Zeitschrift: Berichte des Geobotanischen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel

Herausgeber: Geobotanisches Institut der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel

Band: 50 (1982)

Artikel: Zum demographischen Verhalten von Biscutella levigata L. = Notes on demographic behaviour of Biscutella levigata L.

Autor: Gasser, Max

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-377718

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: 05.12.2025

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

Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, *50* (1983), 67-85

Zum demographischen Verhalten von *Biscutella levigata L.*

Notes on demographic behaviour of *Biscutella levigata L.*

von

Max GASSER

1. Einleitung

Bei genetisch-ökologischen Untersuchungen lässt sich erwarten, dass das demographische Verhalten der Pflanzen sehr vielfältige und differenzierte Hinweise auf die jeweiligen Lebensbedingungen ergeben. Angaben über Grösse, Dichte und altersmässige Zusammensetzung der Populationen sind in dieser Hinsicht besonders wichtig.

Biscutella levigata s.l. (*Cruciferae*) stellt ein interessantes Objekt für genetisch-ökologische Untersuchungen dar. Die Gruppe wird zytologisch differenziert, wobei die diploiden Sippen (2n=2x=18) in Mitteleuropa nur im Tiefland vorkommen. Die tetraploide Sippe (*B. levigata* s.str.) hingegen, an der die vorliegende Untersuchung durchgeführt wurde, besiedelt ein geschlossenes Areal über die zentraleuropäischen Gebirge (s. HESS et al. 1970). Diese Sippe weist neben einer allgemein guten Samenproduktion auch eine effiziente vegetative Vermehrung durch Wurzelknospen und Seitenrosetten auf (MANTON 1934).

Ziel unserer Untersuchung war es, für *B. levigata* günstige Nischen, in der alpinen Stufe demographisch näher zu untersuchen und miteinander zu vergleichen. Einige vorläufige Ergebnisse werden in dieser Arbeit dargestellt.

Die vorliegende Arbeit wurde am Geobotanischen Institut ETH, Stiftung Rübel, ausgeführt. An dieser Stelle möchte ich Frau Prof. Dr. K. Urbanska und Herrn Prof. Dr. E. Landolt herzlich für die hilfreiche Unterstützung bei der Veröffentlichung danken. Herr H.R. Binz verdient einen herzlichen Dank für die Beratung bei den Computerzeichnungen und die Benützung seiner Programme, ebenso Frau C. Porcellini für die Uebersetzung der Zusammenfassung ins Französiche, Herr R. Graf für die Photographie und Frau A. Honegger für das Tippen des Manuskriptes.

2. Untersuchungsgebiet und Methoden

Als Untersuchungsgebiet wurden die Bergketten nördlich von Davos im Uebergang vom Landwassertal zum Prätigau gewählt. In der geologisch sehr heterogenen Umgebung von Davos liegt der Schwerpunkt des Vorkommens von *Biscutella levigata* auf Dolomit und Serpentinböden, auf diesen beiden Substraten wurde die Untersuchung durchgeführt.

Es wurden je zehn Flächen (Dol 1-10 und Ser 1-10) ausgewählt, wo *B. levigata* häufig vorkam. Die Dolomitflächen befinden sich am Südhang des Schiahorns (Schiawang), etwa 2.5 km nördlich von Davos-Platz auf einer Höhe von ca. 2300-2450 m, sie weisen alle eine südliche Exposition auf, und verteilen sich auf Rasen- bis Schuttstandorte (Tab. 1). Die Serpentinflächen befinden sich am Südhang und einige auch am Osthang des Totalphorns etwa 4 km nördlich von Davos-Dorf, sie liegen auf einer Höhe von 2280-2410 m und sind südlich bis östlich exponiert (Tab. 1). Die Entfernung beider Gebiete voneinander beträgt etwa 3 km. Es wurde speziell darauf geachtet, dass diese Flächen sich gleichmässig über Gebiete mit dichter, intermediärer und offener alpiner Vegetation verteilten. Auf Dolomit waren dies Rasen- bis Schuttstandorte, auf Serpentin hingegen Flächen mit einer mehr oder weniger grossen Vegetationsbedeckung (Tab. 1). Jede Fläche bestand aus zwei Quadraten mit 1 m Seitenlänge (sie werden in der Folge mit A und

Tab. 1. Charakterisierung der Untersuchungsflächen

Characteristics of the control plots

Fläche Nr.	Höhe m ü.M.	Exposition	Neigung %	Deckung %	Ueberschüttung	Typ
Dol 1	2350	S	20	95	(+)	Rasen
Dol 2	2340	S	80	85	(+)	"
Dol 3	2430	S	50	90	(+)	"
Dol 4	2350	S	25	70	+	Rasen/Schutt intermediär
Dol 5	2340	S	60	60	+	" "
Dol 6	2300	S	60	50	+	" "
Dol 7	2440	S	50	50	+	" "
Dol 8	2360	S	60	40	++	Schutt
Dol 9	2320	ONO	65	20	++	"
Dol 10	2460	S	50	20	++	"
Ser 1	2290	SO	30	60	-	hohe Veg.bedeckg.
Ser 2	2320	SSO	30	50	(+)	" "
Ser 3	2390	OSO	30	70	-	" "
Ser 4	2280	S	40	25	(+)	mittlere "
Ser 5	2270	S	40	25	(+)	" "
Ser 6	2290	O	30	20	(+)	" "
Ser 7	2420	OSO	30	15	+	" "
Ser 8	2280	S	50	10	++	niedrige "
Ser 9	2280	SO	30	15	(+)	" "
Ser 10	2360	S	50	10	+	" "

\- Fläche wird nicht überschüttet, (+) selten überschüttet,
\+ mässig überschüttet, ++ ausgesprochene Schuttfläche

B bezeichnet), die an Stellen mit einem besonders reichlichen *B. levigata*-Bestand gelegen sind. Die Kontrollen erfolgten jeweils Anfang Juli, Mitte August und Mitte September 1982. Insgesamt wurden drei verschiedene Altersstadien unterschieden (Abb. 1):

- *Keimlinge*: (Abb. 1, K). Die Keimlinge wurden anhand ihrer Keimblätter identifiziert und individuell mit Faden markiert, damit sie im weiteren Verlauf der Untersuchung erkannt werden können. Die Jungpflanzen wurden auch nach dem Verlust ihrer Keimblätter noch zu dieser Kategorie gezählt.
- *Nichtreproduzierende Rosetten*: (Abb. 1, N). Diese Kategorie umfasst alle Blattrosetten ohne Blütenstengel, unabhängig davon, wie hoch das

wirkliche Alter der untersuchten Rosetten war.

- *Reproduzierende Rosetten*: (Abb. 1, R). Zu dieser Kategorie wurden alle Rosetten gezählt, die einen Blütenstengel ausbildeten, auch hier spielte das Alter keine Rolle.

Abb. 1. Berücksichtigte Altersvarianten von *B. levigata*

Age-determined variants of B. levigata

K = Keimlinge - *seedlings*
N = Nichtreproduzierende Rosetten - *non-reproducing rosettes*
R = Reproduzierende Rosetten - *reproducing rosettes*

Bei den zwei letzten Kategorien konnte man, ohne die Pflanzen auszugraben, und sich so zukünftige Kontrollen zu verunmöglichen, nicht entscheiden, ob die betrachteten Rosetten jeweils direkt aus einem Samen oder durch Wurzelsprossung entstanden sind, und somit klonale Teile eines Genotyps darstellen. Es wurde also nicht zwischen sogenannten "genets" und "ramets" unterschieden (s. HARPER und WHITE 1974 oder HARPER 1978). Die Keimlinge dagegen konnten eindeutig als einzelne Genotypen erfasst werden.

Die eigentliche Untersuchung erfolgte mit Hilfe eines 1x1 m grossen Rahmens, der mit einer elastischen Schnur in einen 10 cm Raster unterteilt worden war. So entstanden 100 kleine Quadrate von je 1 dm^2 Fläche, in denen die Anzahl der Exemplare jeder Altersvariante zu den oben erwähnten Zeitpunkten bestimmt wurde.

Die Darstellung der Ergebnisse erfolgte durch dreidimensionale Computerzeichnungen eines ausgewählten Quadrats je von Dolomit (dichter Rasen) und von Serpentin (offene Vegetation auf rutschigem, feinem Boden). In diesen Zeichnungen wird die Anzahl der Altersvarianten durch entsprechend hohe Striche in jedem kleinen Quadrat repräsentiert.

3. Ergebnisse

Die Populationsgrösse von *Biscutella levigata* war im Untersuchungsgebiet nicht genau bestimmbar. Auf Dolomitböden kam die Art in dichten und lokkeren Rasen, in Treppenrasen und in mehr oder weniger bewegten Schutthalden vor. *B. levigata* wuchs jedoch nicht überall gleich häufig, es ergab sich so das Bild einer semikontinuierlichen Verteilung mit überlagerten Häufungen. Es konnten also keine exakten Grenzen von Populationen ausgeschieden werden; vielmehr liessen sich viele Teilpopulationen (bzw. Populationssektoren) unterscheiden, die untereinander verbunden waren.

Die Populationsdichte wies wegen den Häufungen eine grosse Variationsbreite auf. Die Angaben in Tab. 2 ergeben ein gutes Bild der Anzahl Pflanzen pro Quadratmeter, innerhalb jeweils einer solchen Häufung. Die entsprechenden Werte schwankten für die Kontrolle im August 1982 zwischen 24 (Dol 6A) und 480 Exemplaren (Ser 5B). Die Dolomitflächen liessen sich an-

Tab. 2. Vorkommen der Altersvarianten im August 1982

Occurrence of age-determined variants in August 1982

Dolomit					Serpentin				
	Anzahl					Anzahl			
Quadrat	K	N	R	Summe	Quadrat	K	N	R	Summe
Dol 1A	0	25	4	29	Ser 1A	34	65	13	112
Dol 1B	0	47	3	50	Ser 1B	3	38	2	43
Dol 2A	0	32	3	35	Ser 2A	8	146	18	173
Dol 2B	1	95	12	108	Ser 2B	4	234	26	264
Dol 3A	0	35	2	37	Ser 3A	0	29	11	40
Dol 3B	0	56	12	68	Ser 3B	0	272	18	290
Dol 4A	1	10	21	32	Ser 4A	1	208	22	231
Dol 4B	0	45	12	57	Ser 4B	0	190	68	258
Dol 5A	0	34	0	34	Ser 5A	5	196	22	223
Dol 5B	0	24	9	33	Ser 5B	6	411	63	480
Dol 6A	0	23	1	24	Ser 6A	4	26	10	40
Dol 6B	10	74	6	90	Ser 6B	7	207	26	240
Dol 7A	0	292	21	313	Ser 7A	0	168	14	182
Dol 7B	0	141	10	151	Ser 7B	0	243	49	292
Dol 8A	18	132	7	157	Ser 8A	9	157	28	194
Dol 8B	9	168	14	191	Ser 8B	2	147	7	156
Dol 9A	1	280	66	347	Ser 9A	1	83	21	105
Dol 9B	0	394	24	418	Ser 9B	0	52	6	58
Dol 10A	0	229	19	248	Ser 10A	12	182	62	256
Dol 10B	0	139	15	154	Ser 10B	0	87	23	110

Tab. 3. Durchschnittliche Anzahl Altersvarianten im August 1982

Average number of age-determined variants in August 1982

Typ	Anzahl Quadr.	K		N		R		Summe	
		$\bar{x}$	s_x	$\bar{x}$	s_x	$\bar{x}$	s_x	$\bar{x}$	s_x
Dolomit									
Rasen	6	0.2	0.4	48.3	25.4	6.0	4.7	54.5	29.7
Rasen/Schutt	8	1.4	3.5	80.4	95.1	10.0	7.0	91.8	99.0
Schutt	6	4.7	7.4	223.7	100.9	24.0	21.4	252.2	108.8
Serpentin									
hohe Veg.bed.	6	8.2	13.0	130.7	100.4	14.7	8.1	154.2	108.0
mittlere "	8	2.9	3.0	206.1	105.3	34.3	22.5	243.3	122.1
niedrige "	6	4.0	5.2	118.0	51.0	24.5	20.4	146.5	71.0

K = Keimlinge - *seedlings*
N = Nichtreproduzierende Rosetten - *non-reproducing rosettes*
R = Reproduzierende Rosetten - *reproducing rosettes*

hand der Dichte in drei verschiedene Typen einteilen (Tab. 3). Eine allgemein geringe Dichte war auf Dolomitrasen festzustellen, während in den Schuttflächen ein Mehrfaches an *Biscutella*-Pflanzen vorkam. Die mittleren Flächen verhielten sich teils wie Rasen- teils wie Schuttflächen, was auch in der grossen Standardabweichung zum Ausdruck kommt (Tab. 3). Diese Flächen standen also in bezug auf die Dichte zwischen den beiden andern Typen.

Bei den Serpentinflächen hingegen liessen sich keine solchen Unterschiede erkennen. Von wenigen, auf allen Flächentypen vorkommenden Ausnahmen abgesehen, war hier die Populationsdichte meistens hoch (Tab. 3).

Diese Angaben über das Vorkommen der einzelnen Altersvarianten (Tab. 2 und 3) wiesen auch eine beträchtliche Variation innerhalb der beiden Substrate auf. Mit einer Ausnahme (Quadrat Dol 4A) war die Anzahl der nichtreproduzierenden Rosetten immer am höchsten, jedoch mit der beträchtlichen Variationsbreite von 10 bis über 400 Exemplaren/m^2. Der Anteil der reproduzierenden Rosetten schwankte zwischen ca. 1/20 bis 1/3 aller vorkommenden Rosetten, zwei Extremwerte waren sogar ausserhalb dieser grossen Spannweite. Der Anteil der Keimlinge war meistens klein, in über der Hälfte der Quadrate waren sogar überhaupt keine anzutreffen. Die Quadrate Dol 8A und Ser 1A fielen jedoch mit ihren aussergewöhnlich hohen Keimlingszahlen auf. Bei den entsprechenden Durchschnittswerten liessen sich die gleichen Tendenzen erkennen; auch die hohen Standardabweichungen wiesen auf die grossen Variationen der einzelnen Werte hin (Tab. 3).

Bei den Dolomitflächen fiel vor allem auf, dass alle Altersvarianten im Rasen viel seltener vorkamen. Die entsprechenden Angaben für die Schuttflächen waren fast ohne Ausnahme höher. Besonders deutlich war diese Tendenz bei den Keimlingen.

Auch wenn man die Altersvarianten einzeln betrachtet, stehen die Rasen/Schuttflächen zwischen den beiden andern Typen (Tab. 3).

Die Teilpopulationen auf Dolomit lassen sich also in drei verschiedene Typen gliedern:

1. Die Rasenflächen mit einer relativ geringen Anzahl aller *B. levigata*-Pflanzen.
2. Die Rasen/Schuttflächen mit starken Schwankungen in der Anzahl der einzelnen Altersvarianten.

3. Die Schuttflächen mit einer allgemein grossen Anzahl jeder Altersvariante.

Auf Serpentin waren die Verhältnisse einfacher, da alle Serpentinflächen sich ähnlich verhielten wie die Dolomitschuttflächen. Auch hier traten Schwankungen in der Anzahl der einzelnen Altersvarianten auf, aber es liessen sich keine eindeutigen Unterschiede zwischen Flächen mit verschieden hohen Vegetationsbedeckungen feststellen. Dies kam deutlich bei der durchschnittlichen Anzahl zum Ausdruck (Tab. 3); hier lagen sowohl die Durchschnittswerte wie auch die Standardabweichungen in der gleichen Grössenordnung wie bei den entsprechenden Angaben für die Dolomitschutt-

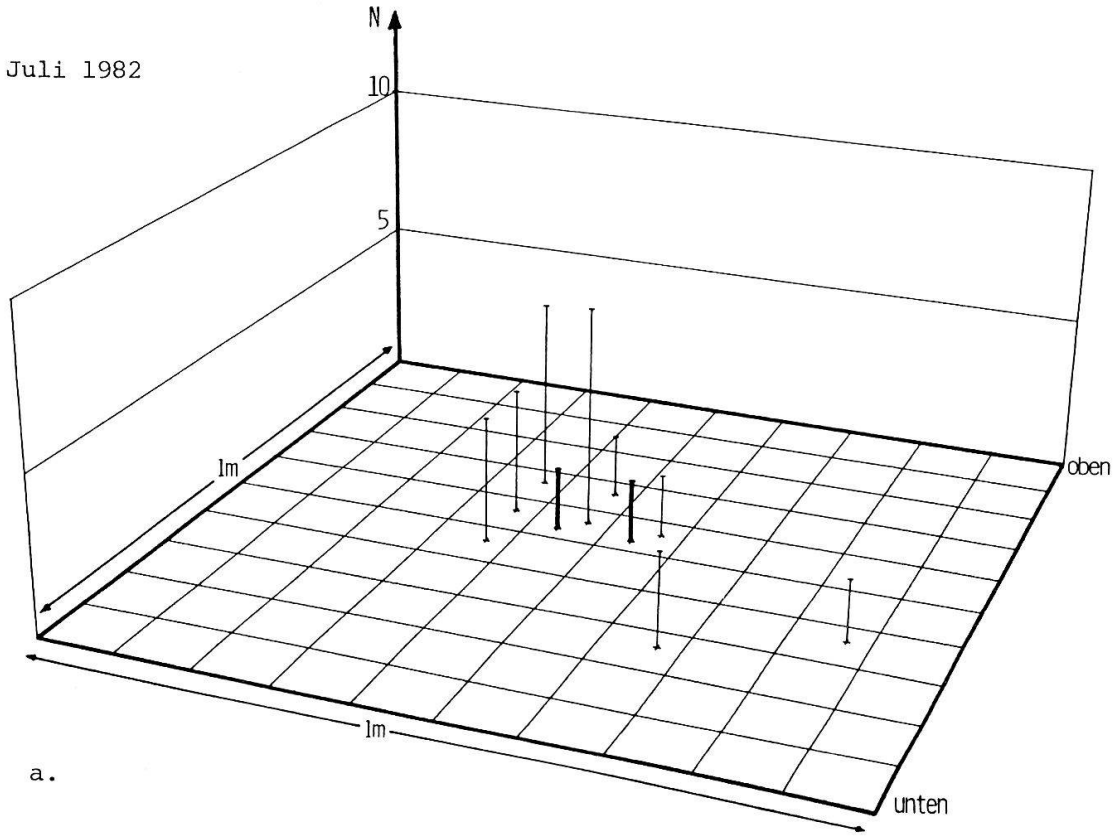


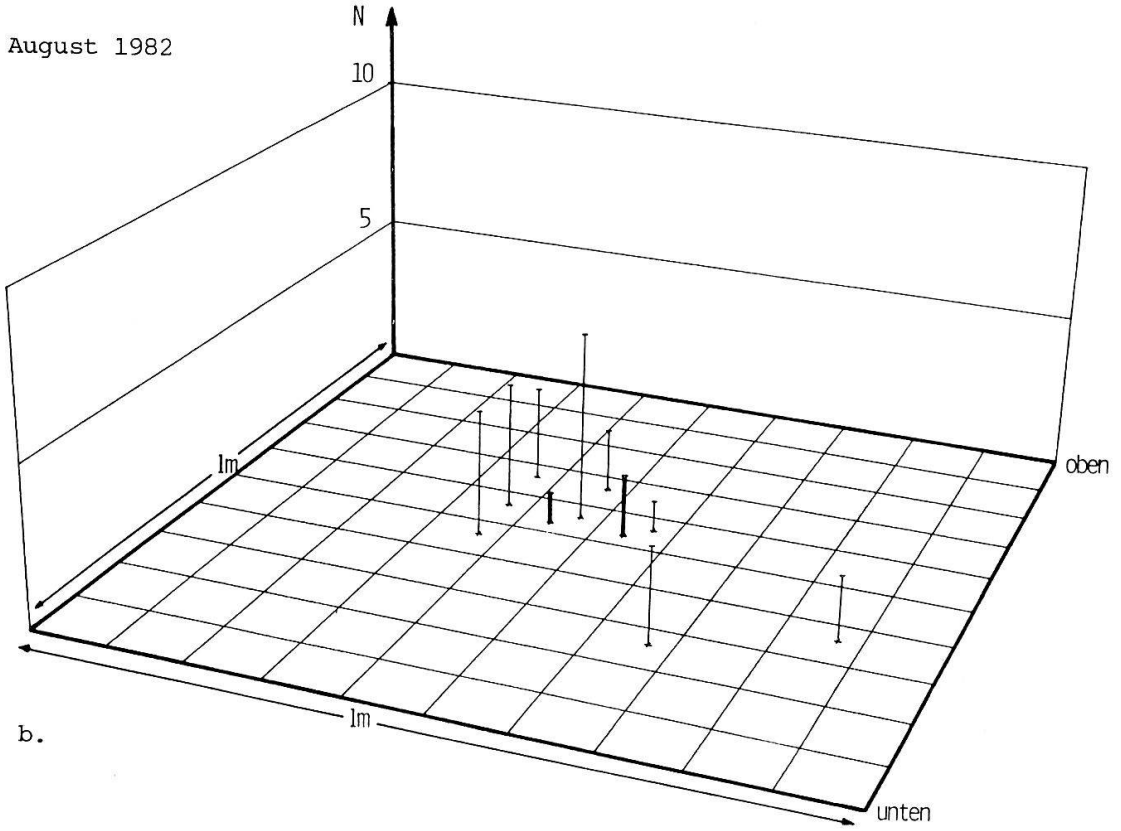
Abb. 2. Verteilungsmuster der Altersvarianten von *B. levigata* im Quadrat Dol 1A

Distribution pattern of the age-determined variants of B. levigata in the control square Dol 1A

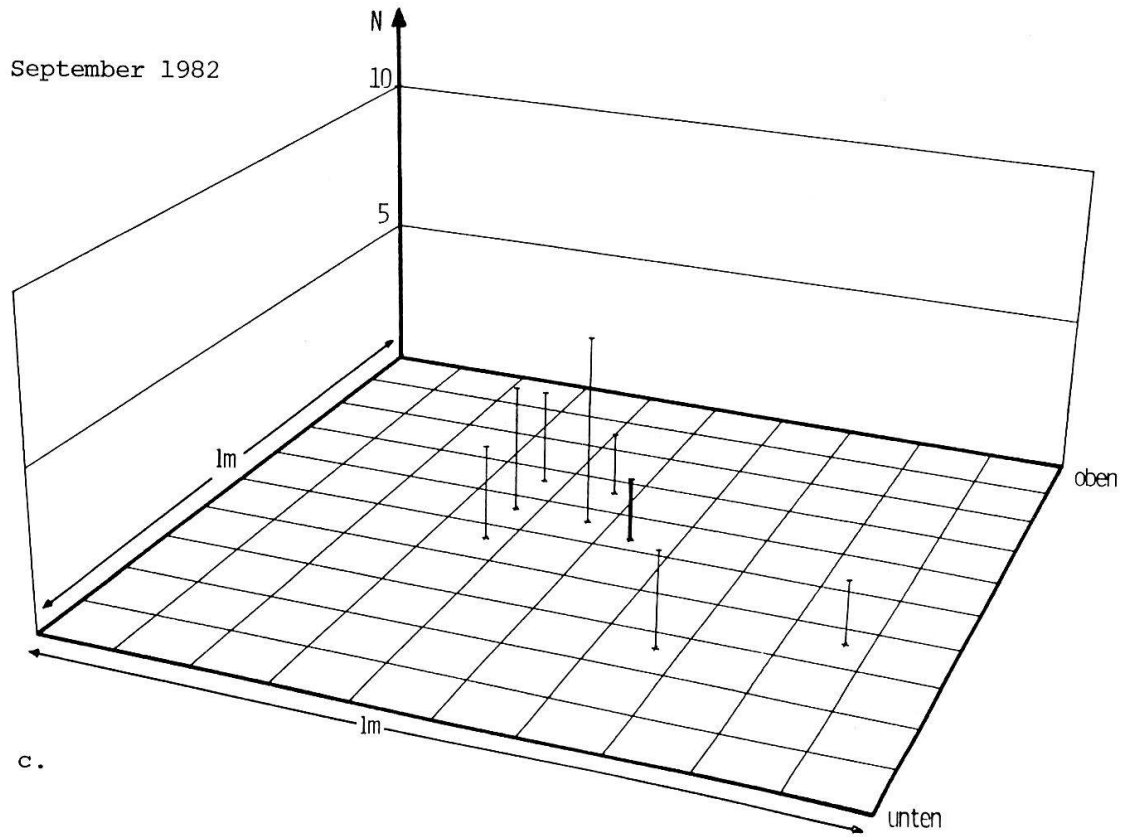
..... K = Keimlinge - *seedlings*

—— N = Nichtreproduzierende Rosetten - *non-reproducing rosettes*

▬▬ R = Reproduzierende Rosetten - *reproducing rosettes*


August 1982
N
10
5
1m
1m
oben
unten

b.


September 1982
N
10
5
1m
1m
oben
unten

c.

flächen. Allgemein fanden sich in den Serpentinflächen mehr Keimlinge als in den Dolomitflächen, und sie waren auch gleichmässiger über die verschiedenen Quadrate verteilt.

Als Beispiel des Verteilungsmusters der einzelnen Altersvarianten im Verlaufe der Beobachtungsperiode wurden zwei typische Quadrate ausgewählt. Das Quadrat Dol 1A (Abb. 2a-c) repräsentiert die Dolomitrasenflächen während das Quadrat Ser 8A (Abb. 3a-c) zu den Serpentinflächen mit niedriger Vegetationsbedeckung gehört; dieses Quadrat ist sowohl für die Dolomitschuttflächen wie auch für alle hier behandelten Serpentinflächen typisch.

Im Quadrat Dol 1A, das von einem dichten Blaugrasrasen bewachsen war,

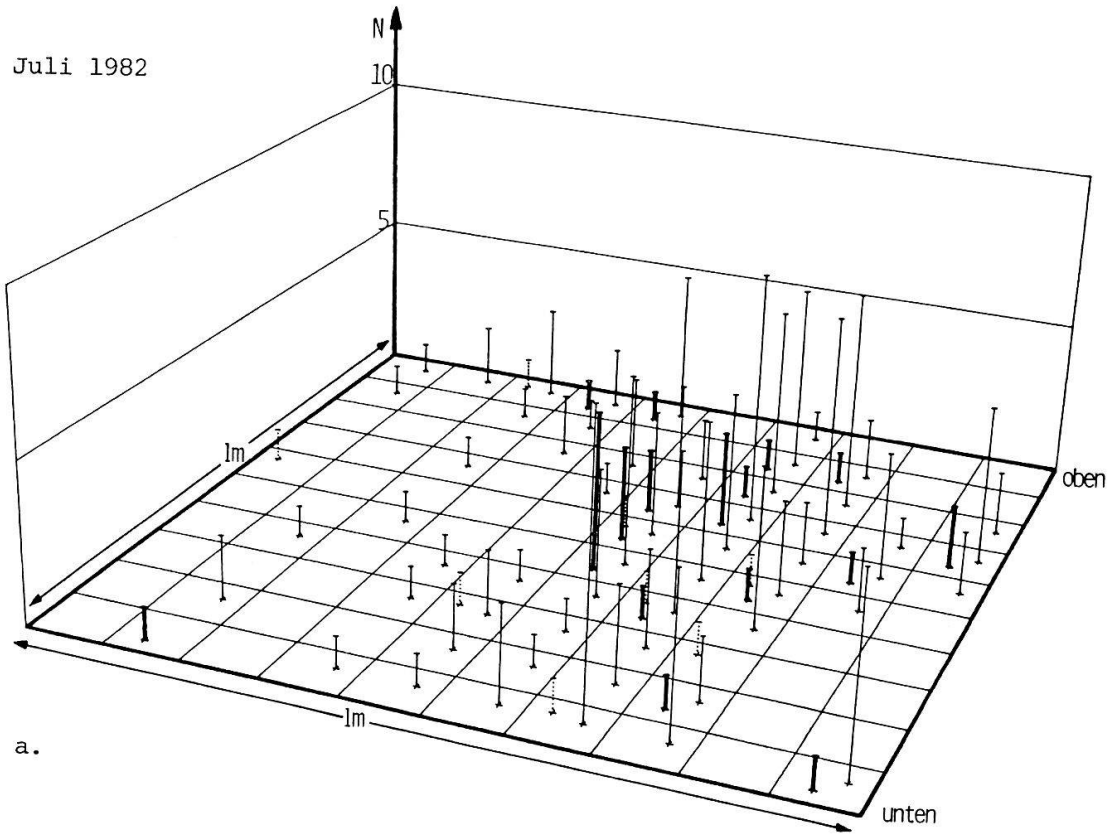


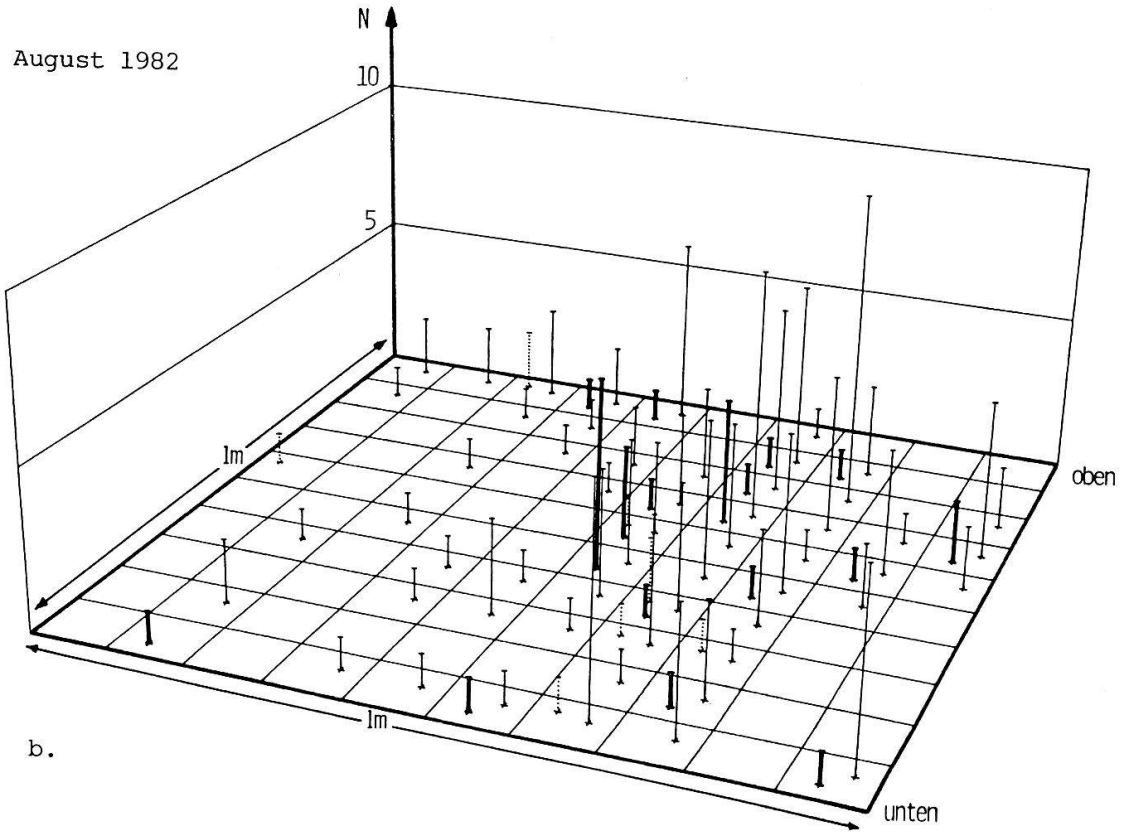
Abb. 3. Verteilungsmuster der Altersvarianten von *B. levigata* im Quadrat Ser 8A

Distribution pattern of the age-determined variants of B. levigata in the control square Ser 8A

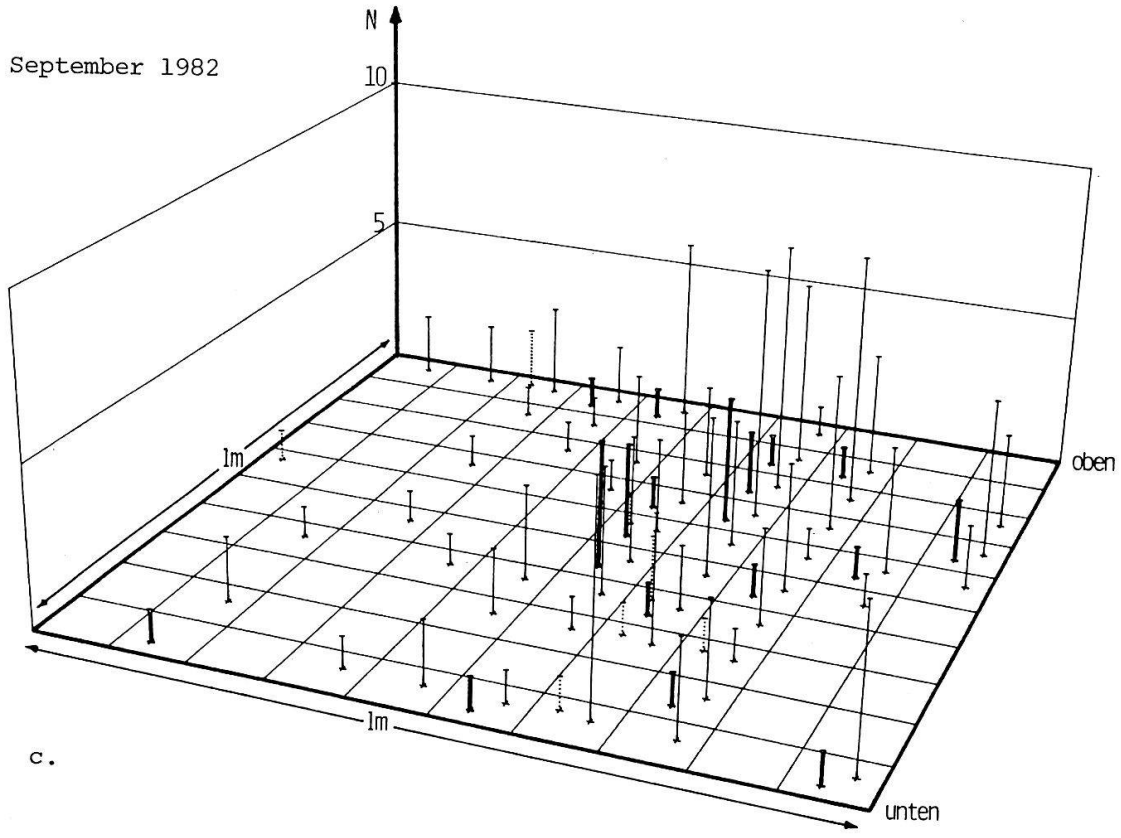
..... K = Keimlinge - *seedlings*

—— N = Nichtreproduzierende Rosetten - *non-reproducing rosettes*

▬▬ R = Reproduzierende Rosetten - *reproducing rosettes*


August 1982
N
10
5
1m
1m
oben
unten

b.


September 1982
N
10
5
1m
1m
oben
unten

c.

fällt ein inselartiges Vorkommen von *B. levigata* in der Mitte auf, nur wenige Pflanzen kamen überhaupt ausserhalb dieser Gruppe vor. Die nicht reproduzierenden Rosetten waren weitaus am häufigsten zu finden, nur gerade vier Rosetten hatten das Fortpflanzungsstadium bei der Julikontrolle erreicht. Die Anzahl der reproduzierenden wie auch der nichtreproduzierenden Rosetten nahm im Verlaufe der Vegetationszeit stetig ab, während nirgends eine neue Rosette oder gar ein Keimling zum Vorschein kam (Abb. 2a-c).

Der Quadrat Ser 8A, das mit grobem und feinem Serpentinschutt durchsetzt war und eine spärliche Vegetation aufwies, zeichnete sich durch eine unregelmässige Häufung der verschiedenen Altersvarianten aus. Während im linken Teil des Quadrats nur wenige nichtreproduzierende Rosetten vorkamen, waren in der Mitte alle drei Altersvarianten in einem Streifen von oben nach unten gehäuft vertreten. Auffällig war auch die Gruppierung der Keimlinge in der unteren Hälfte dieses Streifens; sechs Exemplare, also 2/3 aller vorkommenden Keimlinge, waren in der August- und der Septemberkontrolle innerhalb weniger Quadratdezimeter anzutreffen. Auch in anderen Quadraten war häufig eine Gruppierung von Keimlingen festzustellen. Dies wird nach vorläufigen Beobachtungen durch die sehr eingeschränkte Samen-

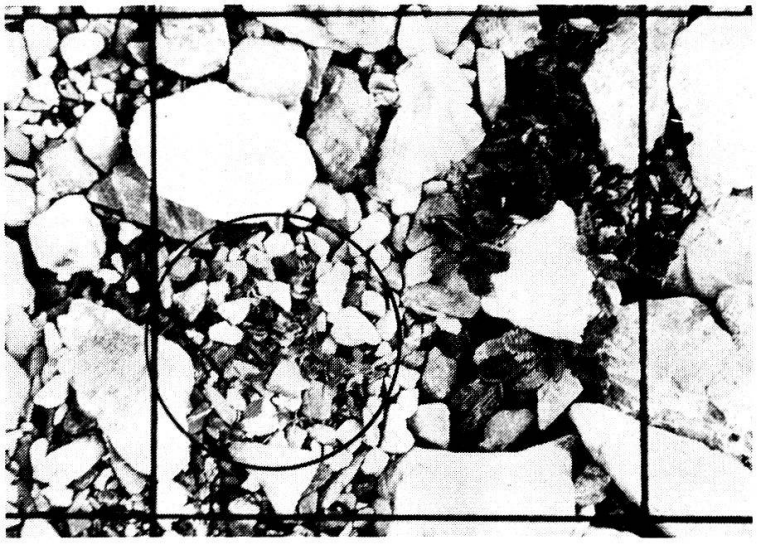


Abb. 4. Keimlingsgruppe in Quadrat Dol 8A, 7. August 1981
Cluster of seedlings in the control square Dol 8A, August 7, 1981

dispersion bedingt. Vielfach bleiben die Früchte im Herbst bis zu den ersten Schneefällen an den Fruchtständen und werden durch die Schneelast auf den Boden gedrückt. Wenn nun die Samen nach der Schneeschmelze auskeimen, so bilden sie eine Gruppe von Keimlingen, die alle Geschwister oder Halbgeschwister sind. So wurden in der ersten Julikontrolle 1981 im Quadrat Dol 8A 20 Keimlinge innerhalb eines Quadratdezimeters festgestellt (Abb. 4). Anhand der noch an Ort und Stelle vorhandenen Reste des Fruchtstandes konnte eindeutig nachgewiesen werden, dass die Keimlinge von einer einzigen Mutterpflanze abstammten, die eine Stempellänge (also ca. 20 cm) weiter oben wuchs.

In der Julikontrolle waren die nichtreproduzierenden Rosetten weitaus am häufigsten, in den folgenden Kontrollen nahm diese Kategorie kontinuierlich ab, während die beiden anderen Kategorien im Verlaufe der Vegetationszeit sogar etwas zunahmen.

4. Diskussion

Die Populationsgrösse von *Biscutella levigata* ist im Untersuchungsgebiet nicht bestimmbar, da die einzelnen Populationen nicht voneinander abgegrenzt werden können; die Art besiedelt weite Gebiete bis zu einer Höhe von 2580 m mehr oder weniger kontinuierlich (SCHIBLER 1937, VETTERLI 1981). Einzig hohe Bergketten, Gletscher, dichte Wälder und Silikatgebiete, wo *B. levigata* nur sporadisch vorkommt, können als natürliche Grenze der Art angesehen werden. Sie ist also semikontinuierlich verteilt, und verhält sich in dieser Hinsicht gleich wie *Ranunculus grenierianus*, der von DICKENMANN (1982) näher untersucht wurde.

Die Populationsdichte von *B. levigata* wird durch zwei verschiedene Faktorgruppen beeinflusst. Zuerst ist der Standortseinfluss zu nennen, wobei auch die Konkurrenz zu dieser Faktorgruppe zu zählen ist. Die Art bildet auf ihr zusagenden Standorten einen dichten Bewuchs, der sich über Flächen von mehreren Quadratmetern bis zu vielen Aren erstreckt. Der zweite Grund für eine Häufung wirkt viel kleinflächiger, er wird erst bei genaueren demographischen Untersuchungen sichtbar, und bezieht sich auf die

unregelmässigen, lokalen Häufungen der einzelnen Altersvarianten innerhalb eines Quadratmeters. Die beobachteten Unterschiede lassen sich durch die verschiedenen Fortpflanzungsstrategien von *B. levigata* erklären. Einmal erzeugt die vegetative Vermehrung durch Seitenrosetten und Wurzelknospung (MANTON 1934, WEILENMANN 1981) eine lokale Anhäufung von klonalen Teilen. Nach den vorläufigen Beobachtungen können in einzelnen Fällen Rosetten mit Abstand bis zu 1 m über das Rhizom miteinander verwachsen sein, meistens aber ergeben sich Häufungen, die sich über eine Fläche von nur wenigen Quadratdezimetern erstrecken. Es sollte noch abgeklärt werden, ob sich *B. levigata* nicht gleich verhält wie viele andere klonbildende Arten, bei denen die Klone durch das Absterben der dazwischenliegenden Ausläufer-, Rhizom- oder Wurzelstücke fragmentiert werden, und bei denen sich dann die Klonteile wie eigenständige Individuen verhalten. Nach HARBERD (1963) z.B. kann sich ein Klon von *Trifolium repens* auf diese Weise bis 20 m weit ausbreiten.

Die lokalen Häufungen können teilweise auch auf den beschränkten Samendispersionsradius zurückgeführt werden. Bedingt durch die Entstehung solcher Keimlingsgruppen ist anzunehmen, dass alle dazugehörenden Individuen Geschwister oder Halbgeschwister sind. Ein kleiner Anteil von Keimlingen dürfte möglicherweise durch eine andere Samenausbreitungsart in eine solche Gruppe gelangt sein. Die Samenausbreitung mit Hilfe der Flügel scheint jedoch eher die Ausnahme zu sein, weil es, wie auch MÜLLER-SCHNEIDER (1977) feststellte, heftige Winde braucht, um die Früchte der Flügelflieger loszureissen und fortzutragen. Die Keimlings- und Jungpflanzensterblichkeit ist durchwegs überraschend klein, dies wurde auch durch Aussaatversuche im gleichen Gebiet bestätigt (GASSER 1981). Die Sterblichkeit von zwei- bis mehrjährigen Jungpflanzen ist allerdings noch nicht bekannt. Es ist aber dennoch anzunehmen, dass bei älteren Geschwistergruppen, wenn bei den einzelnen Genotypen noch die vegetative Vermehrung dazukommt, die Klone einen extrem dichten Bewuchs bilden. Somit ist einfach zu erklären, dass in Flächen, wo Keimlinge selten vorkommen, die Populationsdichte trotz der klonalen Vermehrung viel geringer ist. Dies ist im dichten Dolomitrasen deutlich festzustellen (GASSER 1981).

Für eine genaue quantitative Bestimmung der vegetativen Vermehrung müssen bei *B. levigata* Angaben von mehreren Vegetationsperioden ausgewertet wer-

den, diese Vermehrungsart scheint jedoch wichtiger zu sein als die sexuelle Vermehrung. Neuere Arbeiten über dieses Thema lassen vermuten, dass die vegetative Vermehrung bei vielen Pflanzenarten eine sehr wichtige Rolle in der Populationsbildung spielt. THOMAS und DALE (1975) fanden z.B., dass bei *Hieracium floribundum* in Ontario in einem Jahr zehnmal mehr Rosetten vegetativ als sexuell enstanden sind. Jedoch ist bei dieser Art die Sterblichkeit der Jungpflanzen während der ersten Lebensjahre ungleich höher als bei *B. levigata*. Auch bei verschiedenen *Ranunculus*-Arten fanden SARUKHAN und HARPER (1973) besonders in den ersten Lebenswochen eine sehr hohe Sterblichkeit, die mit zunehmendem Alter abnahm, was bei *B. levigata* nicht der Fall ist.

Anhand ihres demographischen Verhaltens konnten die Teilpopulationen von *B. levigata* in zwei Gruppen eingeteilt werden. In den Rasenflächen auf Dolomitgestein ist die Dichte der Rosetten niedrig und Keimlinge sind fast keine zu finden, obwohl die reproduzierenden Rosetten proportional nicht weniger häufig vorkommen als auf den übrigen Flächen, und ein adäquater Anteil Samen produziert wird. In dieser Hinsicht stimmen unsere Beobachtungen mit denjenigen von FOSSATI (1980) überein, der bei seinen Aussaatversuchen in der alpinen Stufe von Davos eine weit geringere Keimungsrate auf vegetationsbedecktem als auf nacktem Boden beobachtete. Das seltene Vorkommen von Keimlingen in bewachsenen Flächen kann mit dem "safe site"-Konzept (s. z.B. COOK 1979) erklärt werden: Die Keimlinge kommen nur an lokal offenen Standorten wie auf Trittstellen, auf abgestorbenen Pflanzenpolstern oder in Treppenrasen vor. Das Verhalten von *B. levigata* sowie auch dasjenige von *Ranunculus montanus* s.str. und *R. grenierianus* (DICKENMANN 1982) unterstützen diese Aussagen. Die vegetative Vermehrung von *B. levigata* scheint auf Dolomitrasen im Verhältnis zu ihrem Vorkommen hier nicht niedriger zu sein als auf den andern Flächen. Es lässt sich also vermuten, dass der Gen-Pool von Teilpopulationen auf Dolomitrasen ausgesprochen klein ist.

Auf den Dolomitschuttflächen und auf allen Serpentinflächen, unabhängig von der Vegetationsbedeckung, ist eine hohe Dichte der Rosetten festzustellen, und Keimlinge sind fast stets zu finden. Die hohe Dichte in diesen Teilpopulationen ist durch das Zusammenwirken der sexuellen und vegetativen Vermehrung zu erklären, der Gen-Pool dieser Teilpopulationen

scheint also erheblich grösser zu sein als derjenige auf Dolomitrasen. Der relativ höhere Anteil von Keimlingen auf Dolomitschutt- und Serpentinflächen ist eindeutig auf das häufigere Vorkommen von offenen Mikronischen zu erklären. Auch ZUUR-ISLER (1982) konnte in ihren Aussaatversuchen auf Serpentin im gleichen Gebiet diese Beobachtungen bestätigen.

Das demographische Verhalten der Serpentinpopulationen von *B. levigata* ist also demjenigen der Teilpopulationen auf Dolomitschutt gleichzusetzen; hingegen besteht ein grosser Unterschied zwischen diesen Untersuchungsflächen zu den Dolomitrasenflächen. Dies obgleich die grössten Unterschiede zwischen den Substraten Dolomit und Serpentin in der chemischen Zusammensetzung bestehen. Anscheinend wirken sich hier vor allem die physikalischen Bodeneigenschaften (gefestigter Boden, Schutt) und die Konkurrenz anderer Pflanzen (hohe bis niedrige Vegetationsbedeckung) aus. *B. levigata* weist also auf Domolitböden eine spezifische Anpassung des demographischen Verhaltens der Teilpopulationen an die ökologischen Nischen auf, während auf Serpentin, wo der Konkurrenzfaktor nur eine kleine Rolle spielt, keine solchen Differenzierungen zu finden sind.

Unsere demographische Untersuchung bestätigt, dass die eigentliche Adaptations- und Evolutionseinheit ein kleiner, lokaler Populationsteil ist (s. z.B. RAVEN 1979).

Das demographische Verhalten von Pflanzen ist abhängig von den Anpassungsmechanismen und den verschiedenen Umweltbedingungen; es widerspiegelt also die Fortpflanzungsstrategien der jeweiligen Populationen. Die Dichte und die Klongrösse einer Teilpopulation bestimmen zusammen, wieviele Genotypen pro Flächeneinheit vorkommen, dies wirkt sich stark auf ihre genetische Variabilität aus. Besteht eine Teilpopulation nur aus relativ wenigen, dafür grossen Klonen, so ist der Gen-Pool erheblich eingeschränkt. Dieser Umstand konnte z.B. HARBERD (1961) bei *Festuca rubra* feststellen. Bei dieser Art besitzen relativ wenige Genotypen eine weite Verbreitung, so erreichte z.B. ein Klon einen Durchmesser von rund 200 m. *Pteridium aquilinum* bildet nach OINONEN (1967) Klone von bis zu 500 m Durchmesser, deren Alter er auf 1500 Jahre schätzte. *Cardamine amara* kommt auf dem Urnerboden an Bachufern in einem so dichten Bestand vor, dass keine Keimlinge aufkommen und somit in diesen Nischen keine neuen Genotypen mehr auftreten können (URBANSKA 1981). Die Klongrösse von *B. levigata* konnte mit den vorlie-

genden Daten nicht ermittelt werden, jedoch lässt sich schliessen, dass zwischen den einzelnen Untersuchungsflächen keine grossen Unterschiede auftreten.

Nach vorläufigen Beobachtungen bei Gewächshaus- und Feldversuchen (GASSER 1981) ist *B. levigata* vorwiegend allogam und wird von Insekten bestäubt. Das Vorkommen von Keimlingen im Feld wie auch die vorläufig festgestellte geringe Keimlings- und Jungpflanzensterblichkeit könnte die Zahl der Genotypen in einigen Teilpopulationen wieder erhöhen. Die spezielle Art der Samendispersion verkleinert jedoch durch das Auftreten ganzer Keimlingsgruppen den Gen-Pool, da die Geschwistergruppen viele gemeinsame Allele besitzen. Andererseits dürfte aber unter besonderen Umständen auch ein grösserer Ausbreitungsradius zu finden sein.

Mit Hilfe der vorliegenden Ergebnisse lassen sich bei *B. levigata* nur allgemeine Tendenzen des demographischen Verhaltens beschreiben. Da weder für die Lebensdauer noch für den Anteil der sexuellen Vermehrung die Rückschlüsse genügend genau sind. Diese Aspekte können bei einer ausdauernden alpinen Art nur mit Kontrollen über mehrere Jahre erfasst werden. Die Untersuchung wird weitergeführt.

Zusammenfassung

Biscutella levigata s.str. erwies sich in der alpinen Stufe bei Davos als semikontinuierlich verteilt mit überlagerten Häufungen. Das demographische Verhalten auf Dolomit und Serpentin liess sich in zwei Typen gliedern: 1. Die Teilpopulationen auf Dolomitrasen mit wenig reproduzierenden und nichtreproduzierenden Rosetten und einem seltenen Vorkommen von Keimlingen und 2. die Teilpopulationen auf Dolomitschutt und alle Serpentinteilpopulationen mit allgemein vielen *Biscutella*-Pflanzen von jeder Altersklasse und relativ vielen Keimlingen. Obgleich die grössten Unterschiede zwischen den beiden Substraten in ihrer chemischen Zusammensetzung lagen, wirkten sich anscheinend vor allem die physikalischen Bodeneigenschaften und die Konkurrenz auf das demographische Verhalten von *B. levigata* aus. Die Art wies auf Dolomit eine spezifische Anpassung der Teilpopulationen an die ökologischen Nischen auf, während auf Serpentin keine sichtbare Differenzierung festzustellen war.

Summary

In the alpine vegetation belt near Davos *Biscutelle levigata* s.str. had a semi-continuous distribution, the population density being variable. The demographic behaviour upon dolomite and serpentine followed two different patterns: 1) the subpopulations in dolomite grassland consisted of only few non-reproducing and reproducing rosettes and seedlings were scarce; 2) the subpopulations in dolomite scree slopes as well as colonies upon serpentine consisted of numerous individuals and seedlings occurred frequently. In spite of pronounced differences in the chemical composition between the two substrata, it seems that the demographic behaviour of *B. levigata* is principally influenced by physical soil factors and competition from other plants. The results suggest an adaptation to particular ecological niches upon dolomite, whereas no noticeable differentiation was observed upon serpentine.

Résumé

Dans la zone de végétation alpine près de Davos, la répartition de *Biscutella levigata* s'est révélée semi-continue, la densité étant variable. Le comportement démographique sur dolomite et serpentine a représenté deux aspects différents: 1) les subpopulations dans les gazons denses sur dolomite avaient peu d'individus en phase réproductive et non-réproductive et rarement des plantules, 2) les subpopulations sur les éboulis de dolomite ainsi que les colonies sur serpentine avaient généralement de nombreux individus d'âge différent ainsi que relativement beaucoup de plantules. Malgré les différences prononcées en composition chimique entre dolomite et serpentine, le comportement démographique de *Biscutelle levigata* semble surtout être influencé par les facteurs physicales du sol et la concurrence des autres plantes. Les résultats suggèrent une adaptation spécifique aux niches écologiques sur dolomite par les subpopulations, tandis qu'aucune différenciation visible n'a pu être constatée sur serpentine.

Literatur

COOK R.E., 1979: Patterns of juvenile mortality and recruitment in plants. In: SOLBRIG O.T., JAIN S. and RAVEN P.H. (eds.), Topics in the population biology. Columbia Univ. Press, New York. 206-231.

DICKENMANN R., 1982: Genetisch-ökologische Untersuchungen an *Ranunculus montanus* Willd. s.l. aus der alpinen Stufe von Davos (Graubünden). Veröff.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, *78*, 89 S.

FOSSATI A., 1980: Keimverhalten und frühe Entwicklungsphasen einiger Alpenpflanzen. Veröff.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, *73*, 193 S.

GASSER M., 1981: Differenzierungsmuster von Pflanzenarten, die auf verschiedenen Gesteinsunterlagen wachsen. Diplomarbeit. Geobot.Inst. ETH, Stiftung Rübel. 143 S. (Manuskript).

HARBERD D.J., 1961: Observations on population structure and longevity of *Festuca rubra*. New Phytol. *60*, 184-206.
- 1963: Observations on natural clones of *Trifolium repens* L. New Phytol. *62*, 198-204.
HARPER J.L., 1978: The demography of plants with clonal growth. In: FREYSEN A.H.J. und WOLDENDORP J.W. (eds), Structure and functioning of plant populations. North Holland Publ.Comp., Amsterdam-27-48.
- und WHITE J., 1974: The demography of plants. Ann.Rev.Ecol.Syst. *5*, 419-463.
HESS H.E., LANDOLT E. und HIRZEL R., 1970: Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. Birkhäuser, Basel. Bd. 2, 956 S.
MANTON I., 1934: The problem of *Biscutella laevigata* L. Zeitschr.indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre Berlin, *67*, 41-57.
MüLLER-SCHNEIDER P., 1977: Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen. Veröff. Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, *61*, 226 S.
OINONEN E., 1967: The correlation between the size of Finnish bracken (*Pteridium aquilinum* [L.] Kuhn) clones and certain periods of site history. Acta forest.fenn. *83*, 1-51.
RAVEN P.H., 1979: Future directions in plant population biology. In: SOLBRIG O.T., JAINS S. und RAVEN P.H. (eds), Topics in plant population biology. Columbia Univ. Press, New York, 461-481.
SARUKHAN J. und HARPER J.L., 1973: Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. I. Population flux and survivorship. J.Ecol. *61*, 675-716.
SCHIBLER W., 1937: Flora von Davos. Beil.Jber.Natf.Ges.Graubünden, Chur, *74*, 216 S.
THOMAS A.G. und DALE H.M., 1975: The role of seed reproduction in the dynamics of established population of *Hieracium floribundum* and a comparison with that of vegetative reproduction. Can.J.Bot. *53*, 3022-3031.
URBANSKA K., 1981: Reproductive strategies in some perennial angiosperms. Viertelj.schr.Natf.Ges.Zürich *126*, 269-284.
VETTERLI L., 1981: Pflanzensoziologische Kartierung in der alpinen Stufe 1:2500. Angew.Pflanzensoziol.Veröff.Forstl.Bundesvers'anst.Wien *26*, 259-276.
WEILENMANN K., 1981: Bedeutung der Keim- und Jungpflanzenphase für alpine Taxa verschiedener Standorte. Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, *48*, 68-119.
ZUUR-ISLER D., 1982: Germinating behaviour and early life phases of some species from alpine serpentine soils. Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, *49*, 76-107.

Adresse des Autors: Max GASSER, dipl. Natw. ETH
Geobotanisches Institut ETH
Stiftung Rübel
Zürichbergstr. 38
CH-8044 Zürich