale einhergeht. Zahlreiche *Leguminosae* bilden sogenannte harte Samen mit einer undurchlässigen Samenschale aus (vgl. z.B. GRIME et al.1981).

Da für die Etablierung der Jungpflanze eine möglichst lange Vegetationsperiode von Vorteil ist, ist eine schnelle Keimung nach Ende des Winters erwünscht. Eine angeborene Keimruhe kann deshalb auch durch eine Kälteperiode rückgängig gemacht werden (BASKIN und BASKIN 1971).

Gerade in der alpinen oder in der subarktischen/arktischen Tundra ist die Vegetationsperiode besonders kurz. In diesen Ökosystemen wird aber die Keimung nicht durch eine Kälteperiode sondern erst durch relativ hohe

Temperaturen ausgelöst (MOONEY und BILLINGS 1961, AMEN und BONDE 1964, SAYERS und WARD 1966), d.h., die Samen können erst im Sommer, der auf die Dispersion folgt, keimen. Oft ist nicht eine angeborene Keimruhe dafür verantwortlich, dass die Samen nicht keimen, sondern eine aufgezwungene, z.B. aufgrund von tiefen Temperaturen oder mangels Wasser (AMEN 1966). Die angeborene und vor allem die induzierte Keimruhe werden gegen Ende der Vegetationsperiode von der aufgezwungenen Keimruhe überlagert und sind unter Feldbedingungen schwer nachweisbar. Unter Laborbedingungen können Faktoren, welche eine aufgezwungene Keimruhe bewirken, z.B. Wassermangel oder Lichtintensität, ausgeschaltet werden. Eine angeborene oder induzierte Keimruhe kann deshalb gut beobachtet werden. Oft scheint bei alpinen Taxa die angeborene Keimruhe unter Laborbedingungen für eine niedrige Keimungsrate verantwortlich zu sein, da die induzierte Keimruhe in der alpinen Stufe, insbesondere an trockenen Standorten, wahrscheinlich weniger verbreitet ist. Bedeutender dürfte dieser Keimruhetyp an Nassstandorten und bei einjährigen Arten sein (KARSSON 1980/81).

Keimverhalten und Jungpflanzenentwicklung bei alpinen Pflanzen. Bei Arten, die in der alpinen Stufe vorkommen, treten verschiedene Keimruhetypen auf. Die Undurchlässigkeit der Samenschale für Flüssigkeiten und/oder Gase ist weit verbreitet, z.B. bei sämtlichen *Leguminosae* (FOSSATI 1976, 1980, URBANSKA et al. 1979, URBANSKA und SCHÜTZ 1986, WEILENMANN 1980, 1981, ZUUR - ISLER 1981, 1982, SCHÜTZ 1983). Eine Beschädigung der Samenschale führt in diesem Fall zu schneller Keimung.

Ein weiterer häufiger Fall ist der, dass der Embryo bei der Trennung der Samen von der Mutterpflanze noch nicht voll ausgebildet oder noch sehr klein und vom Endosperm umhüllt ist. Eine Behandlung mit Gibberellinsäure kann dann die Keimruhe durchbrechen oder die Keimungsrate erhöhen

(z.B. KALLIO und PIROINEN 1959, MÜLLER 1977, FOSSATI 1980, DICKENMANN 1982).

Oft sind diese beiden Keimruhetypen kombiniert vorhanden. Bei vielen Arten bringt deshalb eine kombinierte Samenvorbehandlung die grössten Keimungserfolge (z.B. WEILENMANN 1980, SCHÜTZ 1983).

Allerdings kann manchmal die Keimruhe mit den oben beschriebenen Vorbehandlungsmethoden nicht gebrochen werden, z.B. bei *Ligusticum mutellina* und *Ligusticum mutellinoides* (WEILENMANN 1980, SCHÜTZ 1983). Samen von diesen beiden Arten dürften erst nach mindestens zwei Jahren im Boden keimen (STEBLER und SCHRÖTER 1889).

Die *Leguminosae*, die alle einen ähnlichen Keimruhetyp aufweisen, sind, was das Verhalten einer ganzen Familie betrifft, eine Ausnahme. Andere Familien weisen meist verschiedene Keimverhaltenstypen auf. So kommen zum Beispiel in der Familie der *Caryophyllaceae* einige Arten ohne Keimruhe vor; andere Arten weisen aber eine totale Keimruhe auf, sei es wegen einer undurchlässigen Samenschale und/oder wegen einem inaktiven oder rudimentären Embryo (URBANSKA und SCHÜTZ 1986). Oft variiert das Keimverhalten auch von Jahr zu Jahr, von Population zu Population und sogar auf derselben Pflanze (FOSSATI 1980, WEILENMANN 1980). Diese Angaben aus dem europäischen Alpenbereich sind vergleichbar mit Ergebnissen aus den Rocky Mountains (PELTON 1956, AMEN 1965, 1967, BONDE 1965a,b).

Eine erfolgreiche Keimung bedeutet noch lange nicht, dass der neue Genotyp sich auch etablieren und in die Population eingliedern kann. Darum ist es wichtig, nicht nur das Keimverhalten zu untersuchen, sondern auch die Jungpflanzenentwicklung zu studieren. Bei Arten, die auf verschiedenen Substraten vorkommen, konnten durch die Beobachtung der Keimung und Jungpflanzenentwicklung edaphische Rassen nachgewiesen werden, z.B. bei *Ranunculus montanus*, *Biscutella levigata* und *Lotus alpinus* (FOSSATI 1980, WEILENMANN 1980, DICKENMANN 1982, GASSER 1986). Die gleichen Beobachtungen konnten bei dem sich apomiktisch fortpflanzenden

Taraxacum alpinum gemacht werden (SCHÜTZ und URBANSKA 1985). Wichtig ist die Untersuchung der Jungpflanzenentwicklung auch bei Verwendung von Pflanzenhormonen zur Verbesserung der Keimung, da die Keimung zwar stimuliert, Keimlinge und Jungpflanzen jedoch oft stark geschädigt werden (Kap. 4.1.2.2, S. 73).

Günstige Keimungsbedingungen sind in der alpinen Stufe der Rocky Mountains nur für kurze Zeit unmittelbar nach der Schneeschmelze vorhanden. Während des grössten Teils der restlichen Vegetationsperiode wird die Keimung mangels Feuchtigkeit verhindert (BILLINGS und MOONEY 1968). Auch in den Schweizer Alpen keimen Samen gehäuft wenige Tage nach der Schneeschmelze (FOSSATI 1980, SCHÜTZ 1983, GASSER 1986). Die Überlebensraten von früh keimenden Pflanzen sind höher, da die Jungpflanzen während der ganzen folgenden Vegetationsperiode Zeit haben, sich zu etablieren. Keimlinge, die erst im Spätsommer keimen, dürften grösstenteils den Winter nicht überleben. Die Sterberaten von Jungpflanzen sind in der alpinen Stufe ausgesprochen hoch. Während im Sommer die Pflanzen nur selten Trockenheit ausgesetzt sind, nimmt die Sterblichkeit gegen Herbst und im Winter massiv zu. Die Frostwirkung, die zur Entwurzelung der Pflanzen führen, bzw. Keimlinge und Jungpflanzen beschädigen kann und die physiologische Austrocknung des Bodens sind dafür verantwortlich (BLISS 1971, MILES 1973).

Die Keimlingssterblichkeit widerspiegelt häufig Selektionsvorgänge. Sie ist oft hoch, weil die Selektion von ganz jungen Pflanzen für die Population Vorteile bietet, da Ressourcen gespart werden und die überlebensfähigen Pflanzen nicht durch schlecht angepasste konkurrenziert werden können. Deshalb treten Adaptationen, z.B. in der alpinen Vegetationsstufe, häufig schon in der Keimungs- und frühen Lebensphase auf. Für alpine Ökosysteme sind zum Teil andere Faktoren entscheidend als zum Beispiel für subalpine Ökosysteme. Eine hierarchische Ordnung der Risiken, die durch eine "safe-site" oberhalb der Waldgrenze minimiert werden müssen, sind mit abnehmender Bedeutung: Frost und Eisnadelbildung, Windeinfluss,

Bodenfluss, Temperaturschwankungen an der Erdoberfläche und Beweidung (URBANSKA und SCHÜTZ 1986).

Auf alpinen Schutthalden kommt zu den allgemein harten Lebensbedingungen noch die Beweglichkeit des Schuttes dazu, der einer Besiedlung durch Pflanzen im Wege steht. Auch auf Ruhschutt können Bewegungen der obersten Schuttschichten durch Regen oder Tritt ausgelöst werden. Die Feinerdeverteilung ist ein weiterer wichtiger Faktor für die Besiedlung. Die Feinerde dient sowohl als Nährsubstrat wie auch der Wasserversorgung. Feinerde, die durch Wind verbreitet wird und sich auf einer Schutthalde ansammelt, wird durch Wasser rasch in die Tiefe geschwemmt.

Besonders an der Spitze von Schuttkegeln kann mit dem Regenwasser, das durch die Steinschlagrinnen von oberhalb der Felsen gelegenen Orten kommt, eine beträchtliche Menge Feinerde abgelagert werden. Auch der Fuss der Schuttkegel ist im allgemeinen feinerdereicher als der Rest des Kegelmantels, da durch versickerndes Wasser dauernd ein talwärts gerichteter Feinerdetransport stattfindet. Diese Regionen können dadurch auch mehr Wasser zurückhalten. So unterscheidet sich die Vegetation hier oft vom Rest des Schuttkegels durch hohen Wuchs und üppig entwickelte Blätter. *Doronicum grandiflorum* und *Cirsium spinosissimum* sind zwei typische Vertreter dieses Standortes. Beide Arten kombinieren offenbar die Fortpflanzung durch Samen mit einem starken klonalen Wachstum und vegetativer Fortpflanzung (SOMSON 1984, TSCHANDER, in Vorb.).

Schuttpflanzen besitzen spezielle Wuchsformen, welche vor Beschädigung und Verschüttung schützen (RAUNKIAER 1910, SCHRÖTER 1926, SOMSON 1984). Das Wurzelwerk ist bei Schuttpflanzen oft sehr umfangreich (HESS 1909, WEAVER 1919). Die Entwicklung von langen Wurzeln wurde bereits bei Keimlingen und Jungpflanzen beobachtet (URBANSKA 1986). Dadurch kann sich die Pflanze gut verankern und auch weit auseinanderliegende Feinerdehäufchen nutzen. Wegen dieses ausgedehnten Wurzelwerkes leiden Schuttpflanzen offenbar selten unter Wasserstress (PISEK et al 1935, GAMS 1942, ZOETTL 1951). Viele

Schuttarten bilden auffallend kahle, saftige Blätter, während Sukkulenz und stärkere Behaarung weniger häufig sind.

Die Möglichkeit des klonalen Wachstums und der vegetativen Fortpflanzung gewinnt an Bedeutung, wenn die Produktivität aus irgendeinem Grund gering ist (MOONEY und BILLINGS 1961), in den Alpen also mit zunehmender Meereshöhe. Bei lückenhafter Vegetation, z.B. auf Schutt oder auf vom Menschen geschaffenen Flächen wie Skipisten, ist die Bedeutung der Ausbreitung durch Samen grösser als in dichten Rasenflächen (FOSSATI 1980, GASSER 1986). Einige Angaben lassen vermuten, dass eine Art bei Veränderungen der äusseren Bedingungen auch ihre Strategie ändern kann (Mc ARTHUR und WILSON 1967, PIANKA 1970). Allerdings gibt SÖYRINKI (1954) mehrere Schuttarten an, denen die Möglichkeit für ein klonales Wachstum fehlt, z.B. *Crepis terglouensis*, *Hutchinsia alpina*, *Linaria alpina* und *Moehringia ciliata*. Für alpine Pflanzenarten könnte deshalb sowohl die eine wie auch die andere Fortpflanzungsstrategie, bzw. die Kombination beider, eine Möglichkeit sein, sich zu behaupten.

Daten über die Fortpflanzungsstrategien von alpinen Pflanzen und insbesondere über die Fortpflanzung durch Samen bei Schuttpflanzen sind von grosser Bedeutung im Hinblick auf die biologische Erosionsbekämpfung. Seit den olympischen Spielen in Innsbruck 1964 wird in immer grösserem Massstab planiert. Allein im Tirol sind über der Waldgrenze beinahe 2000 ha Land teilweise irreversibel geschädigt. In der Gemeinde Axams sind zum Beispiel 11,8 % der Almflächen planiert (CERNUSCA 1984). Ähnlich sind die Verhältnisse in den grossen Schweizer Tourismuszentren Flims-Laax (MOSIMANN und LUDER 1980) oder Davos (MEISTERHANS 1977, 1988).

Veränderungen der Vegetation, Abnahme der Artenzahl, bzw. Schwächung einzelner Pflanzen, können selbst auf nicht planierten Skipisten nachgewiesen werden (HOFER 1981, SCHAUER 1981, MEISTERHANS- KRONENBERG und KRÜSI 1986). Noch viel drastischer präsentiert sich die Situation

auf grossflächig planierten Flächen. An zentraler Stelle steht dabei die Zerstörung des gewachsenen Bodens. Die Humusaufgabe geht meist vollständig verloren und damit die dort gespeicherten Nährstoffreserven. Feinerdehorizonte werden zerstört, der Tongehalt im Boden nimmt ab und damit auch die Fähigkeit zur Nährstoff- und Wasserspeicherung. Auch unberührte Nachbarflächen werden durch Abtrag tangiert. Die Vegetation wird praktisch vollständig zerstört und eine Wiederbesiedlung wird erschwert oder verunmöglicht, weil mögliche Standorte zerstört und das Mikroklima stark verändert ist (MOSIMANN 1981, 1983, HÜNERWALD und RÜSCH 1982, SCHWARZENBACH 1982).

Da die Umweltbedingungen in der alpinen Stufe zu den härtesten überhaupt gehören, können Ansaaterfolge nur dann erwartet werden, wenn Samen von Pflanzen verwendet werden, die aus alpinen Ökosystemen stammen (URBANSKA 1986). Leider werden bei den heute üblichen kommerziellen Wiederbegrünungsverfahren Samen von Arten verwendet, die zwar in grosser Zahl und zu günstigen Konditionen auf dem Markt erhältlich, aber nicht standortgerecht sind. Diese Arten sind weder an das niedrige Nährstoffangebot, noch an die tiefen Temperaturen und die kurze Vegetationszeit angepasst. Durch hohe Düngergaben und intensive Pflege können zwar kurzfristige Erfolge erzielt werden (CERNUSCA 1984), auf lange Sicht bleiben jedoch kommerziell angesäte Flächen meist vegetationslos, vor allem in hohen alpinen Lagen. Nur standortgerechte, einheimische Arten sind fähig, sich dort zu etablieren.

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit dem Keimverhalten und der Jungpflanzenentwicklung von alpinen Arten. Ihr Ziel ist, nicht nur Lebensstrategien hochalpiner Taxa besser zu erfassen, sondern auch anwendungsorientierte Aspekte der biologischen Erosionsbekämpfung oberhalb der Waldgrenze zu erforschen.