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

Herausgeber: Geobotanisches Institut, Stiftung Rübel (Zürich)

Band: 111 (1992)

Artikel: Experimentelle Untersuchungen über klonal wachsende alpine Leguminosen = Experimental studies on clonal growth of alpine Leguminosae

Autor: Hasler, Andreas Reto

Kapitel: 5: Diskussion

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-308975

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: 15.07.2025

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

5. DISKUSSION

Die vorliegende Arbeit befasst sich vor allem mit Wachstums- und Entwicklungsvorgängen auf der Ebene der biologischen Individuen. Das Interesse galt zudem auch der aufkommenden Dynamik der experimentellen Populationen, die mit ihrem zunehmendem Alter aufkam.

Wachstum ist eine quantitative Grösse, die auf der Individuumebene eine Folge der Entwicklung von Meristemen ist. Es kann in fünf Typen unterteilt werden: Anfangs-, Etablierungs-, expansives, regeneratives und reproduktives Wachstum (URBANSKA 1992), wobei zumindest einige Typen selten isoliert auftreten. Wachstum irgendeiner Art ist die Voraussetzung für eine *Entwicklung*, welche ein qualitativer Prozess ist und bei dem das Individuum meist von einem Zustand in einen anderen übergeht. Wachstum und somit auch Entwicklung verlaufen diskontinuierlich, sowohl bei der Entstehung und der Regeneration von Individuen, als auch innerhalb eines Jahreszyklus etablierter Pflanzen. Gerade im ersten Fall entstehen typische Entwicklungsschritte; dies führte zum Konzept der Altersentwicklungsklassen ("age-states", RABOTNOV 1945, 1950). In der alpinen Stufe hat sich eine weitergefasste Einteilung nach Entwicklungsklassen bewährt (GASSER 1986), die auch in der vorliegenden Arbeit angewendet wird.
Untrennbar mit Wachstum bzw. Entwicklung verbunden ist der Tod. Beide Prozesse sind essentielle Voraussetzung für das Aufkommen einer *Dynamik* der Individuen. Dynamik beinhaltet neben der räumlichen insbesondere eine zeitliche Komponente und ist somit eigentliche Ebene demographischer Prozesse. Populationsdynamik basiert auf und ist Spiegelbild der Dynamik einzelner Individuen, wie sich auch bei den untersuchten Arten zeigte.

Etablierungswachstum tritt während der Entwicklung eines Keimlings zur Jungpflanze auf und unterliegt einesteils einer genetischen Fixierung und wird anderenteils durch Umweltfaktoren beeinflusst.
Die genetische Komponente kam beim Vergleich des Verhaltens verschiedener Leguminosen bei identischen Bedingungen zum Ausdruck: Es traten arttypische Unterschiede in der Überlebensrate sowie in der Zeitspanne bis zur vollständigen Etablierung auf. Solche Unterschiede wurden schon mehrfach auch für taxonomisch eng verwandte Arten gefunden (FOSSATI 1980, WEILENMANN 1980, 1981, SCHÜTZ 1988). Darin äussern sich unterschiedliche Stra-

tegien der Raumbesetzung: Für die hier untersuchten Arten mit hoher Überlebensrate, zum Beispiel *Trifolium badium* oder *Anthyllis alpestris,* scheint Fortpflanzung mittels Samen eine Alternative zur vegetativen Ausbreitung und allenfalls Vermehrung zu sein. Das schnelle Wachstum und die entsprechend frühe Etablierung solcher Pflanzen deuten genauso in diese Richtung wie das laut FLÜELER (1988, 1992) gute Keimungspotential aller Leguminosen. Arten mit grosser Mortalität in der Etablierungsphase wie zum Beispiel *Trifolium pallescens* und *Astragalus frigidus* stützen dagegen stärker auf eine vegetative Nischeneroberung ab. Dass gerade diese Arten langsames Wachstum und einen geringen Ramet-Umsatz haben, bestätigt die Annahme. Auffallend ist zudem, dass zwei Arten, die in steinigen Standorten und auch auf Graten wachsen (*Trifolium pallescens, Oxytropis campestris*), ein geringes Etablierungspotential besitzen. Ein Zusammenhang mit dem Habitat - an diesen Orten sind die Bedingungen für eine erfolgreiche Keimung und Etablierung speziell schwierig - kann somit angenommen werden. Ähnliches fand auch FOSSATI (1980) bezüglich der Keimungsrate und -geschwindigkeit. Eine Ausnahme bildete in meinen Untersuchungen *Trifolium alpinum*, das aufgrund seiner geringen Wachstumsgeschwindigkeit nicht bei den erfolgreichen Etablierern erwartet worden wäre.
Die externe Beeinflussung des genetischen Musters der Etablierungsphase zeigt sich im weitaus geringeren Etablierungserfolg in der alpinen Stufe unter natürlichen Bedingungen (PROCK 1990). Dafür verantwortlich sind nicht chemische Faktoren des Bodens wie Basen- oder Nährstoffarmut (WEILENMANN 1981), sondern klimatische und physikalische Faktoren wie hohe Temperaturen und Trockenheit einerseits und Frosthebung andererseits (FOSSATI 1980). Diese von der Natur her bereits schwierigen Bedingungen sind in Skipistenplanien noch extremer geworden (z.B. SCHÜTZ 1988, FLÜELER 1992).

Regeneratives Wachstum umfasst Wundverheilung sowie den Ersatz abgestorbener Organe. Die beiden Prozesse laufen nach einer Beschädigung gleichzeitig ab. Allerdings verläuft der Kraftaufwand dafür nicht parallel: Eine erste Phase ist vorwiegend der Wundverheilung gewidmet. Mass dafür ist die Modulsterblichkeit, da eine die Kraftreserven übersteigende und damit erfolglose Wundverheilung zum Tod des Moduls führt. Später nimmt der Ersatz abgestorbener Pflanzenteile mehr Kraft in Anspruch. Dieser Aspekt des regenerativen Wachstums ist eigentlich eine Sonderform des expansiven Wachstums, da damit eine räumliche Vergrösserung des Individuums verbunden ist. Bei klonal wachsenden Pflanzen wird dieser Teil aufgrund der Rametpro-

duktion beurteilt. Ein Regenerationserfolg wird also sowohl an der Überlebensrate der Module als auch an der Rametproduktion gemessen. Im Laufe der vorliegenden Arbeit konnte bei den Einzelrametklonierungs-Versuchen (SRC) der Vorgang der Kräfteumverteilung schön gezeigt werden, indem Ausfälle zumindest vorwiegend in den ersten vier Versuchswochen auftraten; eine eigentliche Rametproduktion setzte demgegenüber auch bei Gruppe I-Arten meist verzögert nach etwa zwei Wochen ein. Ähnliche Resultate waren schon zuvor verschiedentlich gefunden worden (z.B. URBANSKA et al. 1987, HASLER 1988, TSCHURR 1988, GASSER 1989, WILHALM 1990).
Insgesamt wurde wiederum eine genetische und eine durch die Umwelt bestimmte Komponente des Regenerationswachstums deutlich: Genetisch vorgegeben ist das Regenerationspotential der Arten, welche die maximale Regenerationsfähigkeit bei optimalen Bedingungen bestimmt. In erster Linie äusserte sich die genetische Fixierung bei den Leguminosen in den unabhängig von der kleinstandörtlichen Herkunft der Pflanzen arttypischen Reaktionen. Diese fielen unbesehen der nahen Verwandtschaft der Arten sehr divers aus. Wie schon TSCHURR (1990) feststellte, hat die Fixierung also keinen direkten kausalen Zusammenhang mit der Taxonomie, sondern vielmehr mit der Wuchsform bzw. Strategie der Arten: Die besseren Resultate der Guerilla-Strategen hängen damit zusammen, dass mit zunehmender räumlicher Ausdehnung die Gefahr der zufälligen Abtrennung von Klonteilen steigt und die Pflanzen entsprechend darauf eingerichtet sind. Ausserdem ist die physiologische Integration tendenziell geringer als bei Phalanx-Strategen. Dies zeigten SCHMID und BAZZAZ (1987) anhand verschiedener *Aster*- bzw. *Solidago*-Arten und auch STÖCKLIN (1992) gelangte zum gleichen Schluss. Aber auch die Phalanx-Strategen sind in unterschiedlichem Mass physiologisch integriert, was in den verschiedenen Wuchsformen erkenntlich ist (HARTMANN 1957): Je geringer die Adventivwurzelbildung, desto grösser die gegenseitige Abhängigkeit, desto kleiner das Regenerationsvermögen, was bei meinen Versuchen eindrücklich gezeigt werden konnte. Das gleiche Ergebnis fand TSCHURR (1992), und auch in FLÜELER und HASLER (1990) wurde ein Zusammenhang zwischen der Reaktion nach Klonierung und Wurzelmorphologie erkannt.
Das Regenerationspotential kann zu Jahresbeginn am besten ausgeschöpft werden; später im Jahr wird es sowohl durch interne als auch durch umweltbedingte Faktoren modifiziert, und zwar konsequent in Richtung Potentialverminderung. Als interne Faktoren sind beispielsweise die Umlagerung von Kräften auf andere Arten des Wachstums, in denen sie gebunden bleiben (KOZLOWSKI 1991), zu nennen. Extern fallen insbesondere die hohen Tem-

peraturen ins Gewicht. Entsprechend wurde bei vielen hier geprüften Arten eine ausgeprägte Variabilität in der Reaktion auf die Klonierung gefunden. Dasselbe berichteten schon andere Autoren von verschiedenen alpinen Arten (z.B. TSCHURR 1987, 1988, GASSER 1989). Auch KEIGLEY (1988) stellte fest, dass einige Arten wie zum Beispiel *Arctostaphylos uva-ursi* und *Shepherdia canadensis* bei einer Fragmentation anfangs Vegetationsperiode bedeutend mehr Wurzeln bildeten als später im Jahr. Die Entwicklungsphase, in der die Pflanze innerhalb ihres Jahreszyklus steht, findet also Niederschlag im Regenerationserfolg und führt zu einer typischen saisonalen Variabilität. Arten, die keine saisonale Variabilität zeigen, beispielsweise *Trifolium badium* oder *Oxytropis campestris*, haben ein derart geringes Regenerationspotential, dass bereits bei der Frühjahresklonierung alle Module absterben und deshalb Modifikationen nicht mehr zum Ausdruck kommen.
Im Rahmen dieser Arbeit wurden keine Multirametklonierungen durchgeführt. Es wäre jedoch interessant zu sehen, was für Auswirkungen diese Methodik auf die Variabilität des Wachstums bei Leguminosen hat, wie sie auch bei anderen Arten aufgetreten ist (WILHALM 1990, TSCHURR 1992).

Expansives Wachstum führt zur räumlichen Vergösserung der Pflanzen. Es setzt sich durch die Aspekte Wachstumsform und -leistung zusammen. Beide unterliegen zwar einem genetischen Grundmuster, werden aber in besonderem Masse durch die Umwelt verändert.
Die Wachstumsform wird durch die horizontale und die vertikale Ausdehnung bestimmt. Die horizontale Komponente wird in art- bzw. "strategietypischem" Ausmass durch externe Faktoren modifiziert: Die Guerilla-Leguminosen wiesen unter den Verhältnissen im Versuchsgarten teilweise bedeutend kompaktere Wuchsformen als am natürlichen Standort auf. Dies ist eine Folge der ausgezeichneten Nährstoffbedingungen, wie auch SLADE und HUTCHINGS (1987b) am Beispiel von *Glechoma hederaceum* zeigten. Auch der Wechsel von anfänglicher Phalanx- zu Guerilla-Strategie in den durchgeführten Feldversuchen insbesondere bei *Lotus alpinus* und *Astragalus alpinus* wurde mit der Nährstoffsituation erklärt: Diese ist anfangs sehr gut und verschlechtert sich zusehends. Deshalb hatten die Pflanzen zu Beginn keinen Anlass, ihr kleines Areal zu vergrössern und wiesen deshalb eine gedrängte Wuchsform auf. Mit zunehmender Erschöpfung der Resourcen drängte sich dann die Erkundung einer weiteren Umgebung auf und die Wuchsform wurde gestreckter und lockerer. Phalanx-Strategen behalten unter günstigen Ernährungsbedingungen ihre Form, besitzen aber bei schlechten Bedingungen nicht

die Möglichkeit, sich wesentlich stärker auszubreiten, wie die Resultate von beispielsweise *Trifolium thalii* oder *T. alpinum* zeigten. Gleiche Ergebnisse erhielten SCHMID und BAZZAZ (1990): Die Architektur von *Aster*-Arten mit langen Rhizomen (Guerilla-Strategie) wurde durch sich ändernde Umweltfaktoren beeinflusst, diejenige von *Solidago*-Arten mit kurzen Rhizomen (Phalanx-Strategie) dagegen nicht.
Das Höhenwachstum - die vertikale Komponente also - wurde hingegen bei allen untersuchten Leguminosen durch das Lichtangebot stark beeinflusst: Geringe Strahlung mit vermindertem UV-Anteil, wie dies in der kollinen Stufe im Vergleich zur alpinen Stufe der Fall ist, führt zu vermehrtem Streckungswachstum (LANDOLT 1984). SCHMID und BAZZAZ (1990) fanden wiederum übereinstimmende Resultate, indem die Grösse sowohl von *Aster* als auch von *Solidago* mit wechselnden Bedingungen stark variierte.
Die Wachstumsleistung wird fast ausschliesslich durch externe Faktoren bestimmt. Nur ihr Maximum wird durch die genetisch fixierte Nährstoffaufnahmekapazität vorgegeben. Dieses wird unter optimalen äusseren Bedingungen, wie sie bei der vorliegenden Arbeit im ersten Feldjahr herrschten, erreicht: Eine ausreichende Menge nährstoffreichen Substrates, die schützende und ausgleichende Curlex-Decke und nicht zuletzt die einmalige Bewässerung unmittelbar nach der Bepflanzung. Zudem befanden sich die Pflanzen klimatisch gesehen in ihrer natürlichen Umgebung, an die sie vollumfänglich angepasst sind. Die Kapazität ist nicht korreliert mit der Wachstums-Strategie oder der Wuchsform. Sie äussert sich hingegen in den Standortansprüchen der einzelnen Arten. Von den getesteten Taxa sind vier *Trifolium*-Arten auf zumindest etwas nährstoff- bzw. stickstoffreicheren Böden anzutreffen (HESS et al. 1967-72). Gerade diese vier wiesen im ersten Feldjahr eine grosse Ramet-Produktion auf. Sie konnten also die reichlich vorhandenen Nährstoffe aufnehmen und in Biomasse umsetzen. Alle anderen Taxa wachsen auf mageren und eher lockeren, steinigen Böden der alpinen Stufe. Sie sind nicht auf eine derart reichliche Situation eingerichtet und vermochten diese nicht auszunützen; ihre Aufnahmekapazität ist also gering. Eine Ausnahme bildete *Anthyllis alpestris*, die die Nährstoffe sofort in grossem Mass in den Pflanzenkörper einbauen konnte, obwohl sie keineswegs auf einem entsprechenden Standort wächst.
Umweltbedingte Modifikationen in Richtung geringere Leistung des Wachstums traten in den folgenden Jahren und besonders bei den Arten mit grosser Aufnahmekapazität auf, als sich die Versuchsbedingungen immer mehr verschlechterten.

Das **reproduktive Wachstum** erwies sich bei den untersuchten Arten ebenso divers und variabel wie das vegetative Wachstum.
Einzelne Arten (*Trifolium thalii, T. nivale, Lotus alpinus*) steigerten ihre Blühintensität stetig. Interessanterweise waren dies gerade jene Taxa, welche einen uneinheitlichen Versuchsverlauf bezüglich vegetativem Wachstum aufwiesen. Entweder handelte es sich bei den geringeren generativen Schwankungen um eine stärkere genetische Fixierung, was in Einklang mit den Resultaten von TSCHURR (1992) stehen würde. Oder die Schwankungen waren nur deshalb geringer, weil die mögliche Bandbreite dafür enger gesteckt ist. Die Angaben verschiedener Autoren lassen vermuten, dass vegetatives und generatives Wachstum alternative Prozesse sind, die sich gegenseitig beeinflussen (GEBER et al. 1992, HARTNETT und BAZZAZ 1985b, HARPER und WOOD 1957, SYMONIDES et al. 1986, URBANSKA 1986). Somit müssten beide Komponenten gleichermassen durch externe Faktoren variiert werden können. Auch jährlich schwankende Blütenzahlen, wie sie bei *Anthyllis alpestris* und *Hippocrepis comosa* auftraten, wiesen in Richtung Umweltabhängigkeit. Dieses Phänomen wurde auch bei *Cortaderia pilosa* (DAVIES et al. 1990) sowie *Agrostis stolonifera, Festuca rubra* und *Poa irrigata* (JONSDOTTIR 1991) beobachtet.
Anfänglich starke und danach abnehmende Blütenbildung, die zum Beispiel bei *Trifolium badium* auftrat, wurde in Zusammenhang mit der hohen Wachstumsgeschwindigkeit und der kurzen Lebensdauer der Ramets und Individuen als arttypisch betrachtet: Zur Bestandessicherung ist die Pflanze auf Fortpflanzung durch Samen angewiesen. Deshalb produziert *T. badium* bei erster Gelegenheit sehr viele Blüten und entsprechend Samen und verwendet grosse Energiereserven dafür. In diesem Fall dürfte das Verhalten verstärkt genetisch vorgegeben sein, und es handelt sich kaum um eine Notfallstrategie, wie TSCHURR (1992) für solche Fälle annahm.
Schwache Blühintensität, wie bei *Trifolium alpinum* oder *Astragalus alpinus* beobachtet, dürfte mit der langsamen Entwicklung zusammenhängen: Die Individuen müssen zuerst eine Minimumgrösse erreichen, bevor eine Reproduktion möglich ist (SILVERTOWN 1991). Bei *T. alpinum* etwa betrug dieser Wert sechs Ramets, was erst nach vier oder mehr Jahren erreicht wurde und somit während der Kontrollperiode nur vereinzelt auftrat. Ausbleibende Blütenproduktion schliesslich war ein deutliches Indiz für den schlechten Zustand der Pflanzen: Sowohl *Oxytropis jacquinii* als auch *Hedysarum obscurum* hatten grosse Mühe, das Überleben an und für sich sicherzustellen und die Kräfte wurden vollumfänglich dafür aufgebraucht. Gerade dieser letzte Fall unter-

streicht, dass Blütenbildung ein Zeichen von Fitness sein kann.

Der typische **Jahreszyklus** von etablierten klonalen Pflanzen, in dem sich verschiedene Arten des Wachstums abwechseln, lässt sich anhand von Versuchen mit *Trifolium repens* und *Astragalus alpinus* wie folgt postulieren:
Gerade nach dem Winter wird viel Kraft in die Produktion photosynthetisierender Biomasse - Blätter bzw. ganze Ramets - gesteckt. Somit werden die Energiereserven aktiviert und liegen zu einem grossen Teil regelmässig verteilt im grünen Teil der Pflanze vor. Dort können sie nach einer Beschädigung sehr unmittelbar mobilisiert werden. Die mit zunehmender Dauer der Vegetationsperiode leicht abnehmenden Produktionsraten deuten darauf hin, dass die Pflanze von der vorhergehenden Saison noch Kraftreserven besass und diese ganz zu Beginn zusätzlich zur Verfügung hatte. Dieser Befund ist übereinstimmend mit KOZLOWSKI (1991), der die Ende Vegetationsperiode gespeicherte Energie in die Reserve zur Sicherstellung des Überlebens und eine sogenannte strukturelle Grösse, die anfangs Saison sofort für das Wachstum zur Verfügung steht, aufteilte.
In einer zweiten Phase beschäftigen sich die Pflanzen intern mit der Anlage von Blüten; sie stecken ihre Kraft also in generatives Wachstum. Dazu wird ein wesentlicher Teil der Kraftreserven benötigt, und diese bleiben auch bis zu einem gewissen Grad in diesem Prozess gebunden; jedenfalls nahm sowohl das Wundverheilungsvermögen als auch die Rametproduktion ab. Auch KOZLOWSKI (1991) beschrieb bezüglich Energieverbrauch der Pflanzen modellhaft einen Übergang von Wachstum zu Reproduktion im Jahresverlauf. Dies zeigt, dass vegetatives und generatives Wachstum alternative Prozesse sind, die nicht gleichzeitig stattfinden. Dass sich diese zwei Formen des Wachstums gegenseitig ersetzen können, zeigten bereits HARPER und WOOD (1957) am Beispiel von *Senecio jacobaea*. Auch bei der Wasserhyazinthe verlangsamte eine frühe Induktion der Blütenbildung die Ramet-Produktion; es wurden also Kräfte umgelagert (WATSON 1990). Da bei meinen Leguminosen weitaus nicht alle Ramets Blüten hervorbrachten, jedoch alle Ramets vom eingeschränkten Regenerationspotential betroffen waren, durfte dies als Zeichen starker physiologischer Integration gewertet werden, bei der alle Beteiligten ein Stück ihrer Fitness zur Entwicklung von Fortpflanzungsorganen hergaben. Der Befund von DAVIES et al. (1990), dass horstförmige Pflanzen von *Cortaderia pilosa* mehr reproduzierende Triebe besitzen als nicht-horstförmige, bekräftigt diese Ansicht. Die physiologische Integration geht mit einer Schwächung der unterstützenden Ramets einher, was durch WILLIAMS und

BRISKE (1991) anhand von Versuchen mit *Schizachyrium scoparium* bestätigt wird. Eine derartige Inkaufnahme verminderter Reaktionsfähigkeit auf ungünstige Einflüsse macht die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Pflanzen deutlich.
Die Zeit der Blüte an und für sich, in der diese unterhalten werden müssen, zehrt insgesamt weniger an den Reserven der Individuen. Zwar büssen die blütentragenden Ramets ihre eigenständige Lebensfähigkeit ein, doch ist der Unterstützungsaufwand für die anderen Ramets nicht mehr sehr hoch und das Mass der physiologischen Integration reduziert. Dies äussert sich wiederum in einem erhöhten Regenerationsvermögen.
Das anschliessende "Sommerverhalten" dürfte durch ein Zusammenspiel verschiedener Faktoren zustande kommen: Erstens entzieht die Samenreifung dem Individuum zunehmend Kräfte, so dass die Unterstützung der blütentragenden Ramets wieder erhöht werden muss. TSCHURR (1992) erachtete diesen Prozess ebenfalls als erfolgshemmend bezüglich Klonierung. Zweitens begann in dieser Zeit bereits wieder eine Umkehr des Energieflusses Richtung unterirdische Strukturen zur Anlage von Reserven, und zwar zunächst in geringem und dann immer stärker werdendem Ausmass. Übereinstimmend dazu berichtete KOZLOWSKI (1991) ebenfalls von einem Wechsel von Reproduktionswachstum zu Reservestoffspeicherung. Allerdings erachtete er den Übergang als plötzlich und nicht kontinuierlich. Drittens sind gerade in der heissen Sommerzeit die Bedingungen in der kollinen Stufe für alpine Pflanzen ohnehin nicht ideal. Dieser zusätzliche Stressfaktor dürfte die Resultate noch akzentuiert haben.
Die letzte Phase ist durch geringe Reaktionen geprägt. Offensichtlich liegen die Kräfte jetzt als Reserven derart konzentriert in den unterirdischen Strukturen vor, dass auch kleine Stücke davon ein Überleben des Ramets gewährleisten können. Begünstigend wirkt auch, dass zu dieser Zeit keine sehr hohen Temperaturen mehr auftreten, die einen hohen Assimilationsbedarf bewirkten. Dem Temperaturfaktor wird mit fortschreitender Jahreszeit absolut dominante Bedeutung zuerkannt, stieg doch das Thermometer bei den letzten Versuchen kaum mehr über 5°C.
Der oben angeführte Jahreszyklus der alpinen Leguminosen sollte im Rahmen weiterer Arbeiten mit dem Verhalten anderer alpiner Pflanzen verglichen werden können.

Eine **Dynamik** der untersuchten biologischen Individuen war im ersten Jahr nur ansatzweise vorhanden; diese Periode stand ganz im Zeichen expansiven

Wachstums, ohne dass wesentliche Todesraten auftraten. Da auch kaum Blüten gebildet wurden, bestanden die Populationen zu diesem Zeitpunkt meist nur aus Nicht-Reproduzierenden mit gleichem chronologischen Alter. Dies steht in einem gewissen Gegensatz zu NOBLE et al. (1979), welche bei *Carex arenaria* eine synchrone Geburts- und Sterberate in der gleichen Grössenordnung fanden. Der Grund für die abweichenden Resultate dürfte darin liegen, dass meine experimentellen Module im Gegensatz zur Sandsegge noch nicht voll etabliert waren.
Im weiteren Versuchsverlauf entstand ein arttypischer Ramet-Umsatz, der anfänglich durchwegs erhöht war und sich mit zunehmender Dauer zusehends dem natürlichen Umsatz anglich. Dies wird mit dem Aufbrauchen der zusätzlichen Nährstoffe in der Gartenerde erklärt. Zum gleichen Schluss kommen HARPER und BELL (1979), und in dieser Beziehung besteht auch Übereinstimmung mit NOBLE et al. (1979): Zugabe von Dünger bewirkte bei *Carex arenaria* eine Verdoppelung der Geburtsrate, sofort gefolgt von einer entsprechenden Erhöhung der Sterberate. Die durchschnittliche Dichte stieg von etwa 150 auf 200, obwohl mehr als 1000 Ramets neu erschienen. Bei alpinen Leguminosen wurde die Populationsstruktur nach zwei Versuchsjahren durch das Hinzutreten von reproduzierenden Individuen diversifiziert; ab dem dritten Jahr trat ein weiterer Aspekt hinzu: Die Entstehung einer neuen Generation aus Selbstsaat, festzustellen bei Arten mit grossem Blüherfolg (*Trifolium badium, T. thalii, T. nivale, Anthyllis alpestris*). Somit waren erstmals alle Entwicklungsklassen nach GASSER (1986) - Keimlinge, Nicht-Reproduzierende und Reproduzierende - vertreten, und die experimentellen Populationen erreichten somit in dieser Hinsicht einen naturnahen Zustand.
Aufgrund der Verteilung der Keimlinge musste geschlossen werden, dass eine alte Skipistenplanie nur wenig Keimungsstellen bietet. Auch die dreijährige Curlex-Abdeckung lieferte trotz leichter Humusbildung durch ihren Abbau keine vorteilhaften Keimungsbedinungen. Vielmehr sorgen die Pflanzen selbst für günstige Voraussetzungen, indem die abgestorbenen Blütenköpfe die Samen vor den extremsten Witterungseinflüssen schützten (Pseudosynaptospermie). Zudem dürften auch die dicht nebeneinander liegenden Keimlinge selbst als Komponente der Schutzstellen fungieren, indem durch den dichten Keimlingsbestand das Mikroklima positiv beeinflusst wird: Die aussen befindlichen Keimlinge schützen die innen wachsenden durch ihre Präsenz vor Austrocknung auf Kosten einer verminderten eigenen Überlebenschance.
Die ersten Lebensphasen waren in den untersuchten experimentellen Populationen mit grossen Ausfällen verbunden, so dass sich trotz eines gewissen re-

produktiven Erfolgs, definiert als Erscheinen von aktiven Individuen (URBANSKA 1989a), insgesamt kaum zusätzliche Individuen aus Selbstsaat etablieren konnten. Die Keimungsstellen sind also eindeutig keine Schutzstellen, die eine erfolgreiche Etablierung von Keimlingen sichern und vor Risiken wie Frosthebung, Wind und extremen Schwankungen der Bodenoberfläche schützen sollen (URBANSKA und SCHÜTZ 1986, URBANSKA et al. 1988). Die Dynamik erlitt an dieser Stelle im Vergleich zu Populationen am natürlichen Standort einen Bruch, indem die ohnehin geringe Nachkommenrekrutierung in der alpinen Stufe (PROCK 1990) noch bedeutend herabgesetzt wurde. Dieser Befund ist jedoch auch vor dem Hintergrund der beschränkten Versuchsdauer zusehen; bei einem Augenschein 1992 konnten jedenfalls teilweise wieder viele Keimlinge beobachtet werden. Diese Untersuchungen sollten weitergeführt werden, um mehr Aussagekraft zu erhalten.

Bezüglich **Renaturierung von Skipistenplanien** mittels Anpflanzung ist neben der Voraussetzung einer erfolgreichen Regeneration die Dynamik in den Feldversuchen der alles entscheidende Faktor. In dieser Hinsicht sind die Ansprüche an die Arten die folgenden: a) Grosse Wachstumsleistung und langlebige Ramets, so dass es rasch und ausdauernd zu einer dichten Arealbesiedlung kommt, b) starke Blütenbildung, so dass eine Bepflanzung durch Selbstsaat unterstützt wird und c) geringe Nährstoffansprüche, um auf eine Düngung verzichten zu können. Diese Bedingungen widersprechen einander zum Teil, weshalb die einzige ideale Art nicht gefunden werden kann:
Eine grosse Wachstumsleistung ist mit einem hohen Ramet-Umsatz, dieser wiederum mit einer kurzen Lebensdauer der Ramets verbunden. Der dauernde Umbau des Pflanzenkörpers braucht viel Energie, weshalb die Pflanzen zudem auf eine entsprechende Nährstoffsituation angewiesen sind. *Trifolium badium* ist eine Art mit diesen Merkmalen. Bei ihr führte die mit der Zeit schlechter werdende Ressourcenverfügbarkeit zu einem Absterben fast aller Individuen nach vier Jahren. Dass starke Blütenbildung für die Erhaltung der Population nicht ausreicht, wurde auch an dieser Art deutlich. Denn diese Voraussetzung war gegeben. Es wurden denn auch zum Teil sehr viele Keimlinge gezählt; nur fehlte wegen deren geringer Überlebenschance ein etablierter Nachwuchs trotzdem vollständig. So wird denn ein hoher Anteil blütentragender Ramets eher als Hypothek angesehen, da diese zuerst einmal auf die Unterstützung anderer Ramets angewiesen sind und so die Gesamtfitness der Pflanze reduzieren und schliesslich im Anschluss an die Blüte meist absterben, so dass neue Ramets zur Erhaltung der Individuumgrösse gebildet wer-

den müssen. Dieser grosse kräftemässige Aufwand wurde auch bei *T. nivale* und *A. alpestris* deutlich, welche wie schon in den Versuchen von GASSER (1989) stark blühten und danach eine Minimalgrösse erreichten.
Geringe Nährstoffansprüche haben einen tiefen Ramet-Umsatz und damit eine langsame Wachstums- und Entwicklungsgeschwindigkeit zur Folge, wie das Beispiel von *T. alpinum* deutlich zeigte: Zwar überlebte ein grosser Prozentsatz der experimentellen Module, diese deckten aber auch bei Versuchsende nur ein minimales Areal ab. Zudem gab es bis anhin wegen fast ausbleibender Blütenbildung keine Nachkommen. Da die unterirdische Entwicklung in ähnlichem Tempo wie die oberirdische verlief, vermag die Art auch den Boden nur ungenügend zu halten, obwohl gerade sie ausgeprägt in die Tiefe wurzelt. Ähnliches Verhalten zeigten *O. jacquinii* und *H. obscurum*. Bei diesen Taxa war die Wachstumsgeschwindigkeit allerdings dermassen gering, dass eine Etablierung innerhalb einer Saison nur unvollständig gelang. Die hohen Verlustraten lassen einen Einsatz zur Farce verkommen.
Eine schnelle Besiedlung des Standortes wird auch mittels Guerilla-Strategie erreicht. Ausgeprägt diese Strategie wendet *T. repens* an. Allerdings sterben bei ihm - auch wieder verbunden mit einer raschen Wachstumsgeschwindigkeit - früh von hinten her die Ramets und auch die Verbindungen dazwischen ab, so dass der Kontakt mit dem Mutterindividuum verloren geht. Die neuen Rametgruppen haben in der Folge ausgeprägt mit der schlechten Situation zu kämpfen, weshalb die Entwicklung sehr stark verlangsamt wird. Die anderen Guerilla-Pflanzen (*A. alpinus, L. alpinus*) zeigten zunächst wegen der guten Nährstoffsituation zwar Phalanx-Wachstum. Später wuchsen sie dann aber lockerer, um sich die erforderliche Nahrung aneignen zu können. Da sie in Bezug auf Wachstum und Blütenbildung keine Extrempositionen einnehmen, sind diese zwei Arten tatsächlich noch am besten für eine Renaturierung zu gebrauchen.
Eine nicht-extreme Dynamik kann generell als Vorteil für die gestellten Ansprüche angesehen werden. Denn die Extremisten unter den Pflanzen können sich weniger an die unterschiedlichen Anforderungen auf Skipistenplanien anpassen und erleiden so immer in mindestens einer Hinsicht einen wesentlichen Nachteil. In diesem Sinne kann auch *H. comosa* zumindest an wärmeren Lagen empfohlen werden, obwohl die Arealbesiedlung wegen der Phalanx-Wuchsform langsam vor sich geht. Nicht abschliessend beurteilt werden konnte *T. thalii,* da bei ihm die Reaktionen allzu unterschiedlich ausfielen.
In einem Renaturierungskonzept ist jedoch nicht unbedingt eine hypothetische ideale Art gefragt, sondern eine Kombination von Arten, die sich bezüg-

lich Wuchsform, Dynamik, Fortpflanzungs-Strategie und Lebenszyklus ergänzen, so dass ein Synergie-Effekt entstehen kann. Die geforderte Biodiversität stellt sich auf diese Weise zwingend ein. In einem solchen Konzept könnten die Leguminosen dank ihrer Symbiose mit Rhizobien vor allem als Element zur Stickstoffanreicherung des Bodens verwendet werden. Denn wie bei diesen Untersuchungen deutlich gezeigt werden konnte, besitzen alle geprüften Arten schon bei der Auspflanzung Wurzelknöllchen, die sich im Laufe der Zeit noch vermehren.
Andere wesentliche Aspekte von Renaturierungen in der alpinen Stufe wie zum Beispiel die Verwendung autochthonen Materials oder die Düngerproblematik werden hier nicht näher erläutert. Für die Diskussion derartiger Fragen wird hier auf entsprechende Arbeiten verwiesen (u. a. NZZ 1989, SCHÜTZ 1989, 1990, URBANSKA 1988, 1989b, 1990, URBANSKA und HASLER 1992). Es sei an dieser Stelle jedoch mit aller Deutlichkeit darauf hingewiesen, dass das Vorhandensein eines Renaturierungskonzepts für alpine Skipisten niemals als Alibi für neue Eingriffe herhalten darf.

Im Laufe dieser Arbeit traten einige neue interessante Aspekte zutage, die zwar hier nicht genauer erörtert werden, aber Ansatzpunkt weiterer Untersuchungen sein können:
Klonierungen sollten auf der Basis optimaler Bedingungen bezüglich chemischer und physikalischer Faktoren in der natürlichen Umgebung durchgeführt werden. Dadurch entfällt der Vorbehalt, dass unnatürliche Versuchsbedingungen unter Umständen die Resultate entscheidend beeinflussen.
Für die Klonierung ist es von Vorteil, wenn das ganze Pflanzenmaterial genetisch einheitlich ist, insbesondere auch in verschiedenen Serien der gleichen Art. So können Unterschiede viel klarer zugeordnet werden, und teilweise dürfte die bei diesen Versuchen aufgetretene grosse Variabilität abnehmen. Auf der anderen Seite ist eine genetische Durchmischung bei den Auspflanzungen deshalb von Vorteil, weil dann die Gefahr der Selbstinkompabilität wesentlich verkleinert ist. Bei Selbstinkompabilität kann keine Populationsdynamik entstehen und der Auspflanzungserfolg wird dadurch in Frage gestellt.
Nachbarschaftseinflüsse wurden in dieser Arbeit keine gefunden. Allerdings wurden die experimentellen Module in einem Abstand gepflanzt, in dem sie sich normalerweise bis Versuchsende nicht berührten. Gerade im Hinblick auf die Erstellung eines Artenspektrums für Renaturierungen sind aber Nachbarschaftsbeziehungen von Wichtigkeit. Zur Beantwortung dieser Frage wären

dichtere Bepflanzungen nötig, und zwar nicht nur innerhalb der gleichen Art wie bei TSCHURR (1992), sondern zwischen verschiedenen Arten mit definierter Wuchsform.
In der vorliegenden Arbeit wurde ein Teil der Arten auch in der natürlichen Umgebung betrachtet. Diese Beobachtungen brachten zum Teil wesentliche Aufschlüsse, zum Beispiel bezüglich der Dynamik von *Trifolium badium*. Kenntnis über die gesamte Dynamik einer Art - nicht nur die Wachstums-Strategie und Wuchsform - in ihrer natürlichen Umgebung lassen exaktere Beurteilungen ihres Verhaltens in den experimentellen Populationen zu, weshalb sie für alle Untersuchungen dieser Art zu fordern ist.
Die Dynamik der experimentellen Populationen wurde mit zunehmender Versuchsdauer als wesentliches Element erkannt. Eine Dynamik in den Versuchsflächen als solchen findet aber nicht nur durch Selbstsaat, sondern auch durch Einwanderung statt, so dass die Artendiversität und die Anzahl der Coenopopulationen steigt (SCHÜTZ 1988, TSCHURR 1992, URBANSKA und ONIPCHENKO unveröff.). Auch in meinen Untersuchungen wurde bei den Feldkontrollen Einwanderung bemerkt. Genauere Untersuchungen über die Dynamik der gesamten Fläche dürften näheren Aufschluss über die Eignung der Curlex-Decke als Samenfalle, Keimungs- und Schutzstelle sowie das Verhalten weiterer Arten auf diesem extremen Standort erbringen.