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

Herausgeber: Geobotanisches Institut, Stiftung Rübel (Zürich)

Band: 110 (1992)

Artikel: Experimentelle Untersuchungen über Keimung und Etablierung von alpinen Leguminosen = Experimental studies on the germinating behaviour and early developmental phases of alpine Leguminosae

Autor: Flüeler, Remo Peter

Kapitel: 5: Diskussion

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-308974

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: 14.07.2025

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

5. DISKUSSION

Das Keimverhalten von Samen der untersuchten Arten ist durch **Diversität** und **Variabilität** gekennzeichnet. Die Diversität reicht von vollständigen und schnellen bis zu langsamen und nur vereinzelt auftretenden Keimungen. Innerhalb der einzelnen Arten konnten bei den verschiedenen Populationen und in den verschiedenen Erntejahren auch sehr variable Verhaltensmuster aufgezeigt werden. Sie sind zweifellos durch allgemeine ökologische und genetische Faktoren einerseits, aber auch durch die unterschiedlichen Mikrostandortsverhältnisse beeinflusst.

Die beobachteten Unterschiede im Keimverhalten der verschiedenen Arten waren hauptsächlich auf die unterschiedliche Ausbildung der Keimruhe zurückzuführen. Bei den untersuchten Arten war vor allem die **angeborene Keimruhe** wichtig. Dies bestätigt frühere Untersuchungen (FOSSATI 1976, 1980, URBANSKA et al. 1979, URBANSKA und SCHÜTZ 1986, WEILENMANN 1980, 1981, GRIME et al. 1981, ZUUR-ISLER 1982, SCHÜTZ 1983, 1988, FLÜELER 1988). Die verschiedenen Vorbehandlungsmethoden, die die Samenschale beschädigen können, führten in allen Untersuchungen zu einer Erhöhung der Keimungsrate. Eine vollständige Keimung konnte durch eine vorsichtige, mechanische Skarifikation erreicht werden und dies bei allen untersuchten Samenproben. Dabei spielte es keine Rolle, an welcher Stelle die Skarifikation stattfand. Dies steht in Übereinstimmung mit SCHÜTZ (1988). Hingegen stellten URBANSKA et al. (1979) und WEILENMANN (1980) fest, dass Leguminosen auf die Skarifikation auf dem Samenrücken besonders positiv reagieren. Die harte Samenschale scheint die einzige Ursache der angeborenen Keimruhe bei den untersuchten Arten zu sein. Die Parallelversuche bei Dunkelheit und Vollicht zeigten auf, dass für die Keimung von Leguminosen kein Licht nötig ist (vgl. auch FOSSATI 1976). Auch die Temperatur spielt bei der Keimung nur indirekt eine Rolle, wurden doch auch bei Temperaturen um den Gefrierpunkt Keimungen beobachtet. Allerdings erfolgten diese aufgrund des limitierten Stoffwechsels viel langsamer. Besonders geringe Keimungsraten wiesen dabei die untersuchten Leguminosen mit grossen Samen auf. Hier lässt sich allenfalls eine **aufgezwungene Keimruhe** vermuten. Es wird angenommen, dass sich bei alpinen Pflanzen gegen Ende der Vegetationsperiode eine aufgezwungene Keimruhe einstellt, die die Samen vor einer Keimung in der ungünstigen Jahreszeit schützt. SCHÜTZ (1988) nennt hauptsächlich den Wärmemangel und die Trockenheit als auslösende Faktoren; die vorliegenden Un-

tersuchungen zeigen, dass vor allem die Trockenheit für diese Keimruhe verantwortlich sein dürfte.

Die **induzierte Keimruhe** ist äusserst schwierig nachzuweisen (vgl. auch SCHÜTZ 1988) und lässt sich in der vorliegenden Arbeit nur vermuten: Im Boden eingegrabene Samen keimten, gegen Ende der Vegetationsperiode entnommen, unter optimalen Bedingungen in der Klimakammer schlechter als bei Beginn der Untersuchung oder im nächsten Frühjahr. Daraus kann geschlossen werden, dass sich neben der aufgezwungenen Keimruhe gegen Ende des Jahres auch eine induzierte Keimruhe einstellen dürfte, die nach einer Stratifikationsperiode gebrochen würde. Eingehendere Untersuchungen sind aber notwendig. Auch die im Kühlschrank gelagerten Samen, vor allem die grösseren und schwereren Samen, zeigten nach einigen Jahren eine schlechtere Keimungsrate bei etwa gleichbleibender Lebensfähigkeit. Möglicherweise wurde durch die langdauernden, niedrigen Temperaturen eine induzierte Keimruhe verursacht. Dies würde erklären,weshalb die Samen trotz optimalen Keimungsbedingungen zu einem geringeren Prozentsatz keimten.

Das Keimverhalten variierte von Jahr zu Jahr und von Population zu Population. Diese Unterschiede sind nach SCHÜTZ (1988) wahrscheinlich weitgehend vom Erntezeitpunkt abhängig. Auch das Alter der Samen dürfte eine wichtige Rolle spielen. In der vorliegenden Arbeit wurden zwischen Samen aus verschiedenen Erntejahren bzw. Erntezeitpunkten zum Teil grosse Unterschiede festgestellt. Zwischen den verschiedenen Populationen liessen sich teilweise interessante Beziehungen herstellen. Sie werden im Folgenden einzeln erörtert.

Das Samengewicht nahm in Abhängigkeit von der Herkunft d.h. der Höhe über Meer ab. Dies erstaunt kaum, werden doch die allgemeinen Klimabedingungen mit zunehmender Höhe extremer, die Vegetationszeit ist kürzer, durch Bodenbewegungen können Pflanzen geschädigt werden und aufgrund der einseitigen Bodenverhältnisse und gehemmten Bodenentwicklung herrscht oft eine geringe Wasser- und Nährstoffkapazität (LANDOLT 1984). Die Möglichkeit, genügend Ressourcen zu bilden und in die Samen einzulagern, wird damit schlechter und unterliegt auch grossen Schwankungen je nach Wetterlage. LANDOLT (1967), der höhenvikarierende Sippen bzw. Arten im Gebiet von Davos untersuchte, berichtete allerdings, dass die höhergelegenen Arten jeweils grössere Samen besitzen, z.B. *Anthyllis alpestris* gegenüber *A. vulneraria* oder *Lotus alpinus* gegenüber *L. tenuis*. Dieser Befund führte er auf genetische Anpassungen zurück. Er folgerte, dass an Standorten mit erschwerten Assimilationsbedingungen ein grösserer Nährstoffvorrat für

Keimlinge vorteilhaft ist. Im Gebirge ist die Assimilation wegen den kühlen Temperaturen niedrig, die Bildung von weniger, dafür grösseren Samen bzw. Früchte der meisten Gebirgssippen lassen sich daraus erklären. Die Aussagen von LANDOLT stehen nicht unbedingt im Widerspruch zu der vorliegenden Arbeit. Hier wurden nur die Samen einer einzelnen Art bzw. Sippe über einen Bereich von wenigen hundert Metern Höhenunterschied in der alpinen und allenfalls subalpinen Stufe untersucht. LANDOLT untersuchte dagegen verschiedene höhenvikarierende Arten mit Verbreitung in der kollinen Stufe bzw. der subalpinen oder alpinen Stufe. Im Verbreitungsgebiet einer bestimmten Art werden also offenbar kleinere Samen gebildet, je schwieriger die Bedingungen werden. Interessante Einzelheiten bringen in dieser Beziehung die Samenuntersuchungen an Material von Clavadel und Zürich. Obwohl die Bedingungen in diesen Versuchsanlagen für die Pflanzen optimal sein sollten, wurden kleinere Samen gebildet als in den natürlichen höhergelegenen Populationen. Offenbar stellten die tiefergelegenen Versuchsflächen für die an grosse Höhe angepassten Individuen ebenfalls einen schwierigeren Standort dar. Allerdings stellte SCHÜTZ (1988) in ähnlichen Untersuchungen fest, dass die Samen einiger Grasarten im Versuchsgarten von Zürich deutlich grössere und besser keimende Samen produzierten. Diese Problematik sollte deshalb noch weiter untersucht werden, da sich aus den bisherigen Daten kein einheitliches Verhaltensbild ergibt.

Das Samengewicht und die Keimfähigkeit und damit das Keimverhalten, stehen in kausalem Zusammenhang (HARPER et al. 1970): Leichte Samen einer Art scheinen schlechter zu keimen als schwerere und es wird vermutet, dass eine Verkleinerung der Samen und eine Verdickung der Samenschale die Langlebigkeit der Samen erhöhen dürfte. Dieser Zusammenhang konnte in der vorliegenden Arbeit erhärtet werden: Bei allen untersuchten Arten keimten jeweils kleinere Samen tendenziell schlechter als grössere. Sogar innerhalb der ganzen Familie der Leguminosen keimten Arten mit kleineren Samen schlechter als grössere. Allerdings gab es auch Ausreisser wie *Trifolium alpinum,* welcher über sehr grosse und doch sehr schlecht keimende Samen verfügt. Dies zeigt deutlich, dass das Keimverhalten sehr mannigfaltig sein kann, offenbar von verschiedensten Faktoren abhängig ist und erst nach eingehenden, langfristigen Untersuchungen völlig erfasst werden kann.

Das Verhalten der Samen aus Silikat- und Karbonatpopulationen der gleichen Art im Labor war unterschiedlich. Beispielsweise keimten die Samen der Karbonatpopulationen von *Trifolium badium* und *T. nivale* besser als diejenigen von den Silikatpopulationen. Ähnliches Verhalten wurde auch

bei *Carex sempervirens* (FOSSATI 1980) und bei *Lotus alpinus* (URBANSKA et al. 1979) gefunden. In der vorliegenden Arbeit konnte letzterer Befund nicht bestätigt werden, Silikat- und Karbonatpopulationen von *Lotus alpinus* keimten etwa gleich gut.
Für *Lotus alpinus* und *Oxytropis campestris* von Karbonat wurden deutlich grössere und schwerere Samen nachgewiesen. Bei allen anderen untersuchten Arten wurden zumindest als kleinste und leichteste Samen jeweils solche von Silikatpopulationen gefunden. Die Samengrösse beziehungsweise das Verhältnis Samenschale-Embryo ist aber eng mit dem Keimverhalten verbunden (HARPER et al. 1970, HALLORAN und COLLINS 1974, BHAT 1973). Dieser Zusammenhang lässt mehrere Erklärungsmöglichkeiten zu.
Im allgemeinen werden Karbonatstandorte als Extremstandorte betrachtet, wo die Bedingungen für Pflanzen schlechter sind als auf Silikatstandorten (GIGON 1971). Für Leguminosen trifft dies allerdings nur bedingt zu. Nach LANDOLT (1984) sind diese auf sauren Böden mehrheitlich nicht zu finden, da dort eine gut funktionierende Symbiose zwischen Pflanze und Knöllchenbakterien nicht möglich ist. Im Untersuchungsgebiet wurden auch auf verschiedenen Silikatstandorten Leguminosen und auch Wurzelknöllchen gefunden. Trotzdem könnte obiger Zusammenhang ein Grund sein für die Ausbildung von grösseren und schwereren Samen auf Karbonatstandorten, was auch die bessere Keimfähigkeit der Leguminosen auf solchen Standorten, erklären könnte.
Die deutlichen Grössenunterschiede der Samen bei *Lotus alpinus* im Gebiet von Davos wurden schon von URBANSKA (1979) beobachtet. Die Erklärung hierfür dürfte teilweise mit der Polyploidiestufe zusammenhängen: Die meisten Karbonatpopulationen sind tetraploid (2n=24) und die Silikatpopulationen diploid (2n=12). Die Samengrösse ist hier also nicht direkt mit dem unterschiedlichen Muttergestein verbunden. Möglicherweise könnte ein indirekter Zusammenhang bestehen: Die polyploiden Populationen auf Karbonat bilden grössere Samen, die besser keimen. Das wiederum ist auf der lückigen Karbonatvegetation günstiger, da an vielen Orten Schutzstellen für eine erfolgreiche Keimung und Etablierung vorhanden sind.
Die unterschiedlichen Keimungsstrategien von alpinen Pflanzen werden also zweifellos von verschiedenen Faktoren beeinflusst. Teilweise lassen sich die Unterschiede im Keimverhalten auf die Vielfalt von allgemeinen Standortbedingungen zurückführen. Die allgemeinen ökologischen Faktoren, wie Klima, Nährstoffgehalt und edaphische Verhältnisse, sowie Mikrotopographie des Geländes, Feinerdegehalt und Wasserangebot können die Grösse der Samen, sowie die Dicke der Samenschale und somit das Keimverhalten der

Leguminosen beeinflussen. Es ist äusserst schwierig zu entscheiden, ob unterschiedliches Keimverhalten rein auf solche äussere Einflüsse zurückzuführen ist oder ob sich genetische Unterschiede in den verschiedenen Populationen und Arten herausgebildet haben. Versuche mit Pflanzen von beiden Muttergesteinen unter kontrollierten, identischen Bedingungen könnten hier Klarheit schaffen.

Viele Arten, die an Standorten mit kurzer Vegetationsperiode vorkommen, keimen schnell und gut (FOSSATI 1980). Dies ist eine günstige Strategie, wird doch die Vegetationsperiode so maximal ausgenutzt. Weiter wurde verschiedentlich festgestellt, dass Samen von Pflanzen aus geschlossener Vegetation schlechter keimen als solche von Pflanzen offener Flächen. Viele Autoren vertreten dann auch die Auffassung, dass die Fortpflanzung durch Samen auf offenen Flächen erfolgsversprechender ist (FOSSATI 1980, CALLAGHAN und EMANUELSON 1985, GASSER 1986, MURRAY 1987). Durch die verzögerte Keimung über mehrere Jahre kann die Wahrscheinlichkeit erhöht werden, dass ein Keimling einer bestimmten Pflanze eine günstige Etablierungsstelle findet. Keimen alle Samen zusammen, so ist die Chance gross, dass durch ungünstige Umweltbedingungen sämtliche Nachkommen eines Jahres eingehen. Es spricht deshalb einiges dafür, dass eine genetische Selektion, bei Pflanzen in geschlossenen Rasen und an Standorten langer Schneebedeckung, in Richtung ausgeprägter Keimruhe und Langlebigkeit stattgefunden hat. Dies würde im Laufe der Zeit zur Bildung von Rassen mit kleineren Samen und dickerer Samenschale führen. Für die untersuchten Populationen liess sich aber in der Regel keine eindeutige Aussage machen.

Bei den verschiedenen Lagerungen der Samen konnte der Einfluss der Temperatur auf den Verlust der Lebensfähigkeit der trocken gelagerten Samen sehr deutlich gezeigt werden. Bei allen untersuchten Arten konnte eine erhöhte Mortalität bei trockener Lagerung bei Zimmertemperatur gegenüber der Lagerung im Kühlschrank nachgewiesen werden. Dies bestätigte frühere Ergebnisse einiger Autoren (VILLIERS 1973, WAREING 1966). Sie stellten fest, dass Samen im Boden eine geringere Abnahme der Lebensfähigkeit aufweisen, als luftgetrocknete Samen. VILLIERS (1972, 1974) vermutete, dass für die Abnahme der Lebensfähigkeit im trockenen Zustand eine Anhäufung von Membran- und Chromosomendefekten, welche in trockenem Zustand nicht repariert werden können, verantwortlich ist. Solche Defekte können mit einer gewissen Zufallswahrscheinlichkeit in jeder Zelle auftreten. Sobald eine gewisse Zahl von Zellen betroffen ist, verliert der Samen seine Lebensfähigkeit. ROBERTS (1972) stellte fest, dass die Mortalität bei trockener Lagerung mit

grösserer Wärme und höherer Luftfeuchtigkeit zunimmt.
Die Samen im Boden zeigten eine bessere oder gleich gute Lebensfähigkeit wie im Kühlschrank. Nach Meinung von VILLIERS (1974) wird die Dauer der Lebensfähigkeit im Boden nur durch das Aufrechterhalten der Keimruhe bestimmt. Die wichtigste Todesursache sieht er dann auch im Zusammenbrechen der Keimruhemechanismen zur falschen Zeit. Die Samen sind oft gut mit Wasser versorgt und nur die Keimruhe verhindert die Keimung. Solche Samen können auftretende Zelldefekte durchaus reparieren. Dieser Aspekt der längeren Lebensfähigkeit von gequollenen Samen im Boden könnte auch bei den untersuchten Leguminosen eine Rolle, obwohl sie in der Regel nach der Wasseraufnahme sofort keimen. Nach DOUGLAS (1965) verharren viele Samen bei der Lagerung im feuchten Boden aufgrund des höheren CO_2-Gehaltes längere Zeit in Keimruhe. So liess sich bei den beiden untersuchten Leguminosen mit grossen Samen eine höhere Lebensfähigkeit bei den im Boden eingegrabenen Samen nachweisen.
Die über längere Zeit dauernde Keimruhe von Samen im Boden ist die Voraussetzung zur Bildung einer dauerhaften Samenbank (THOMPSON und GRIME 1979, URBANSKA 1992). Die vorliegenden Untersuchungen lassen vermuten, dass die Leguminosenarten mit relativ grossen und im Labor einigermassen gut keimenden Samen keine dauerhaften Samenbanken bilden können und damit zum Samenbank-Typ II, d.h. der winterlichen Samenbank (THOMPSON und GRIME 1979) gehören. Die Samen verharren nach der Trennung von der Mutterpflanze vorerst in angeborener Keimruhe, die unter Umständen in eine aufgezwungene und induzierte Keimruhe übergehen kann. Möglicherweise spielen auch verschiedene Keimruhemechanismen gleichzeitig eine Rolle. Im Frühjahr keimen dann alle Samen, wobei die Fähigkeit bei sehr tiefen Temperaturen zu keimen wichtig ist. Dieses Verhalten konnte für *Astragalus frigidus* und *Oxytropis jacquinii* nachgewiesen werden. Während des Winters wurde die Samenschale durch Pilze und Bakterien nahezu vollständig abgebaut.
Die Leguminosenarten mit kleineren Samen wiesen eine stärkere, angeborene Keimruhe auf, die mehrere Jahre bestehen bleiben konnte. Sobald aber die Samenschale beschädigt wird, keimen auch diese Samen sofort, und zwar unabhängig von der Jahreszeit. Die Untersuchungen im Labor zeigten, dass kleine Samen auch bei 0°C fast vollständig keimten. Allenfalls könnte die fehlende Feuchtigkeit eine aufgezwungene Keimruhe verursachen. Da an alpinen Standorten der Boden in nicht geschlossenen Rasen durch Barfrost und Eisnadelbildung oft relativ stark umgewälzt wird und Beschädigungen der Samen-

schale dadurch häufig sind, ist im allgemeinen nicht mit einer langen Ruhezeit zu rechnen. Die Leguminosenarten mit kleinen Samen dürften trotzdem dauerhafte Samenbanken bilden können, die nach THOMPSON und GRIME (1979) wohl am ehesten zum Typ III zu rechnen wären.
Meine Untersuchungen an Samenbanken von natürlichen Populationen bestätigten das oben gezeichnete Bild nur teilweise. Weiterführende Arbeiten in diesem Bereich wären erwünscht, da nur eine geringe Anzahl Proben genommen wurde. Bei *Astragalus frigidus* und *Oxytropis jacquinii* wurden nur vereinzelte Samen im Boden gefunden. Vergleicht man aber die Samenproduktion im Untersuchungsjahr mit der vorgefundenen Samenbank, so kann man feststellen, dass die geringe Anzahl Samen einem grossen Anteil der jährlich produzierten lebensfähigen Samen entspricht. Möglicherweise werden aber in klimatisch günstigeren Jahren grössere Samenmengen gebildet. Bei *Trifolium badium* konnten grössere Samenmengen im Boden gefunden werden, es kann somit auf eine dauerhafte Samenbank geschlossen werden. Bei *Trifolium thalii,* der kleine Samen besitzt, wurden trotz einer sehr grossen Produktion an lebensfähigen Samen im Boden nur ganz vereinzelte Samen aufgefunden. HATT (1990, 1991), der die Samenvorräte unter natürlichen Rasen untersuchte, fand sowohl im Frühling wie im Herbst Samen von *Anthyllis alpestris*. In experimentellen Aussaaten mit Leguminosen wurden sowohl in der vorliegenden Arbeit wie auch in den Untersuchungen von SCHÜTZ (1988) neue Keimlinge während vier Jahren beobachtet. Diese beiden Befunde deuten wiederum auf dauerhafte Samenbanken hin. Zusammenfassend kann gesagt werden, dass alpine Leguminosensamen zumindest von einem Teil der Arten dauerhafte Samenbanken bilden können, obwohl sie meistens nur aus wenigen Samen bestehen dürften.
Das Keimverhalten mit zunehmendem Alter der im Kühlschrank gelagerten Samen in den drei Untersuchungsjahren wies nur geringe Unterschiede auf. Die Keimfähigkeit der kleinen Samen nahm tendenzmässig eher zu. Dies ist leicht dadurch erklärbar, dass die Samenschalen im Laufe der Zeit etwas spröder und damit wasserdurchlässig wurden. Die grösseren Samen wiesen tendenzmässig eher geringere Keimungsraten auf, was allenfalls auf die Ausbildung einer induzierten Keimruhe hindeuten könnte. Die Lebensfähigkeit der Samen, durch Keimungversuche mit skarifizierten Samen getestet, nahm während den drei Beobachtungsjahren kaum ab. Nur bei *Astragalus frigidus,* welcher grosse Samen besitzt, wurde ein Abfallen der Lebensfähigkeit offensichtlich. Dies erstaunt kaum, wurde doch gerade bei dieser Art nachgewiesen, dass Samen im Boden nur für einen Winter überleben und anschliessend

vollständig keimen. Eine ausgedehnte Lebensfähigkeit der Samen ist damit unnötig. Es lässt sich allgemein vermuten, dass alpine Leguminosen mit kleinen Samen und einer starken Keimruhe langlebiger sind, während Leguminosen mit grossen Samen und einer schwachen Keimruhe eher über eine geringe Lebensfähigkeit verfügen. SCHÜTZ (1988) und URBANSKA et al. (1987) konnten für *Anthyllis alpestris,* welcher auch ziemlich grosse Samen hat, im Verlaufe weniger Jahre eine Abnahme der Lebensfähigkeit feststellen. In der vorliegenden Arbeit konnte dies allerdings nicht bestätigt werden. Es wäre interessant die Prüfung der Lebensfähigkeit über einige Jahre weiterzuführen. Für genauere Angaben wäre es wichtig auch noch Untersuchungen mit Tetrazolium durchzuführen.

Die Lebensfähigkeit von skarifiziert gelagerten Samen nahm stärker ab als bei intakt gelagerten Samen. Es kann deshalb angenommen werden, dass auch eine vorsichtig ausgeführte Skarifikation gewisse Beschädigungen verursachen kann, die im Laufe der Zeit zum Tode führen kann. Zudem wird der Embryo möglicherweise, infolge des fehlenden Schutzes durch die Samenschale, anfälliger gegenüber Kranheitskeimen, wie Bakterien und Pilze.

Die Aussaatentwicklung im Felde wies grosse Unterschiede zwischen den beiden Untersuchungsorten Strela und Jakobshorn auf. Während sich die Ansaaten auf der Strela zum Teil recht gut entwickelten, überlebten auf dem Jakobshorn fast keine Pflanzen. Ähnliche Beobachtungen hat früher auch SCHÜTZ (1988) gemacht. Die Unterschiede sind auf die klimatischen und vor allem edaphischen Bedingungen zurückzuführen.

Beide Skipistenplanien dürften durch eine vollständige Profilkappung entstanden sein. Die Planierungsböden enthalten vor allem nahe der Oberfläche bedeutend mehr grobe Komponenten bzw. weniger Feinerdematerial und Humus als unplanierte Flächen. Der Humus dürfte wahrscheinlich beim Pistenbau durch tiefe Verbaggerung und Materialumschichtung grösstenteils verlorengegangen sein und seine Nährstoffreserven sind für die sich neuansiedelnde Vegetation nicht mehr verfügbar (vgl. MOSIMANN 1983, MEISTERHANS 1988). Die Feinerde wurde hauptsächlich im Profil nach unten verlagert, was besonders auf dem Jakobshorn anhand von Feinerdeansammlungen oberhalb grösserer Steine im untersuchten Profil gut sichtbar war. Diese Ergebnisse stimmen mit früheren Angaben von VOLZ (1986) überein. Die Menge an Nährstoffen dürfte dadurch entsprechend abgenommen haben. Verglichen mit unplanierten Flächen ist auf den untersuchten Planien drei- bis sechsmal weniger Stickstoff und zwei- dreimal weniger Phosphat vorhanden. Nach MOSIMANN (1983) kann eine Rekultivierung auf künstlich angelegten Pisten in-

nerhalb weniger Jahre höchstens dann Erfolg haben, wenn im Boden unter anderem genügend Stickstoff- und Phosphatreserven vorhanden sind.
Die beiden Skipistenplanierungen wiesen ausser dem unterschiedlichen Muttergestein vor allem bezüglich des Ton-Schluff-Gehaltes Unterschiede auf. Auf dem Jakobshorn ist nur ein sehr geringer Anteil dieser Fraktion im Oberboden zu finden. Sie entspricht etwa einem Sechstel gegenüber der ungestörten Vegetation und einem Viertel gegenüber der Planierung der Strela. Dies führt zu äusserst geringer Wasser- und Nährstoffkapazität und wie Beobachtungen zeigten, offenbar zu vermehrter Eisnadelbildung. Neben der ungünstigen Exposition in nordöstlicher Richtung dürfte dies der Hauptgrund für die schlechte Entwicklung der Ansaaten auf dem Jakobshorn sein.
Erwartungsgemäss wurden in den verschiedenen Aussaaten mit **skarifizierten** Samen mehr Keimlinge beobachtet als in den **unbehandelten** Vergleichsaussaaten. Der Saataufgang der skarifizierten Samen war bei allen untersuchten Arten während der gesamten Beobachtungsperiode von drei Jahren höher. Interessanterweise war die Mortalität der skarifizierten Samen aber so viel höher, dass in den meisten Fällen bei Abschluss der Untersuchungen auf den Flächen mit unbehandeltem Material eine höhere Überlebensrate verzeichnet werden konnte. Besonders auf dem Jakobshorn fiel dies auf. In skarifizierten Aussaaten konnten nach zwei Jahren nur bei wenigen Arten Überlebende gefunden werden, bei den unbehandelten Serien wurden dagegen bei den meisten Arten noch einige Überlebende gezählt. Diese Beobachtungen stimmen mit Berichten von SCHÜTZ (1988) überein. Der Grund könnte darin liegen, dass skarifizierte Samen bei Feuchtigkeit sofort alle miteinander keimten (vgl. SCHÜTZ 1988). Werden die Klimabedingungen für einige Tage schlecht oder treten andere ungünstige Ereignisse ein, so sind alle Keimlinge betroffen. Die unbehandelten Samen keimten über einen längeren Zeitraum, manchmal über einige Jahre verteilt, und die Wahrscheinlichkeit, dass sich ein Keimling zu einem günstigen Zeitpunkt etablieren kann, ist damit grösser. Laut SCHÜTZ (1988) ist es wichtig, dass besonders auf frischen Planierungen Samen verwendet werden, die sofort keimen und den Boden stabilisieren können. Es scheint aber günstiger, dies durch das Aussäen von Arten, die keine Keimruhe aufweisen, zu tun. Eine Skarifikation wäre allenfalls bei geeigneten, aber sehr schlecht keimenden Arten angezeigt, dabei sollte aber nur ein Teil der Samen skarifiziert werden. Bei den untersuchten Arten trifft dies lediglich auf *Trifolium alpinum* zu, alle anderen Arten keimten im ersten Jahr mindestens zu einem Drittel.
Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit lassen einige Aussagen bezüglich

dem **Zeitpunkt der Aussaat** im Felde zu. Nach Ansicht einiger Autoren (REIST 1986, RUDIN 1985, SCHÜTZ 1988) ist die Aussaat nach der Ausaperung in der alpinen Stufe am besten geeignet, da so die Winterfeuchtigkeit des Bodens noch ausgenutzt werden kann. SCHÜTZ (1988) berichtet weiter, dass vorbehandelte Samen nach einer Überwinterung nicht mehr keimten. In der vorliegenden Arbeit konnten dagegen verschiedentlich einzelne Keimungen von skarifizierten Samen auch nach einem oder mehr Jahren beobachtet werden. Auch in den Herbstaussaaten mit skarifizierten Samen konnten bei einigen Arten erhebliche Saataufgänge im Frühjahr beobachtet werden. Offenbar ist es möglich, dass einige Samen in induzierter Keimruhe über längere Zeit ruhen können. Allderdings waren die Verluste sehr gross. Auch Herbstaussaaten mit unbehandeltem Samengut waren gegenüber Frühsommeraussaaten weniger erfolgreich. Der Grund dürfte darin liegen, dass viele Samen bei wärmeren Temperaturen auch im Spätherbst keimen und während dem Winter absterben. Aus diesem Grund sind Frühsommeraussaaten empfehlenswerter. Zudem besteht beim Zeitpunkt im Herbst die Gefahr, dass ein früher Wintereinbruch die Aussaat verhindert (vgl. auch SCHÜTZ 1988).

Die Herkunft des Samenmaterials kann das Keimverhalten beeinflussen. Aufgrund der kreuzweisen Aussaatversuche auf der Strela und dem Jakobshorn lässt sich vermuten, dass sich bereits im engeren Untersuchungsgebiet von Davos edaphische Rassen herausgebildet haben, so dass die auf dem inkompatiblen Substrat ausgesäten Samen, geringere Etablierungschancen besitzen. Noch offensichtlicher wird dies anhand der Auspflanzversuche auf dem Jakobshorn, wo aus Samen aufgezogene Individuen verwendet wurden. Jene Pflanzen, die aus Samen von Karbonat hervorgegangen waren, überlebten auf Silikat bedeutend schlechter. Dies obwohl sie als gut entwickelte Jungpflanzen mitsamt etwas Gartenerde in die Piste eingepflanzt wurden. Die genetischen Anpassungen an die lokale Umwelt scheinen also recht eng zu sein. Auch MEHNERT (1985) und MEISTERHANS (1988) weisen daraufhin, dass sich bei Rekultivierungen nur die geeignetsten Rassen, die in bezug auf Höhenlage, Exposition, Gesteinsunterlage, Beschaffenheit der Bodenoberfläche etc. an den Standort angepasst sind, erfolgreich etablieren können.

Die Entwicklung der Jungpflanzen der verschiedenen Arten zeigte die typischen Wachstumsstrategien. In der Klimakammer wiesen vor allem die Arten mit Guerilla-Strategie und Phalanx-Pflanzen, die Sprossverbandsrosetten bilden, einen Zuwachs an neuen Trieben und ein relativ grosses expansives Wachstum auf. Diese Arten dürften daher in Renaturierungen auch am erfolgversprechendsten sein. Auf dem Jakobshorn traf dies allerdings nicht zu; hier

überlebte *Trifolium alpinum* am besten, obwohl diese Phalanx-Art über eine sehr langsame Entwicklung verfügt. Auf dem Jakobshorn war die Anpassung an den Standort offenbar entscheidender als der Wachstumstypus. Anders auf der Strela: Hier waren, mit Ausnahme von *Oxytropis jacquinii,* nur Guerilla-Arten oder Phalanx-Arten, die Sprossverbandsrosetten bilden, erfolgreich. Die Ergebnisse zeigen klar, dass bei Prüfung der Eignung von Arten für die ökologische Erosionsbekämpfung weitgehend aufgrund von allgemeinen Wachstums- und Lebensstrategien entschieden werden kann (vgl. SCHÜTZ 1988, URBANSKA 1986,1988,1989, URBANSKA et al. 1987, 1988). Dennoch stellt sich die tatsächliche Eignung erst in experimentellen Feldversuchen heraus.

Die Entwicklung der Jungpflanzen auf den mit Substrat angereicherten Böden bestätigte erneut frühere Aussagen: Nach URBANSKA und SCHÜTZ (1986) wird durch Düngung von Skipistenaussaaten hauptsächlich das oberirdische Wachstum und nicht die Entwicklung der Wurzeln gefördert (vgl. auch GRABHERR 1978, CERNUSCA 1986); dies konnte vor allem in den Klimakammerversuchen klar gezeigt werden. Die Pflanzen, die in der Skipistenfeinerde mit oberflächlicher Substratzugabe aufwuchsen, zeigten vor allem in obersten, gedüngten Wurzelbereich ein verstärktes Wachstum. Gerade diese oberste Bodenschicht ist im Felde aber besonders anfällig auf Frosthebung und Frostschäden. Bei einer allfälligen Düngung wäre also streng darauf zu achten, dass kein Überangebot an Nährstoffen entsteht. Nur so kann eine tiefe Durchwurzelung, also die erfolgreiche Etablierung der alpinen Pflanzen und die Stabilisierung des Bodens gewährleistet werden (vgl. URBANSKA und SCHÜTZ 1986, RUDIN 1985). Der mittelfristige Misserfolg vieler kommerziellen "Begrünungen" könnte unter anderem mit zu grossem Nährstoffeintrag zusammenhängen. TSCHURR (1992) beurteilt die Düngung von alpinen Pflanzen generell als ungünstig. Allerdings zeigen die vorliegenden Ergebnisse durchaus auch auf, dass eine Düngung bzw. ein Ausbringen von wenig Substrat vor allem in extremen Situationen positive Auswirkungen haben kann. Die Pflanzen, denen ein wenig Bodensubstrat zugegeben worden war, wiesen sowohl im Laborversuch wie in Aussaaten auf den Skipisten eine deutlich grössere Biomasse auf. Eine äusserst sparsam dosierte Düngung scheint also für die Etablierung von alpinen Pflanzen durchaus förderlich zu sein. NASCHBERGER und KÖCK (1983) sowie FLORINETH (1984) empfehlen organischen Dünger dem mineralischen vorzuziehen. Auch ist die Biomasse der Bodenmikroflora, der Ciliaten und Nematoden auf organisch gedüngten Flächen in der Regel höher als auf mineralisch gedüngten (INSAM und HASELWANDTER 1985, LUFTENEGGER et al. 1986).

Auch die physikalischen Eigenschaften des Bodens spielen offenbar eine wichtige Rolle bei der erfolgreichen Aussaatentwicklung. Durch die Zugabe von Substrat können sie verbessert werden. So wurden beispielsweise die rund 7 cm tief eingegrabenen Flächenbegrenzungen aus Kunststoff bei normalen Flächen innerhalb weniger Herbstwochen durch Frosthebung an die Oberfläche gedrückt. Auf den Flächen mit Substrat blieben die Rasenkanten im Boden. Entsprechend wurden auch die Keimlinge weniger geschädigt. Die Frosthebung dürfte die wichtigste Todesursache für die Keimlinge und Jungpflanzen sein: Die Wurzeln werden exponiert und können die Pflanze nicht mehr mit genügend Wasser versorgen (vgl. auch HEDBERG 1964, MARK 1965, RYSER 1991).

Interessant ist auch die Reaktion der ausgepflanzten Individuen auf eine Düngung. Die Pflanzen, die aus Samen von Karbonatpopulationen hervorgegangen waren, zeigten in dieser Hinsicht ein deutlich anderes Verhalten wie diejenigen Pflanzen von Silikatpopulationen. Die Zuwachsrate an neuen Trieben und auch das Überleben war bei den Karbonatpopulationen signifikant geringer. Nur bei *Trifolium nivale* überlebten die Pflanzen der Silikatpopulationen schlechter. Gesamthaft gesehen ist die Düngung für die an den Silikatstandort angepassten Pflanzen von einigem Nutzen, während die von Karbonat stammenden Pflanzen durch eine Düngung eher noch schneller absterben. Auch dieser Versuch zeigte, dass die genetische Anpassung der verschiedenen Populationen an ihren Standort recht eng sein kann.

Die vorliegende Arbeit stellt prinzipiell Grundlagenforschung dar, bringt aber auch einige Hinweise bezüglich der **Eignung von Leguminosen zur biologischen Erosionsbekämpfung** und für allgemeine Verfahren bei umweltgerechten Renaturierungen. SCHÜTZ (1988) empfiehlt für die Zusammensetzung einer geeigneten Saatmischung einerseits Arten, die nach der Aussaat sofort keimen, andererseits Arten, die über mehrere Jahre verteilt keimen, sowie Arten, die allgemein zu starkem klonalem Wachstum neigen. Laut BRADSHAW und CHADWICK (1980) können Leguminosen bei einer Rekultivierung je nach ihrer Dichte Düngergaben teilweise oder ganz unnötig machen. MEISTERHANS (1988) empfiehlt aus diesem Grund für das Saatgut *Lotus alpinus* auf saurem Silikat, *Anthyllis alpestris* auf Dolomit und *Trifolium nivale* auf beiden Gesteinstypen. Auch STIMPFLI (1985) schlägt *Lotus alpinus* als geeignete Art vor. In der vorliegenden Untersuchung können aufgrund der Entwicklung im Felde auf Karbonat *Anthyllis alpestris, Hippocrepis comosa, Lotus alpinus, Oxytropis jacquinii* und *Trifolium nivale* empfohlen werden, auf Silikat *Trifolium alpinum* und *Lotus alpinus*. *Hedysarum obscurum* zeigte auf dem Ja-

kobshorn zwar eine der höchsten Saataufgangsraten und Überlebensraten in den zweijährigen Auswertungen. Dies ist aber hauptsächlich auf die grossen Samen und die damit zusammenhängenden grossen Nährstoffvorräte zurückzuführen. Im dritten Jahr überlebten nur noch sehr vereinzelte Jungpflanzen. Die fünf *Trifolium*-Arten mit sehr kleinen Samen, *Trifolium badium, T. nivale, T. pallescens, T. repens* und *T. thalii*, konnten sich nur selten auf der feinerde-, humus- und nährstoffarmen Skipistenplanie etablieren. Aufgrund ihres im Labor beobachteten expansiven Wachstums dürften sie aber auf Renaturierungsflächen, wo der Oberboden erhalten blieb, recht erfolgreich sein. Für den Rohboden als völlig ungeeignet erwiesen sich *Astragalus frigidus, Hedysarum obscurum* und *Oxytropis campestris*.

URBANSKA und SCHÜTZ (1986) weisen auf die grosse Bedeutung geeigneter Schutzstellen bei Renaturierungen hin. Auf einer vegetationslosen Skipistenplanierung sind solche Schutzstellen selten. Durch die Verwendung von Abdeckungen wie z.B. Curlex® oder Jute können neue Schutzstellen geschaffen und so die Etablierung und Dichte der Keimlinge gefördert werden. Im weiteren wurde auch eine erhöhte Einwanderung von Samen in die geschützten Flächen beobachtet (TSCHURR 1992, HASLER 1988, SCHÜTZ 1988, GASSER unveröff.). Als positive Effekte konnten in der vorliegenden Arbeit bei Curlex®-Abdeckungen geringere Temperaturextreme, verminderte Abkühlung in der Nacht und damit niedrigere Frostgefahr und eine geringfügige Verbesserung der Wasserspeicherung nachgewiesen werden. Negativ dürfte sich vor allem die Beschattung auswirken. Bei zu dichtem Material konnten oft vergilbte und etiolierte Pflanzen beobachtet werden (vgl. FLÜELER 1988). Auch waren die Blätter der meisten Pflanzen grösser als in den ungeschützten Aussaaten. Möglicherweise wird dadurch die Frosthärte beeinträchtigt, was sich im Herbst negativ auswirken könnte. In den Aussaaten konnte klar gezeigt werden, dass Curlex® und Jute-Abdeckungen das Überleben der Keimlinge und Jungpflanzen positiv beeinflussten. Die feine, dreidimensionale Struktur des Curlex® war dabei dem grobmaschigen, eng auf dem Boden anliegenden Jutenetz offenbar überlegen. SCHÜTZ (1988) stellte in ähnlichen Versuchen übereinstimmend fest, dass das Überleben auf den mit Curlex® geschützten Flächen signifikant besser war, als auf den offenen Flächen. Der Saataufgang war allerdings geringer, was er auf die Beschattung zurückführte.

Die vorliegende Arbeit zeigt aber ebenso klar, dass die Abdeckung mit Curlex® auf der Skipiste vom Jakobshorn keineswegs genügte: Obwohl das Überleben anfangs wesentlich besser war als ohne Abdeckung, starben zum Schluss fast alle Pflanzen ab. Die Resultate zeigen eindrücklich, dass in sol-

chen extremen Verhältnissen eine Renaturierung ohne Saatbeetbearbeitung kaum möglich ist. Offenbar werden durch die Saatbeetanreicherungen mit Substrat weitere Schutzstellen geschaffen, so dass auch ein Ausbringen von geringen Substratmengen die Ansaaten günstig beeinflussen kann. Dabei dürften die physikalischen Komponenten und nicht erhöhte Düngerzugaben im Vordergrund stehen.
Die oben angeführten Hinweise dürfen keinesfalls als fertige Rezepte für die Renaturierungen von grossflächigen Skipistenplanierungen betrachtet werden. Es ist nachdrücklich zu fordern, dass keine neuen Skipisten in Gelände anzulegen sind, wo grössere Planierungen erforderlich sind. Auch nach den vom EIDG. DEPARTEMENT DES INNEREN (1979) erlassenen Richtlinien sollen landschaftliche Eingriffe unterbleiben, welche zur Schaffung von Skigebieten in ungeeignetem Gelände dienen. Allenfalls punktuelle Geländeanpassungen zur Entschärfung gefährlicher Stellen könnten verantwortet werden (LANDOLT 1983). Solche kleinere Geländeeingriffe sollten an die Auflage gebunden werden, dass sie durch ökologisch vertretbare Methoden renaturiert werden müssen (URBANSKA et al. 1987, URBANSKA 1990, HASLER 1988, URBANSKA und HASLER in Vorb.).

ZUSAMMENFASSUNG

Das Keimverhalten und die Jungpflanzenentwicklung wurde bei 14 alpinen Leguminosenarten aus 65 Populationen untersucht. Die Arbeit umfasst Untersuchungen der Samen, Keimungsversuche unter kontrollierten Bedingungen, Beobachtungen im Gewächshaus und im Garten, sowie Ansaaten und Auspflanzungen auf planierten Skipisten in der alpinen Stufe von Davos. Die Feldaussaaten wurden zum Teil mit Curlex®- oder Jute-Decken geschützt und teilweise wurden den Versuchsflächen Substrate oder Dünger beigefügt.
Das Keimverhalten der untersuchten Arten wurde durch **Diversität** und **Variabilität** gekennzeichnet. Ohne Vorbehandlung keimten die Samen der allermeisten Arten mässig. Bei wenigen Arten war die Keimung gut, bei einigen weiteren - sehr schlecht. Diese Verhaltensmuster sind auf die verschiedene Ausprägung der **angeborenen** Keimruhe aufgrund einer wasser- und gasundurchlässigen Samenschale zurückzuführen.
Die **induzierte** Keimruhe trat bei Samen auf, die unter offenbar ungünstigen Bedingungen gelagert wurden und bei Samen im Boden gegen Ende der Vegetationsperiode.
Die **aufgezwungene** Keimruhe wurde in den Feldversuchen beobachtet. Dieser Keimruhetyp dürfte bei den Leguminosen hauptsächlich durch Trockenheit im Boden, teilweise auch durch tiefe Temperaturen verursacht werden.
Arten mit grossen Samen wiesen eine geringe, Arten mit kleinen Samen eine ausgedehnte angeborene Keimruhe auf. Die Samengrösse nahm mit zunehmender Höhe über Meer ab. Damit verfügen Samen von höhergelegenen Standorten über eine stärkere Keimruhe.