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

Herausgeber: Geobotanisches Institut, Stiftung Rübel (Zürich)

Band: 108 (1992)

Artikel: Experimentelle Untersuchungen über das Regenerationsverhalten bei alpinen Pflanzen = Experimental studies on the regenerative behaviour of alpine plants

Autor: Tschurr, Floris Reto

Kapitel: 1: Einleitung

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-308972

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: 02.07.2025

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

1. EINLEITUNG

1.1. REGENERATION BEI PFLANZEN: BEGRIFFE, PROBLEMSTELLUNG

Der Begriff "Regeneration bei Pflanzen" wurde und wird in der Literatur meistens einseitig verwendet und sehr verschieden interpretiert. Eine der Schwierigkeiten für einen umfassenden Gebrauch liegt in der fehlenden Unterscheidung zwischen Wachstum und Fortpflanzung. So verwendete GRIME (1979) beispielsweise Regeneration synonym mit Fortpflanzung. Auch GRUBB (1977) verband Regeneration mit Fortpflanzung und führte den Begriff der Regenerationsnische ein, mit der er die ökologischen Verhältnisse meinte, die nach dem Absterben eines Individuums einem neuen Individuum zur Verfügung stehen. HARPER (1977) hingegen konzentrierte sich auf die Regeneration einzelner Pflanzen nach deren Beschädigung. Er untersuchte die Regeneration nach der Verletzung von Kambiumgewebe bei Bäumen oder jene nach Blattentfernung bei Kräutern und Gräsern. TOMLINSON (1974) nannte Meristemerneuerungen regenerativ, wenn sie der Erhaltung dienten und limitiert wuchsen, im Gegensatz zur Fortpflanzung, die seines Erachtens ein proliferativer Prozess ist.

Eine umfassendere Definition, die die vorgenannten einschliesst, liefert URBANSKA (1992). "Regeneration ist ein biologischer Ersatzprozess, der auf der natürlichen Wiedererzeugung verlorener Teile beruht." Darunter fallen sowohl Fortpflanzungsvorgänge wie der Ersatz eines reifen Individuums durch ein neues reifes Individuum der nächsten Generation durch sexuelle oder asexuelle Mechanismen, als auch Wachstumsprozesse wie die Bildung neuer Gewebe und Organe nach einer Beschädigung bzw. der Ersatz der beschädigten Gewebe und Organe. Damit wird der Regeneration als fundamentalem, auf allen Stufen der biologischen Organisation auftretendem Prozess, Rechnung getragen. Die vorliegende Arbeit richtet sich nach dieser breitgefassten Definition.

Die unterschiedliche Behandlung von Regenerationsprozessen in der Literatur hängt zumindest teilweise mit den uneinheitlichen Ansichten über das Konzept des Individuums bei Pflanzen zusammen. In der vorliegenden Arbeit wurde aus praktischen Gründen auf das Konzept des biologischen Individuums abgestützt (URBANSKA 1985, 1989): Ein biologisches Individuum ist ein

strukturell einheitlicher, physiologisch selbständiger Organismus sexueller bzw. asexueller Herkunft.
Regeneration tritt einerseits als Komponente eines normalen Lebenszyklus auf, andererseits kann sie durch eine Beschädigung einer einzelnen Pflanze oder einer Population in Gang gesetzt werden. Die Erfassung von Regenerationsprozessen ist entsprechend kompliziert.
Meine Untersuchungen beschränkten sich auf die in der Natur häufig vorkommende Regeneration nach Beschädigung von Pflanzenteilen. Innerhalb dieses Bereiches wurden hauptsächlich Wachstumsprozesse von oberirdischen Strukturen klonal wachsender Pflanzen beobachtet, die demographisch ermittelt werden konnten. Es ging also um Prozesse, die auf Individuumsstufe in Erscheinung treten.
Folgende Fragen bildeten den Rahmen für die Konzeption der Versuche und repräsentieren gleichzeitig die Problemstellung:
Kann eine Beschädigung das Wachstum einer Pflanze stimulieren, sind damit Veränderungen in der Populationshierarchie zu erwarten? Laufen Regenerationsprozesse nach einem fixen Muster bzw. Signal ab oder treten sie plastisch auf, je nach Kombination der auslösenden Faktoren oder Konstitution der Pflanze? Wird der Regenerationsvorgang aus gespeicherten Reserven gespiesen oder wird er spontan, durch laufende Vorgänge, eingeleitet und unterstützt? Wenn er aus Reserven unterstützt wird, müsste es ein maximales Regenerationspotential geben. Stirbt dann die Pflanze, wenn es ausgeschöpft ist? Ist Regeneration eine obligate oder eine alternative Überlebensstrategie für jede Pflanze? Kann wahlweise oder gleichzeitig auf Individuums- und Populationsstufe regeneriert werden? Zentrale Bedeutung kommt der Frage zu, wie stark das Regenerationspotential genutzt werden könne.
Beschädigungen wurden unter anderem simuliert durch Klonierungen, d.h. dem Abtrennen vegetativer Einheiten eines Individuums. Das regenerative Wachstum von 19 Pflanzenarten ist in zehn verschiedenen Experimenten im Gewächshaus, in der Klimakammer und im Feld anhand des Rametzuwachses nach Beschädigung ermittelt worden.

1.2. REGENERATION AUF VERSCHIEDENEN STUFEN DER BIOLOGISCHEN ORGANISATION

Einige Aspekte der Regeneration treten beiläufig auf, bei Bäumen etwa als

Austreiben der Knospen im Frühling. URBANSKA (1992) ordnet diese Art von Regeneration der Fluchtstrategie von Pflanzen zu, die determiniert ist und ein Ausweichen gegenüber Stressfaktoren erlaubt. Im Gegensatz dazu betrachtet sie die Regeneration, die zur Bewältigung von Verlusten auf Individuum- und Populationsstufe dient als Teil der Toleranzstrategie.
Zur Erfassung der Regeneration vor allem auf Individuumebene ist eine zuverlässige Einheit gesucht. Für klonal wachsende Pflanzen scheint die Situation besonders komplex zu sein. Bei Untersuchungen der Regeneration nach Beschädigungen bieten sich morphologisch-phänologische Beobachtungen an, verändert doch eine Beschädigung das Biomasse-Verteilungsmuster der gesamten Pflanze (LUBBERS und LECHOWICZ 1989).
Im folgenden werden einige regenerative Vorgänge auf den verschiedenen Stufen der biologischen Organisation kurz aufgezeigt. Die einzelne Aufzählung darf nicht darüber hinwegtäuschen, dass Überlappungen der verschiedenen Ebenen häufig sind. Ein Beispiel für Regeneration auf **Molekülstufe** beherbergen photosynthetisierende Zellen: Werden Chlorophyllmoleküle durch hohe UV-Strahlung beschädigt, regenerieren sie bis zu einem gewissen Beschädigungsgrad wieder (ÖQUIST 1983). Auf **zellulärer Stufe** findet sich Regeneration etwa beim Anreissen einer Zelle nach Eisnadelbildung. Auf **Stufe Gewebe** erscheint Regeneration hauptsächlich als Wundverheilung: Die Wunde vernarbt, um Schutz vor Infektionen, Austrocknung usw. zu erhalten. Aber auch isolierte Gewebeteile können regenerieren, was sich die moderne Pflanzenzucht zunutze macht. So regenerierten Blattstückchen von zwei *Cucumis*-Arten zu embryoähnlichen Strukturen mit Trieben (ORCZYK et al. 1988). *Gerbera*-Blattstückchen werden heute zur kommerziellen Zucht von Pflanzen auf Hormonlösungen herangezogen (VONARBURG 1989). Einige Autoren betrachten Regeneration auf dieser Stufe grundsätzlich als Förderung des vegetativen Wachstums (z.B. ABRAHAMSON 1980).
Das Regenerationsverhalten oberirdischer Pflanzenteile wurde auf **Organstufe** vor allem in bezug auf die Blattdemographie von Bäumen untersucht (HEICHEL und TURNER 1983), aber auch die Bedeutung der Position von Blättern am Stengel nach einer Beschädigung wurde abgeklärt (CONSTABLE und RAWSON 1980). Über die Regeneration von Wurzeln ist wenig bekannt, obwohl Herbivorie an unterirdischen Teilen bedeutend umfangreicher sein dürfte als an oberirdischen (COLEMAN et al. 1976). Aussagen sind entsprechend uneinheitlich. DETLING und Mitarbeiter (1980) beobachteten z.B. nach Entfernung von 37% der Wurzeln von *Bouteloua gracilis* eine Wachstumseinbusse an

allen Pflanzenteilen. ANDERSEN (1987) hingegen schloss aus einer Literaturstudie, dass bis zu einer gewissen Limite der Wurzelbeschädigung keine Pflanzenfunktionen beeinträchtigt wurden und Wurzelregeneration eintrat.
Wachstum läuft bei Pflanzen meistens als Addition neuer Grundbaueinheiten ab. Die Suche nach der Grundeinheit des Pflanzenbaus hat einige Modelle hervorgebracht, von denen heute das **Metamermodell** (SMIRNOVA 1970) am verbreitetsten ist. Das Metamer wurde ursprünglich als funktionelle anatomische Grundeinheit eines Sprosses, hauptsächlich bei einkeimblättrigen, grasartigen Pflanzen, angesehen und zur Beschreibung oberirdischer Pflanzenteile benutzt. Metamere umfassten ein Blatt oder Blätter mit zugehörigen Meristemen und ein Internodium, und waren in einer vertikalen Abfolge übereinander angeordnet. Für Zweikeimblättrige beschrieb KOBAIASHY (1975) erstmals metamere Einheiten. WHITE (1979) definierte das Metamer als die Grundeinheit eines Triebes, d.h. einer Achse mit zugehörigen Anhängen und seitlichen Meristemen, die morphologisch und/oder anatomisch aufgefasst werden kann.
Regeneration auf Metamerniveau dürfte infolge der rein theoretischen Definition von Metameren schwer nachzuweisen sein und wäre konsequenterweise vorhanden, wenn beschädigte Metamerteile ersetzt würden.
Natürlich antwortet eine Pflanze nicht nur durch Biomasseverschiebungen auf einen äusseren Impuls, ihre phänotypische Plastizität kann sich auch im Biomasseverteilungsmuster niederschlagen, was das Erkennen der Regenerationsvorgänge erschwert. WATSON und CASPER (1984) erwähnten analog den morphologischen Metameren auch physiologische, sogenannte IPU's (*integrated physiological units*), die ebenfalls relativ autonom funktionieren. Mit diesem Modell kann ein Vergleich von morphologischen und physiologischen Regenerationsprozessen unternommen werden.
Auf einer dem Metamer übergeordneten Organisationsstufe wurde für klonal wachsende *Carex*-Arten der Begriff sympodiales Modul (NOBLE et al. 1979) geprägt, zu dem jeweils ein Rhizominternodium oder mehrere mit einem zugehörigen Trieb zählen. Dieser wiederum anatomischen Beschreibung wird heute das **Ramet** vorgezogen. Ein Ramet ist eine vegetative Einheit, die durch klonales Wachstum als Teil eines Individuums gebildet wurde (HARPER und WHITE 1974, KAYS und HARPER 1974). Entscheidend ist dabei allein die Überlebensfähigkeit des Ramets im Falle einer Abtrennung vom Mutterorganismus.
Miteinander verbundene Ramets eines biologischen Individuums bilden ein

System, das in Stressituationen schwerpunktsmässige Investitionen erlaubt an den Orten des grössten Bedarfs. Solche Ressourcenverschiebungen sind für die Pflanze jedoch mit einem Aufwand verbunden und lohnen sich nur, wenn in diesem Verbund eine bestimmte Anzahl Ramets miteinander zusammengeschlossen sind. Für *Carex bigelowii* wurden fünf zusammenhängende Rametgenerationen im Sinne einer minimalen physiologischen Einheit als notwendig bezeichnet, damit die gegenseitige Abhängigkeit überhaupt einen Nutzen bringt (JÓNSDÓTTIR und CALLAGHAN 1988). Eine maximale Anzahl Ramets, deren Überschreiten eine Pflanze beeinträchtigen würde, konnten dieselben Autoren aber nicht ermitteln.
Mit Regeneration auf Rametstufe ist jeweils der Ersatz verloren gegangener Rametteile gemeint.
Regeneration bis und mit **Individuumsstufe** bedeutet immer Wachstum. Diese Verknüpfung des Individuums mit seinen über- und untergeordneten Organisationsniveaux wurde von HALLÉ et al. (1978) treffend mit einer Metapher beschrieben: Das Individuum als Metapopulation, d.h. die Ramets als "Populationsglieder", das Individuum als "Population". Als regenerativ auf Individuumsstufe werden hier explizit nur jene Wachstumsprozesse bezeichnet, die verlorengegangene Individuenteile zu ersetzen vermögen. Dieser Ersatz wird durch sekundäre Meristeme gewährleistet. Überlebt ein Individuum eine Beschädigung, sind theoretisch drei Reaktionen möglich: 1. Die Pflanze erduldet den Schaden und vernarbt nur die entstandene Wunde, ohne Ersatz zu schaffen für verlorene Teile. 2. Die Pflanze kompensiert (s. Kap. 1.6.) nicht an der Schadenstelle selbst, sondern durch intensiveres Wachstum anderer Organe. 3. Die Pflanze ersetzt, d.h. regeneriert, die verlorenen Organe. Auf Gewebestufe findet Regeneration also immer statt nach der Beschädigung eines Individuums, nämlich durch Wundverheilung. Auf Organstufe handelt es sich lediglich im dritten Fall um einen Regenerationsprozess. Er ist in der Praxis schwer vom expansiven Wachstum der Pflanze zu unterscheiden und wird oft von ihm begleitet. Nach dieser Interpretation der Regeneration könnte es Pflanzen geben, die nicht regenerationsfähig sind (URBANSKA 1992).
Unter den regenerationsfähigen Pflanzen ist abzuklären, welche Teile wie stark regenerieren können. Dass hier Einschränkungen existieren, wurde an neun *Sphagnum*-Arten gezeigt, bei denen nicht alle Teile, nämlich die Blättchen, regenerieren konnten (POSCHLOD und PFADENHAUER 1989).
Auf **Populationsstufe** tritt Regeneration entweder als Wachstum, als Fortpflanzung oder als Kombination beider Prozesse auf. Regeneratives Wachs-

tum ist anzutreffen, wenn Individuen einer Population beschädigt wurden, es erfolgt wie erwähnt aus sekundären Meristemen. Fortpflanzung manifestiert sich im Ersatz von Individuen durch Abspaltung von Ramets, also ebenfalls aus sekundären Meristemen, oder durch Rekrutierung neuer Individuen aus der Diasporenbank der Population oder eingewanderter Diasporen, also aus Primärmeristemen. Für die Regeneration von Populationen mittels Samen ist die Verfügbarkeit geeigneter Schutzstellen (HARPER 1961) ein entscheidendes Kriterium (SCHÜTZ 1988), indirekt natürlich auch die Samenbeschaffenheit.
In intakten **Phytozönosen/Ökosystemen** tritt Regeneration immer auf, weil allein die Fortpflanzung der Individuen für eine dauernde, wenn auch nicht kontinuierliche, Erneuerung sorgt. Am ausgeprägtesten zeigt sie sich wenn die Störung von aussen kommt, etwa durch Klimaänderungen (CONNELL 1978) oder Erdrutsche, oder wenn sie künstlich verursacht ist (Pistenplanien, Flächenbrände). In diesem Sinne kann auch von der Regeneration ganzer Ökosysteme gesprochen werden (KLÖTZLI 1991). Ihre Produktivität ist viel stabiler als jene von Individuen oder auch von Populationen, weil jedes Individuum und jede Art eine eigene Kombination von optimalen Bedingungen erfordert und ein übergeordnetes System eine breitere Streuung solcher Kombinationen beherbergt und deshalb besser abgepuffert ist (CHAPIN und SHAVER 1985).

1.3. REGENERATION NACH BESCHÄDIGUNG

1.3.1. Beschädigungsarten

Für die Beschädigung einer Pflanze sind in der Natur zahlreiche biotische Faktoren wie Verbiss bzw. Entblätterung (BRISKE und ANDERSON 1990, NOWAK und CALDWELL 1984), Tritt (DUFFEY et al. 1974, MCNAUGHTON 1976), Insektenbefall (COTTAM et al. 1986, GANGE und BROWN 1989, HARRIS 1973), verantwortlich. Aber auch abiotische Faktoren, zum Beispiel Bodenbewegungen (HARTMANN 1957, GASSER 1986, SOMSON 1984), Frost (BILLINGS et al. 1978, SAKAI und LARCHER 1987) , Feuer (BRITTON et al. 1990), spielen in dieser Hinsicht eine wichtige Rolle. Für die Pflanze ist massgebend, an welcher Stelle sie beschädigt wird, d.h. welche Gewebe, Organe oder Ramets betroffen sind und wie tiefgreifend der Schaden ist. Ein spezieller Aspekt der Beschädigung wird oft bei klonal wachsenden Pflanzen beobachtet: die Frag-

mentation eines Individuums in Ramets oder Rametgruppen, beispielsweise durch Steinschlag. Dieser Vorgang wird erzwungene Klonierung genannt (URBANSKA 1992) und zieht eine Beschädigung der Verbindungsstrukturen nach sich.

1.3.2. Die Regeneration beeinflussende Faktoren

Für die Regenerationsfähigkeit einer Pflanze nach einer Beschädigung sind diverse Parameter entscheidend, die wichtigsten werden im folgenden kurz aufgezeigt.

Lebenszyklus. Je nach Art oder sogar je nach Individuum und in Abhängigkeit von äusseren Faktoren benützen Pflanzen unterschiedlichste Strategien, um effizient zu gedeihen und sich fortzupflanzen. Eine lange Dormanzphase beispielsweise mag vorteilhaft sein in einer zeitweise ressourcenlimitierten Umgebung, wo Regenerationsprozesse nur gezielt in Gang gesetzt werden können. Dormanz muss nicht bloss in der Samenphase erlebt werden, auch ausgewachsene Pflanzen kennen diese Sparstrategie. So wurden die Wachstumsprozesse bei Individuen von *Festuca rubra* gedrosselt, nachdem ihre Triebe von Heuschrecken kahlgefressen worden waren (KURKIN 1976 in RABOTNOV 1978). Die jeweiligen Alters-Entwicklungsphasen einer Pflanze (RABOTNOV 1945) können bei Regenerationsvorgängen von grosser Bedeutung sein.

Wann treten die ersten Regenerationsprozesse im Leben einer Pflanze auf, in welcher Phase einer Population? Ähnlich dem Einsetzen der Fortpflanzung durch Samen im Leben einer Pflanze, die erst beginnt, wenn entwicklungsrelevante Parameter wie die Pflanzengrösse (WERNER 1975) oder die Ressourcenverfügbarkeit (SOLBRIG 1981) optimiert worden sind, könnte Regeneration auf Individuumsstufe ebenfalls erst zu erwarten sein, wenn die Konstitution der Pflanze diesen Mehraufwand erlaubt. Die Lebenserwartung einer Pflanze spielt dabei mit Sicherheit eine Rolle. Einjährige und monokarpe mehrjährige Arten dürften höhere Anteile in die Fortpflanzung investieren als iteropare Mehrjährige, denn für ein kurzlebiges Individuum lohnt sich eine hohe, eventuell einmalige Investition eher als für ein langlebiges, das noch Reserven für die Zukunft zurückhalten wird (BAZZAZ et al. 1987). Es ist deshalb denkbar, dass kurzlebige und monokarpe Pflanzen kleinere Anteile für Regenerationsprozesse einsetzen können, weil in solchen Fällen das Überleben der Population vorrangig ist. Eine generelle Aussage über die Regenerationsfähigkeit

einzelner Stadien sowohl auf Individuum- wie auf Populationsebene ist jedoch nicht möglich, weil diese Stadien speziell bei klonal wachsenden Pflanzen oft gleichzeitig auftreten (JERLING 1988). Nicht allein der Umsatz an Ramets kann verschieden hoch sein, auch das Alter der einzelnen Individuumteile variiert mitunter stark. Eine gegenseitige Beeinflussung der Teile ist deshalb folgerichtig (LOVETT-DOUST 1981b, HARTNETT und BAZZAZ 1985, JÓNSDÓTTIR und CALLAGHAN 1988). Damit taucht ein neues Problem auf: Werden Regenerationsprozesse bei klonal wachsenden Pflanzen zentralistisch, vom aktivsten Individuumbereich her, gesteuert oder gleichmässig von allen Pflanzenteilen getragen?

Architektur der Pflanze. In lockerem Verbund wachsende Guerilla-Pflanzen breiten sich über eine verhältnismässig grosse Fläche aus, so dass die Beschädigung meistens nur einen kleinen Teil des Individuums betrifft. Phalanx-Pflanzen wachsen kompakt, ein Schaden kann deshalb einen grossen Teil oder das ganze Individuum beeinträchtigen oder zerstören. Es ist zu erwarten, dass Regenerationsprozesse nach einer Beschädigung unterschiedlich ablaufen, bei Guerilla-Pflanzen z.B. eher als Transportprozesse, bei Phalanx-Pflanzen z.B. durch die Remobilisierung von Speicherstoffen. Allerdings bilden die Typisierungen "Guerilla" und "Phalanx" zwei Pole eines Kontinuums. Beide Wuchsformen können sogar im selben Individuum gleichzeitig vertreten sein. In *Carex bigelowii*-Populationen wurden beispielsweise drei Rametkategorien unterschieden, die dem Guerillatyp, dem Phalanxhabitus oder einer Intermediärform entsprachen (CARLSSON und CALLAGHAN 1990), so dass z.B. einer Beschädigung differenziert begegnet werden kann.

Standort. Die Pflanze muss ihre Bedürfnisse aus der Angebotspalette eines Standortes abdecken und die an diesen Standort gebundenen Einflüsse verkraften können. Nicht Übereinstimmen von Bedürfnis und Angebot kann zu Stressituationen führen und Konsequenzen für das regenerative Wachstum der Individuen nach sich ziehen. Gleiches gilt für die Populationsstufe. Die zentrale Bedeutung des Phänomens "Stress" (*environmental stress*) wurde von HARPER (1977) hervorgehoben. Beschädigung als in der Natur häufiger Stressfaktor eignet sich insofern gut zur Erfassung des Regenerationsverhaltens. Zusammen mit einem anderen Wirkfaktor kann sie allerdings völlig neue Reaktionen provozieren und sich unter Umständen für die Pflanze positiv erweisen (CRAWLEY 1987).

Neben der bereits erwähnten klimatischen Abhängigkeit der Regeneration lässt sich eine Standortsabhängigkeit allein schon aus der Beobachtung ablei-

ten, dass die Ressourcenverfügbarkeit die meisten Entwicklungsschritte mitreguliert.

Auf Populationsstufe ist die Standortsabhängigkeit der Geschlechter zweihäusiger Arten bekannt: Von fünf Arten waren männliche Individuen an trockenen Standorten generell übervertreten, während weibliche Pflanzen feuchtere Stellen bevorzugten (FREEMAN et al. 1976). Sogar in einhäusigen Arten ist diese Abhängigkeit der Ausbildung der Geschlechterfunktionen geläufig. Die Untersuchung zweihäusiger Pflanzen zeigte ausserdem, dass weibliche Individuen grössere Ressourcenanteile in die Fortpflanzung investierten als männliche (WALLACE und RUNDEL 1979), und damit einen Regenerationsprozess mittels Samen favorisierten, so dass verlorene Individuen erfolgreich ersetzt werden konnten.

Das **Ausmass der Beschädigung**. Untersuchungen über das Ausmass von Beschädigungen stammen mehrheitlich aus dem Gebiet der Herbivorenforschung. Ein Drittel aller Insektenarten in Mitteleuropa sind herbivor (TSCHARNTKE 1991), ihre Auswirkungen gehören zur normalen Umwelt der Pflanzen. Eine grundlegende Beziehung ist die Herbivor-Optimierungskurve (MCNAUGHTON 1983). Ihr zufolge nimmt die Netto-Primärproduktion von Pflanzen mit zunehmender Beweidungsintensität zu, bis ein Maximum erreicht wird. Noch stärkere Beweidung vermindert die Nettoprimärproduktion bis auf Werte weit unter jenen von unbeweideten Pflanzen. Vielfach bilden jedoch nur oberirdische Herbivoreffekte Gegenstand von Untersuchungen und das Ausmass der Beschädigung von unterirdischen Organen wird nicht erfasst.

Das **Beschädigungsmuster.** Selektive Herbivorie, etwa durch Insekten, beeinträchtigt oft nur einzelne Gewebe, kann aber massive Biomasseverluste verursachen. Die Verluste werden allerdings oftmals durch die zahlreichen mutualistischen Beziehungen, in die die Herbivoren eingebunden sind, in Grenzen gehalten. Unselektive Beschädigungen, wie Beweidung in Graslandökosystemen, sind schlechter abgepuffert. Auch bei kontrolliertem Biomasse- oder Blattflächenverlust rufen verschiedene Beschädigungsmuster unterschiedliche Wachstumsprozesse hervor. So entwickelte *Sesbania vesicaria* im Gewächshaus nach Wegschneiden jedes zweiten Blattes eine kleinere Wuchsform und hatte höhere Samengewichte insgesamt und Samengewichte pro Frucht als Kontrollpflanzen, beim Wegschneiden jeweils der halben Blätter wuchs sie grösser, produzierte aber nur 70% des Samengewichtes von Kontrollpflanzen (MARSHALL 1989).

Dauer und **Häufigkeit** bzw. Regelmässigkeit der Beschädigung sind kurzfristig für das Wachstum, langfristig für die gesamte Fitness einer Pflanze bedeutsam. Ist eine Pflanze nach einmaliger Beschädigung in der Lage, die Verluste auszugleichen, bedeutet dies noch nicht, dass eine Wiederholung der Beschädigung genauso gut überstanden würde. Bekannte Beispiele für den Einfluss der Schadenshäufigkeit stammen aus der Landwirtschaft, wo häufigerer Wiesenschnitt höhere Erträge abwirft als ein- oder zweimaliger Schnitt pro Jahr, weil dadurch die Konkurrenz der empfindlicheren Zweikeimblättrigen verringert wird und produktive Gräser ihren Zuwachs steigern können (z.B. MORTIMER und AHLGREN 1936). Hingegen hat ein zu strenges Schnittregime (englische Rasen) oder zu starke Beweidung eine Reduktion der Gesamt-Trockenbiomasse zur Folge, weil die hohe oberirdische Produktion auf Kosten der unterirdischen Biomasse geht (ALBERT 1927, ELLISON 1960).
Konkurrenz zwischen den einzelnen Ramets eines Individuums dürfte kaum ein gewichtiger Faktor sein für Regenerationsprozesse, wurde doch ein gegenseitiger negativer Einfluss von Schwesterramets aufeinander und die Bedeutung der Distanz zwischen den Ramets von verschiedenen Autoren negiert (z.B. ERIKSSON 1988). Hingegen kann sich Konkurrenz auf Populationsstufe, etwa zwischen verschiedenen Arten, indirekt auf die Regeneration auswirken, wenn z.B. Beschädigungen wie Beweidung die konkurrenzstärkeren Pflanzen beeinträchtigt und dadurch Raum für die Regeneration konkurrenzschwächerer Pflanzen frei wird (MCNAUGHTON 1979).
Der **Zeitpunkt** der Beschädigung schlägt sich einerseits in bezug auf die Lebensphase der betroffenen Individuen nieder, andererseits bezogen auf die Jahreszeit. Keimblätter von angiospermen Pflanzen regenerieren nach einer Verletzung nicht mehr. Abgesehen davon, dass die Keimblattregeneration einen altersunabhängigen Sonderfall darstellen könnte, ist deshalb anzunehmen, dass die Regeneration von Organen erst in einem bestimmten Alter eines Individuums einsetzt, während in den früheren Lebensphasen nur die Zell- bzw. Gewebestufen involviert sind. Daneben muss der Zeitpunkt eines Schadenereignisses in der Vegetationssaison berücksichtigt werden. Frühjahrsfröste haben jeweils Ertragsausfälle bei Kirschbäumen und Reben zur Folge, weil die beschädigten Blüten nicht mehr regenerieren. Die Regeneration von Wurzeln nach einer experimentellen Klonierung gelang bei einigen Alpenpflanzen am besten im Frühling, am schlechtesten im Sommer (pers. Beob.).
Auf Populationsstufe fällt der Zeitpunkt von Beschädigungen am stärksten ins

Gewicht, wenn die Population sehr klein ist oder einen hohen Umsatz aufweist. Oft wirken Beschädigungen als Regulatoren in der Populationsentwicklung von Pflanzen. Das Auftreten des Lärchenwicklers im 8-10-Jahreszyklus konnte ganze Lärchenpopulationen beeinträchtigen. Die Folgen waren jeweils Wachstumsverminderungen und Gehaltsveränderungen der Nadeln bei den betroffenen Lärchen, an geschädigten Ästen trieben die Knospen im folgenden Frühjahr verspätet aus (BENZ 1974).

1.3.3. Kompensatorisches Wachstum

Um das regenerative Verhalten der Pflanzen nach Beschädigungen quantitativ zu erfassen, wird meistens der Begriff des kompensatorischen Wachstums gebraucht. Kompensatorisches Wachstum reicht von der Wundverheilung bis zum Erzielen einer Nettoproduktivität über jener von unbeschädigten Kontrollpflanzen.
BELSKY (1986) gliederte den Kompensationsprozess aufgrund des Gesamttrockengewichtes in 1) Überkompensation, 2) exakte Kompensation und 3) Unterkompensation. Überkompensation tritt auf, wenn das Gesamttrockengewicht (verlorene Gewebe inbegriffen) von beweideten oder geschnittenen Pflanzen nach einer Wachstumsphase grösser ist als dasjenige von intakten Kontrollpflanzen. Sie entspricht dem Teil der Herbivor-Optimierungskurve (s. Kap. 1.3.2.: Ausmass), der oberhalb der Netto-Primärproduktivität (NPP) der Kontrollpflanzen liegt. Exakte Kompensation herrscht vor, wenn das Gesamttrockengewicht der behandelten und unbehandelten Pflanzen übereinstimmt. Sie fällt mit der NPP der Kontrollpflanzen zusammen. Unterkompensation bezeichnet ein geringeres Gesamttrockengewicht der beweideten oder geschnittenen Pflanzen gegenüber unbehandelten Kontrollpflanzen. Sie wird geringer als die NPP der Kontrollpflanzen ausfallen.
Die Unterteilung von BELSKY erleichtert die Quantifizierung von Beschädigungen. Für das Verständnis des Regenerationsprozesses ist jedoch auch eine qualitative Gliederung des kompensatorischen Wachstums hilfreich. Es schliesst einerseits regeneratives Wachstum mit ein, das für die Wundverheilung oder den Ersatz von beschädigten bzw. natürlicherweise abgestorbenen Organen verantwortlich ist. Andererseits gehört expansives Wachstum dazu, das die räumliche Vergrösserung bereits etablierter Individuen vollzieht.
Treten nach der Beschädigung von Pflanzenorganen Überkompensationen, exakter Ausgleich oder Unterkompensationen auf, können entweder die be-

schädigten Organe ersetzt und damit Regenerationsprozesse an den Schadstellen eingeleitet werden, oder die Kompensationen werden allein durch expansives Wachstum in anderen Organen wahrgenommen. Es ist nicht genau bekannt, ob überkompensierende Pflanzen regenerationsfreudiger sind als unterkompensierende, ebensowenig die energetische Deckung der Regenerationsprozesse: findet sie aus gespeicherten Reserven statt oder durch Steigerung der Photosyntheseaktivität bzw. wie gross ist das Verhältnis beider Anteile?

Überkompensation bezogen auf das Gesamttrockengewicht und die reproduktiven Strukturen von Pflanzen ist nur mit grossem Aufwand nachzuweisen. Sie wurde nach Herbivorie bis jetzt nur selten festgestellt, z.B. durch PAIGE und WHITHAM (1987) an *Ipomopsis aggregata*. Elchfrass bewirkte an dieser Pflanze einen 95%-igen oberirdischen Biomasseverlust. Neun Fitnessparameter wurden gemessen, Überkompensation zeigte sich in der Anzahl Blütenstände, Blüten, Früchte, Wurzel- und Gesamtbiomasse. Weil die Samenzahl pro Frucht, Samengewichte, Samenkeimungserfolg und Keimlingsüberleben im Vergleich zu unbeschädigten Pflanzen unverändert blieben, konnte gesamthaft eine 2,4mal höhere Fitness als Folge der Beweidung errechnet werden.

Unterkompensation ist generell zu erwarten, wenn Pflanzen beschädigt werden, die bereits unter Nährstoffmangel oder Konkurrenzdruck leiden, umgekehrt fördern gute Nährstoffversorgung und konkurrenzfreie Verhältnisse eine allfällige Überkompensation (COTTAM et al. 1986). Hier wird die Problematik von Laborversuchen erkennbar (BELSKY 1987), weil sie meistens unter den letztgenannten Verhältnissen stattfinden. Gerade Herbivorinteraktionen sind sehr komplex und sollten auf mindestens drei trophischen Ebenen untersucht werden (TSCHARNTKE 1990). Erst dann sind Kompensationsprozesse wie z.B. bei *Impatiens sultani* überhaupt erklärbar. Diese Pflanze produzierte unmittelbar nach künstlicher Entblätterung verschiedener Intensität extrafloralen Nektar mit dramatisch erhöhtem Aminosäuregehalt. Dieser Nektar steigerte die Besuchsattraktivität für Ameisen, die die Pflanzen vor Herbivoren schützten und eine weitere Entblätterung verhinderten (SMITH et al. 1990).

Besonders interessant ist ein Beispiel der Kompensation nach Beschädigung, die den Lebenszyklus von Pflanzen änderte: Das einjährige Gras *Poa annua* stirbt üblicherweise nach dem Blühen ab. Durch wöchentliches Mähen konnte sie über Jahre weiterbestehen und wurde dadurch eigentlich zu einer mehrjährigen Pflanze (CRAWLEY 1983).

1.3.4. Beschädigung oberirdischer Strukturen

Beschädigungen von oberirdischen Pflanzenteilen haben meistens eine Änderung des Ressourcenverteilungsmusters zur Folge. Sie äussert sich einerseits in der jeweiligen Richtung der Verlagerungen, andererseits in den Kosten dafür. Diese pflanzeninternen Aspekte sind eng verzahnt mit den Auswirkungen der Beschädigungen nach aussen, beispielsweise durch eine Anpassung im Lebenszyklus oder durch neue Konkurrenzverhältnisse.
Untersuchungen über die Beschädigung oberirdischer Strukturen konzentrieren sich, neben der Beschädigung durch experimentelle Entblätterung unter kontrollierten Bedingungen, hauptsächlich auf das Herbivorenproblem. Von besonderem Interesse sind Fälle, in denen Regeneration nach der Beschädigung oberirdischer Strukturen verstärkt und effizient einsetzt, wo also Regeneration von Überkompensation begleitet wird. Dies ist unter anderem bei verschiedenen Alpenpflanzen beobachtet worden (GASSER 1989, HASLER 1988, TSCHURR 1987, WILHALM 1990).
Beweidung kann verschiedene Regenerationsmechanismen in Gang setzen. Das Verhalten der Herbivoren selbst ist bereits ein Lenkmechanismus für die betroffene Pflanze, je nach deren Futterpräferenzen (MOSS und HEWSON 1985). Daneben reagieren die Pflanzen selbst spezifisch. Ein Beispiel dafür lieferten *Puccinellia phryganodes* und *Carex subspathacea,* die beide im Eulitoral der Hudson Bay vorkommen. Starke Beweidung durch Gänse regte beide Arten zu einer erhöhten Netto-Primärproduktion an. *P. phryganodes* erreichte sie durch die Bildung zahlreicher neuer Triebe (BAZELY und JEFFERIES 1989), *C. subspathacea* dagegen steigerte an der gleichbleibenden Anzahl Trieben die Blattzahl (KOTANEN und JEFFERIES 1987). Mehrere Autoren verweisen jedoch darauf, dass Pflanzenreaktionen auf Herbivorie nicht in erster Linie artspezifisch erfolgen, sondern vielmehr vom physiologischen Zustand der Pflanze abhängig seien (z.B. MASCHINSKI und WHITHAM 1989). Noch ungenügend erforscht sind Sekundäreffekte der Beweidung auf die Regeneration, z.B. Speichelhormone von Herbivoren, die als kurzfristige Wachstumsstimulation für die Pflanzen herausselektioniert worden sind, wie sie etwa von Weissschwanz-Gnus in der Serengeti bekannt sind (MCNAUGHTON 1976), oder auch der Effekt starker Düngung durch die Herbivoren selbst (CARGILL und JEFFERIES 1984). Solche Einflüsse wie auch die Verteilungsmuster vor und nach Beschädigungen sollten unbedingt mitberücksichtigt werden, um die Regeneration richtig erfassen zu können (VERKAAR 1987).

Die Folgen der Beschädigung von Blättern hängen eng mit dem Entwicklungsstadium zusammen, in dem sich die Pflanze befindet. In der Natur werden oft junge Blätter abgeweidet, weil sie nährstoffreicher sind und höhere Proteingehalte besitzen als alte Organe. Solche Verluste können durch höhere Photosyntheseleistung der älteren Blätter kompensiert werden (BINNIE und CLIFFORD 1980). Die Selektivität der Blattentfernung, das Blattentfernungsmuster, spielt aber auch altersunabhängig eine Rolle (MARSHALL 1989, s. Kap. 1.3.2.), speziell unter der Annahme, dass eine Pflanze aus integrierten physiologischen Einheiten (WATSON und CASPER 1984, s. Kap. 1.2.) aufgebaut sei. Die Selektivität äussert sich unter anderem in der Menge der beschädigten Blätter. Diese Beziehung wurde von LUBBERS und LECHOWICZ (1989) an *Trillium grandiflorum* untersucht. Je grösser der Blattverlust auftrat, desto weniger Assimilate wurden in unterirdische Organe abgeleitet. In den Rhizomen selbst wurden die Assimilate nach oberirdischer Beschädigung grösstenteils gespeichert und nicht mehr für das Wurzelwachstum verwendet, wie das bei intaktem Blattwerk geschehen wäre. Zwischen Speicherung und Fortpflanzung durch Samen bestand eine negative Korrelation, d.h. je mehr gespeichert wurde im Wurzelsystem, desto weniger Ressourcen standen für die Fortpflanzung durch Samen zur Verfügung. Die Autoren vermuteten, dass auch das klonale Wachstum stärker gehemmt worden wäre als die Wurzelspeicherung, wenn diese Pflanze klonal wachsen würde. Vergleiche zum Experiment mit *Trillium grandiflorum* fehlen, da der Einfluss oberirdischer Beschädigungen auf die Wurzelentwicklung bis anhin grösstenteils ignoriert wurde (VERKAAR 1988).
Werden Infloreszenzen entfernt oder beschädigt, ändert sich das Ressourcenverteilungsmuster einer Pflanze (HARPER 1977). Bei klonal wachsenden Pflanzen resultiert daraus oft eine Intensivierung des klonalen Wachstums. Annuelle Pflanzen scheinen dagegen eher ihre reproduktiven Strukturen zu regenerieren. So trieb z.B. *Senecio vulgaris* nach Beschädigung der Hauptachse sofort Seitenknospen aus, die bis dahin gehemmt worden waren (HARPER und OGDEN 1970). Auf die Speicherung von Ressourcen in den Wurzeln braucht die Entfernung von Infloreszenzen keinen direkten Einfluss zu haben, weil die Kohlenhydrate in den Rhizomen aus den Blättern stammen.

1.3.5. Beschädigung unterirdischer Strukturen

Organe, die die limitierende Ressource aufnehmen, erhalten unter mittleren

Verhältnissen höhere Investitionen, damit ein Gleichgewicht, bezogen auf den betreffenden Standort bzw. den physiologischen Zustand der Pflanze, aufrecht erhalten werden kann (BLOOM et al. 1985).
Dieses Gleichgewicht spiegelt sich in einem relativ konstanten Verhältnis zwischen Spross- und Wurzelbiomasse. Die Entfernung oder Beschädigung von Wurzelbiomasse führt deshalb unter mittleren Verhältnissen allgemein zu einer gedrosselten Wasser- und Nährstoffaufnahme (BROWER 1983, CRAWLEY 1983), meistens auch zu reduziertem Spross- und kompensatorischem Wurzelwachstum (MÜLLER 1991) oder zu apikalen Dominanzeffekten (DE KROON et al. 1991). Unter veränderten Bedingungen ändert sich auch dieses Spross/Wurzelverhältnis, z.B. bei guter Nährstoffversorgung wird relativ mehr Biomasse in den Trieben und weniger in den Wurzeln akkumuliert. Dass aber auch andere Verhaltensmuster auftreten können, belegen die Untersuchungen von SHIPLEY (1989). Er konnte an 68 Arten, die unter optimalen Bedingungen kultiviert worden waren, ein konstantes Spross/Wurzelverhältnis bestätigen und daraus ableiten, dass die Ermittlung allein der oberirdischen Biomasse ausreiche, um die maximale relative Wachstumsrate von Pflanzen abzuschätzen.
Natürliche Wurzelbeschädigungen sind sehr verbreitet, aber wenig untersucht. Eine der häufigen Schadursachen ist die Wurzelherbivorie. MÜLLER (1991) fand z.B. an *Centaurea maculosa* allein 21 Insektenarten, die die Wurzeln der zweijährigen Pflanze als Nahrung nutzten. Die Folgen der Wurzelherbivorie für Regenerationsmechanismen sind jedoch erst im Zusammenspiel mit den Standortsfaktoren und den spezifischen Pflanzen- und Tiereigenschaften zu beurteilen.
Eine weitere Ursache für Wurzelbeeinträchtigungen ist die mechanische Beschädigung. Die daraus resultierende erzwungene Klonierung wurde häufig bei alpinen Pflanzen beschrieben, z.B. von HARTMANN (1957, 1959). SOMSON (1984) klassierte eine Reihe von Schutthaldenpflanzen in den Pyrenäen aufgrund ihres Wuchsverhaltens bei häufigen Substratbewegungen. Er schuf eigens eine Gruppe, die mechanische Beschädigungen mit Hilfe von Ausläuferbildung und regenerativem Wachstum meistert. Solche Arbeiten sind mehrheitlich beschreibender Natur, quantitative Angaben liegen kaum vor.
Bei der Beschädigung unterirdischer Strukturen sollte die Stelle bekannt sein, an der Wurzeln durchtrennt oder verletzt wurden, um Regeneration diagnostizieren zu können. Aus praktischen Gründen beschränken sich die bisherigen Beobachtungen vorwiegend auf Laborversuche.

Die Durchtrennung der meist unterirdischen Verbindung zwischen Ramets durch erzwungene Klonierung entspricht einem Fortpflanzungsprozess. Wird von einem Mutterindividuum, das aus einem Rametverband besteht und die Eltern- oder P-Generation darstellt, ein einzelnes Ramet abgetrennt, sei es hier Tochterramet oder -individuum genannt, und repräsentiert die F_1-Generation. Bei vielen Pflanzen sind optisch keine Altersunterschiede zwischen einzelnen Ramets der P-Generation erkennbar, weshalb die Mutter/Tochterterminologie dann rein willkürlich verwendet wird. In der Einzelrametklonierung (URBANSKA 1986) werden die Ramets einzeln wieder eingepflanzt und können danach weitere Generationen bilden. Betrachtet man allein die Phase nach der Einpflanzung, wird am sinnvollsten eine ähnliche Benennung gewählt: Ausgangsramets werden als Mutterindividuen bezeichnet, jene der nachfolgenden Generationen als Tochterramets.
Auf Individuumsstufe sind die Folgen einer Durchtrennung zwischen Ramets also an zwei Organismen zu betrachten, dem Mutter- und dem Tochterindividuum. Die meisten Untersuchungen beschäftigen sich mit den Kompensationsprozessen der Mutterindividuen. Dort haben Stolondurchtrennungen oft eine Umverteilung von Ressourcen in der Pflanze zur Folge. Bei *Ranunculus repens* wurden Trockengewichtsanteile in Organe verschoben, die die Selbständigkeit des Individuums erhöhten, was auf Kosten des klonalen Wachstums geschah (LOVETT-DOUST 1981a). *R. repens* kompensierte also den Verlust zuerst durch eine Ressourcenumverteilung. Der Ersatz der abgetrennten Wurzeln und die Bildung neuer Ramets wurde erst später aufgenommen. Diese Reaktion ist nur eine Möglichkeit, auf eine Durchtrennung von Wurzeln zu antworten. Sehr verbreitet sind apikale Dominanzreaktionen. Sie verfolgen dasselbe Ziel, die raschestmögliche Selbständigkeit des beschädigten Individuums wiederherzustellen. Dieses Ziel wird aber nicht durch eine Konsolidierung der bestehenden Strukturen erreicht, sondern durch eine Risikoaufsplittung auf neu produzierte klonale Einheiten. Die Hemmung von schlafenden Rhizomknospen durch apikale Meristeme fällt dann weg, sobald diese Apikalmeristeme abgetrennt oder funktionsunfähig werden. An *Carex bigelowii*-Rhizomen wurde beobachtet, dass selbst neunjährige Rhizomabschnitte, die längst keine assimilierenden oberirdischen Organe mehr trugen, nach Abtrennung des Apikalmeristems wieder austrieben (JÓNSDÓTTIR und CALLAGHAN 1988). Das dürfte für die meisten klonal wachsenden Pflanzen gelten. Solche schlafenden Knospen sind aber auch von einjährigen Pflanzen, z.B. *Senecio vulgaris* (HARPER und OGDEN 1970), bekannt. Dieses apikale Dominanzver-

halten ist definitionsgemäss nicht regenerativ, weil es nicht an der beschädigten Stelle stattfindet und keinen Ersatz für die abgetrennte(n) Einheit(en) liefert.
Regeneratives Wachstum ist hingegen oft an den abgetrennten Tochterindividuen festzustellen, die als Ersatz für die Verbindung zum Muttermodul (P) Wurzeln und neue Ramets bilden.
Die Abgrenzungsmöglichkeiten von regenerativem und expansivem Wachstum nach unterirdischer Beschädigung hängen stark von der Architektur einer Pflanze ab und sind auf Individuumsstufe nicht immer gewährleistet.

1.4. REGENERATIONSPOTENTIAL

Das Regenerationspotential bezeichnet die Fähigkeit zur Ausnützung aller pflanzenverfügbaren Ressourcen, die die Regeneration eines Individuums bzw. einer Population sichert. Es hängt vermutlich direkt vom Wachstumsvermögen der Pflanzen ab. Auf Individuumebene vom Wachstumsvermögen der einzelnen Organe, auf Populationsebene von der Summe des Organwachstumsvermögens der Individuen sowie der Kapazität der vorhandenen Diasporen plus dem Einwanderungspotential von Diasporen. Gerade für Individuen wurde dieses Problem bisher wenig untersucht. Als Mass für das Regenerationspotential einer klonal wachsenden Pflanze wurde die Anzahl der maximal möglichen Klonierungen pro Saison vorgeschlagen, die eine Pflanze unbeschadet übersteht (TSCHURR 1987).
Ob das Regenerationspotential konstant sei oder variabel, und ob es für die Pflanze ein optimales oder gar ein maximales Regenerationspotential gebe, hängt von mehreren zugrundeliegenden Parametern ab. Der Aufbau eines Individuums dürfte, zumindest bei grösseren und mehrjährigen Rhizomsystemen, das Regenerationspotential mitbestimmen, wenn man davon ausgeht, dass ein Stofffluss stattfindet und eine grosse Struktur auch grosse Reserven anlegen kann. So wurde die Bedeutung der Pflanzengrösse von *Clintonia borealis* für das Regenerationspotential an zwei Parametern nachgewiesen, die Bestandteil dieses Potentials sind: der Rametmortalität und des klonalen Wachstums (ASHMUN und PITELKA 1985). Ein weiteres Argument für einen Zusammenhang zwischen Regenerationspotential und Individuengrösse liefert der Vergleich mit den ersten Lebensstadien einer Pflanze. Dort repräsentiert die Keimlingsgrösse das embryonale Kapital (HARPER und OGDEN 1970).

Umgekehrt kann das Regenerationspotential genutzt werden, um den Habitus einer Pflanze an verschiedene Beschädigungen anzupassen. Es ist z.B. allgemein bekannt, dass sich beweidete Gräser stärker verzweigen und mehr Triebe bilden (McNaughton 1979, Owen und Wiegert 1981, Jerling 1988).
Klonal wachsende Pflanzen sind oft langlebig. Hohes Alter gerade bei beweideten Gräsern wird als Anpassung an die Beschädigung interpretiert (Owen und Wiegert 1981). Die Pflanzen sind zu klonalem Wachstum gezwungen, weil eine Samenbildung verunmöglicht wird. Es ist deshalb anzunehmen, dass das Regenerationspotential beibehalten werden kann. Bei künstlicher vegetativer Fortpflanzung, sei es im Labor oder mittels Stecklingen, dürfte ein solches ungemindertes Regenerationspotential jedoch abnehmen, da eine Anpassung normalerweise über evolutive Zeiträume hinweg stattfindet. Immerhin vermutete Hartmann (1957) eine Ermüdung bei Pflanzen aus künstlicher vegetativer Fortpflanzung. In einem gewissen Alter können viele Pflanzen Umschaltungen (*trade offs*) ihres Metabolismus vornehmen. Bei *Agropyron caninum* und *A. repens* ist dieses Alter mit der Fähigkeit zur Fortpflanzung mittels Samen erreicht. Sie schalten um zwischen vegetativem Wachstum und Blütenbildung, je nachdem, welche Strategie effizienter ist (Tripathy und Harper 1973). Gleichzeitig bedeutet diese Umschaltung eine Wahlmöglichkeit zwischen Vorgängen auf Individuum- oder auf Populationsstufe. Etliche Pflanzen dürften demnach die Wahl haben, wie sie ihr Regenerationspotential einsetzen wollen. Bei Einjährigen werden Umschaltungen offenbar anders gehandhabt. Harper (1977) unterschied zwei Kategorien. In die erste reihte er einjährige Pflanzen ein, die zuerst nur vegetativ wachsen, gefolgt von einer Umschaltung mit anschliessender Blütenbildung und Absterben der Individuen. Zur zweiten Kategorie zählte er Pflanzen, die vegetatives Wachstum und Blütenbildung parallel fördern oder derart häufige Umschaltungen vornehmen können, dass beide Vorgänge gleichzeitig wahrgenommen werden. Solche Umschaltungen treten jedoch nicht allein altersabhängig auf, sondern auch willkürlich als Antworten auf Beschädigungen, z.B. infolge wechselnder Futterpräferenzen von Herbivoren (Dirzo 1985).
Eine saisonale Abhängigkeit des Regenerationspotentials gilt als gesichert, sie wurde sowohl im Feld- (Noble et al. 1979) wie im Laborversuch (Tschurr 1990) nachgewiesen. Es muss deshalb über eine ganze Saison hinweg erhoben werden.
Das gesamte Regenerationspotential wird unter normalen Verhältnissen kaum ausgeschöpft. Viele Pflanzen assimilieren unter ihrem Optimum, weil Orte

für den Verbrauch der Assimilate fehlen (HEICHEL und TURNER 1983, KÖRNER 1984). Nach der Beschädigung von Organen sind deshalb leicht Überkompensationen möglich. Eine anhaltende Beschädigung dürfte bei gewissen Pflanzen eine dauernde Überkompensation zur Folge haben und einer Effizienzsteigerung gleichkommen, bis sich die Pflanzen wieder darauf eingestellt haben, mutmasste SOLBRIG (1981). Ob die Höhe des Regenerationspotentials von der Reichhaltigkeit des Ressourcenangebotes abhängt, ist unklar. Einerseits deutet die Feststellung darauf hin, dass Pflanzen von reicheren Standorten höhere potentielle Wachstumsraten besitzen als solche von armen Standorten (GRIME 1977), und deshalb möglicherweise über ein höheres Regenerationspotential verfügen. Andererseits sind Pflanzen mit geringen potentiellen Wachstumsraten sehr häufig, vor allem an extremen Standorten, was vermuten lässt, dass Umschaltungen stattfinden können: anstatt hohe relative Wachstumsraten zu erzielen kann eine Pflanze die Ressourcen effizienter nutzen, die beiden Verhaltensweisen bildeten so gesehen Alternativen (CHAPIN 1980). Damit es sich aber um wirkliche Alternativen handelt, darf eine erhöhte Nutzungseffizienz die beschriebene Umschaltungsmöglichkeit zwischen Individuum- und Populationsstufe nicht einschränken. Dies scheint nicht der Fall zu sein, denn punkto Ressourcenbedarf und Initialkosten dürfte die Ausbildung beider Strategien, Fortpflanzung durch Samen und klonales Wachstum, äquivalente Ansprüche haben (RYLE 1972).

Auch auf Populationsstufe selbst sind Umschaltungen zwischen verschiedenen Nutzungen des Regenerationspotentials bekannt. Sie konnten beispielsweise durch Qualitätsänderungen des Ressourcenangebotes direkt erzwungen werden: Populationen von *Polygonum viviparum*-Bulbillen regenerierten entsprechend der Zusammensetzung des Nährmediums zu kurzlebigem, sehr dichtem Kallus oder zu langlebigem und spärlichem (CARAMIELLO et al. 1987).

Ein wichtiger Aspekt der Regenerationsfähigkeit einer Population ist ihre genetische Vielfalt, die eng mit der Populationsgrösse und dem reproduktiven Verhalten einer Population zusammenhängt. Dass das Regenerationsvermögen bei gewissen Pflanzen direkt vererbbar sein könnte, lässt ein Versuch an diploiden *Medicago sativa*-Stämmen vermuten. Dort wurde vererbte Regenerationsunfähigkeit nachgewiesen, indem selektiv Individuen herangezüchtet wurden, bei denen keine Knospendifferenzierung mehr stattfand (REISCH und BINGHAM 1980). Ganz allgemein aber ist die genetische Vielfalt umso entscheidender, je kleiner eine Population ist, da die Risikoverteilung umso

geringer ausfällt. Kleine Populationen sind deshalb stärker von einer genetisch ungünstigen Konstellation betroffen. Ungünstig heisst vor allem, dass die Population einen geringen Grad an Polymorphismus aufweist, aber auch die Neigung zu Homozygotie kann sich negativ auswirken (LOESCHCKE 1988). Ausserordentliche Beschädigungen einer Population mit starker Dezimierung als Folge werden dann zu einem genetischen Problem, wenn die Population sich nicht rasch genug wieder erholt. Die Reduzierung allein, der "Flaschenhals", durch den die Population durchgeht, beeinflusst die Qualität der Regeneration nicht primär, denn die genetische Varianz nimmt erst über mehrere Generationen der Beeinträchtigung hinweg massiv ab (LOESCHCKE 1988). Der Verlust genetischer Varianz kann durch Mutationen nur dann ausbalanciert werden, wenn die effektive Population eine bestimmte Grösse aufweist. FRANKLIN (1988) schlug aufgrund von empirischen Untersuchungen an *Drosophila*-Populationen die Mindestzahl von 500 Individuen vor.

1.5. EVOLUTIVE ASPEKTE DES REGENERATIVEN VERHALTENS

Die evolutive Erfassung der Regeneration bei Pflanzen hängt wiederum von der biologischen Organisationsstufe ab, auf der sie betrachtet wird. Evolution muss mindestens auf Stufe Individuum ablesbar sein, und zwar aus der Ökologie der Individuen, weil dort die relevanten Selektionsvorgänge erscheinen (HUTCHINSON 1965). Geburts- und Sterberaten von Individuen sind gute Parameter, da sie evolutiv ausschlaggebend sind, während Geburts- und Sterberaten von Ramets bloss die Konstitution und Grösse der biologischen Individuen anzeigen (vgl. HARTNETT und BAZZAZ 1985).
Dass Regenerationsfähigkeit ein "Urmuster" im Verhalten von Pflanzen ist, wie z.B. die Fortpflanzung, ist unsicher, obwohl Beschädigungen, etwa durch hohe Lichtintensitäten, als ursprünglich angenommen werden können. Nach OWEN und WIEGERT (1981) könnte die Entwicklung des Regenerationsvermögens auch parallel zu derjenigen von Herbivoren erfolgt sein, die sie ins Miozän datieren. VAN DER MEIJDEN und Mitarbeiter (1988) formulierten kürzlich eine Hypothese, die Regeneration als Alternativstrategie zur Herbivorabwehr von Pflanzen erachtete. Die Alternative wurde diesen Autoren zufolge entwickelt für Fälle, in denen sich höhere Investitionen in Verteidigungsmechanismen nicht lohnen, weil sie zu kostspielig ausfallen würden oder weil damit

der Herbivorendruck nicht wirksam gesenkt werden könnte. Dieselben Autoren postulierten, Pflanzen hätten entweder ein gut entwickeltes Regenerationsvermögen und eine schwache Abwehrfähigkeit oder umgekehrt oder dann Zwischenformen beider Strategien.
Schon früher wurden Umschaltungen als evolutive Strategien interpretiert, die Pflanzen bessere Anpassungsfähigkeit und effizientere Nutzung der sich verändernden Umgebung erlauben sollte. Als Beispiel sei die Umschaltung zwischen Guerilla- und Phalanxwachstum genannt. CARLSSON und CALLAGHAN (1990) stellten sie in *Carex bigelowii*-Populationen fest und sahen darin eine evolutive Strategie.
Auf Populationsstufe dürfte die Häufigkeit solcher Umschaltungen während der Sukzession von Populationen eine entscheidende Grösse sein, die vermutlich auch ein Mass für die Fitness der jeweiligen Populationen darstellt. Gerade die drohende Reduktion der Pflanzenfitness durch Herbivorie wäre ein guter Grund, von Umschaltungsmöglichkeiten zwischen Abwehr und Regeneration Gebrauch zu machen (VAN DER MEIJDEN et al. 1988). Der Populationsumsatz selbst lässt sich anhand von sogenannten "Halblebenszeiten" feststellen, nach denen die Hälfte der Individuen abgestorben sind (SARUKHAN und HARPER 1973). Es wäre wünschenswert, wenn Konzepte zur Erfassung der Regeneration sowohl die Individuum- wie auch die Populationsstufe berücksichtigten. Bezogen auf den Umsatz zu regenerierender Einheiten wären z.B. auch Halblebenszeiten für einzelne Ramets anzugeben.
Mit fortschreitender Sukzession ändert sich die Populationsstruktur, und zwar immer dann, wenn die Umgebungsstimuli Reaktionen ausserhalb der durchschnittlichen Bandbreite der phänotypischen Plastizität aller Individuen hervorrufen. Diese Änderungen entsprechen dann einer Adaptation der Population an diese Umgebungsstimuli, die immer auf eine bestmögliche Fortpflanzung abzielt (JANION 1989). Solche Adaptationen haben insofern regenerativen Charakter, als sie auf einem Generationenumsatz auf Populationsstufe, also dem Ersatz der Individuen durch neue, beruhen. Ob die Populationsentwicklung gerichtet sei, hat grundsätzliche Bedeutung für die Beschreibung des Verlaufs der Regeneration in Populationen. Ein zyklischer Wechsel ist nach SILVERTOWN (1991) bei Pflanzen genauso möglich wie in Tierpopulationen. Der Nachweis sei bis heute nur darum schwierig geblieben, weil infolge des modularen Wachstums und der daraus resultierenden Langlebigkeit der Individuen einer Population enorme Beobachtungszeiten notwendig sind. Daneben ist das noch weitgehend unerforschte Problem der Selbstklonierung bei

klonal wachsenden Pflanzen ein zusätzliches Erschwernis, das neuer Untersuchungsmethoden bedarf.
Noch zu erforschen ist, ob der Betrag des Regenerationspotentials sowohl auf Individuum- wie auf Populationsstufe unverändert bleibt während der Sukzession. Gewiss spielt primär eine Rolle, ob die Sukzession selbst kontinuierlich abläuft. Herbivore z.B. können sie wirksam beschleunigen oder verlangsamen (LUBCHENCO 1983, MCBRIEN et al. 1983). Vor allem vegetativ sich fortpflanzende Populationen können verschwinden, wenn sich die Umgebungsverhältnisse stark änderten. Langsame Änderungen über längere Zeit hingegen lassen oft kaum Unterschiede zum ursprünglichen Verhalten erkennen. So hatte die starke Beweidung von nordamerikanischen Steppen durch Säuger während beinahe fünf Jahrzehnten geringe Biomasseunterschiede im Vergleich mit unbeweideten Pflanzen ergeben (MILCHUNAS und LAUENROTH 1989). Regeneration als Überlebensstrategie von Populationen hängt in diesem Sinne von der Regelmässigkeit der Umgebungsbedingungen ab. Evolutive Wechsel ereignen sich oft in kleinen Populationen (FRANKLIN 1980). Deshalb müsste der evolutive Aspekt des Regenerationspotentials vorwiegend dort untersucht und experimentelle Studien mit Feldbeobachtungen in Einklang gebracht werden.