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

Stiftung Rübel

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

Band: 57 (1991)

Artikel: Samenvorrat von zwei alpinen Böden = Seed pool of two alpine soils

Autor: Hatt, Marcel

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-377765

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: 27.11.2025

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

Ber.Geobot.Institut ETH, Stiftung Rübel, Zürich 57 (1991), 41-71

Samenvorrat von zwei alpinen Böden

Seed pool of two alpine soils

Marcel HATT

INHALT

1.	Einleitung	42
2.	Methoden und Material	43
2.1.	Herkunft des Materials	43
2.2.	Erfassung des Samenvorrates	44
2.3.	Auswertung der Ergebnisse und statistische Methoden	47
2.4.	Vegetationskundliche Methoden	47
3.	Ergebnisse	48
3.1.	Samenvorrat unter natürlichen Rasen	48
3.1.1.	Grösse und Artenzusammensetzung des Samenvorrates	48
3.1.2.	Horizontale Verteilung der Samen	51
3.2.	Samenvorrat der erodierten und teilweise renaturierten Flächen	55
3.3.	Samenvorrat und Vegetation	55
3.3.1.	Pflanzengesellschaften der untersuchten Flächen	57
3.3.2.	Artenzusammensetzung des Samenvorrates im Vergleich mit der Vegetation	57
3.4.	Keimungsverlauf der Samen in den untersuchten Bodenproben	60
3.5.	Zur statistischen Genauigkeit der Ergebnisse	61
4.	Diskussion	63
	Zusammenfassung - Summary	69
	Literatur	70

1. EINLEITUNG

Alpine Ökosysteme wurden bisher in Bezug auf die im Boden vorhandenen Samenvorräte noch kaum untersucht. Kenntnisse über das natürliche Samenpotential dieser Böden sind daher erstens für die Grundlagenforschung, zweitens aber auch für die Renaturierung von hochalpinen Skipistenplanierungen interessant. Im Rahmen einer Diplomarbeit, deren wichtigste Resultate hier zusammengefasst sind, wurde deshalb der Samenvorrat von zwei verschiedenen Bodentypen in der alpinen Stufe von Davos untersucht. Im Zentrum standen dabei vor allem die quantitative Bestimmung des Samenvorrates und die Untersuchung der horizontalen Verteilungsmuster. Die Samengesellschaften wurden soweit als möglich bestimmt und mit den entsprechenden Pflanzengesellschaften verglichen. Ausserdem wurden die Bodenproben aus ungestörten Böden solchen von planierten (erodierten) und teilweise renaturierten Flächen gegenüber gestellt.

Dass im Erdboden beachtliche Mengen an keimfähigen Samen vorhanden sein können, berichtete bereits Darwin (1859). Seither wurden vor allem Acker-, Grünland- und Waldböden auf ihren Samenvorrat hin untersucht, während wirtschaftlich "uninteressante" Gebiete wie Nassstandorte oder arktische Böden erst in letzter Zeit Beachtung fanden. Die grössten Samendichten werden in Ackerböden gefunden. Mengen von einigen zehntausend Samen/m² sind hier keine Seltenheit (z.B. Roberts und Stokes 1966, Jensen 1969). Ebenfalls beachtliche Samendichten werden an Nassstandorten oder unter Grünland gefunden (z.B. Hayashi und Numata 1971, Leck und Simpson 1987, zit. in Leck 1989). In Waldböden oder in arktischen Gebieten sind tendenziell eher weniger Samen vorhanden (z.B. Moore und Wein 1977, Fox 1983). Allerdings ergeben die Untersuchungen von diesen Standorten kein einheitliches Bild, wobei auch methodische Probleme eine grosse Rolle spielen dürften. So können z.B. können die Samen im Boden extrem heterogen verteilt sein, sowohl was die vertikale als auch was die horizontale Verbreitung betrifft (Kellmann 1978, Thompson 1986).

Die Grösse, die Zusammensetzung und das Verteilungsmuster eines Samenvorrates werden einerseits durch die Umweltbedingungen, andererseits durch die Fortpflanzungsstrategien der in der Vegetation vorhandenen Arten geprägt. Arten, die auf Fortpflanzung durch Samen angewiesen sind, bilden oft sehr zahlreiche und lange lebensfähige Samen. Häufig werden die Samen in Gruppen ausgebreitet, was zu stark heterogenen Verbreitungsmustern führt.

Unterschiedliche Fortpflanzungsstrategien haben zur Folge, dass die Artenzusammensetzung eines Samenvorrates keineswegs mit derjenigen der Vegetation übereinstimmen muss. Inwieweit Samenvorräte die Vegetation beeinflussen, lässt sich vorderhand kaum sagen (Mayor und Pyott 1966). Allgemein scheint der Einfluss bei Pioniervegetationen grösser zu sein als bei Klimaxgesellschaften. Auf jeden Fall stellen Samenvorräte aber ein natürlicherweise im Boden vorhandenes Regenerationspotential für Pflanzenpopulationen dar, was z.B. bei der Renaturierung von Skipistenplanierungen von grosser Bedeutung sein könnte. Samenbanken sind auch im Hinblick auf genetische Aspekte sehr wichtig. Sie enthalten oft Samen und somit Genotypen von mehreren Pflanzengenerationen und können deshalb als "genetisches Gedächtnis" einer Population bezeichnet werden.

Verdankungen

An dieser Stelle möchte ich Frau Prof. K.M. Urbanska für ihre Hilfe danken. Auch allen anderen Mitarbeitern des Geobotanischen Institutes, die mit Rat und Tat behilflich waren, sei herzlich gedankt, wobei die Zusammenarbeit mit der "Alpinen Gruppe" und vor allem mit Ladina Pazeller besonders wertvoll war.

2. METHODEN UND MATERIAL

2.1. HERKUNFT DES MATERIALS

Die Untersuchungen wurden hauptsächlich in zwei Rasenflächen der alpinen Stufe bei Davos durchgeführt. Die eine Fläche befindet sich am Schiawang (Untergrund: Dolomit; Bodentyp: Dolomitrendzina) auf 2380 m ü. M., die andere am Wannengrat (Untergrund: Saures Silikat; Bodentyp: Verbraunter Ranker) auf 2450 m ü. M.

Zusätzlich wurden einzelne Proben an folgenden Standorten genommen:

Dolomit: ca. 50 m oberhalb der Endstation der Gondelbahn Schatzalp-Strela

- Erodierte Skipistenplanierung
- Renaturierte Flächen:
 - Bepflanzt im Juli 1985 (Projekt Hefti-Hollenstein)
 - Aussaat im Juli 1984, ungeschützt (Schütz 1988)
 - Aussaat im Juli 1984, geschützt mit biologisch abbaubaren Holzfaserdecken (Curlex® Blankets, American Excelsior, Arlington, Texas) (Schütz 1988)

Silikat: unterhalb der Endstation der Luftseilbahn Jakobshorn Erodierte Skipistenplanierung

- Renaturierte Flächen:
 - Bepflanzt im Juli 1985 (Projekt Hefti-Hollenstein)
 - Aussaat im Juli 1984, ungeschützt (Schütz 1988)
 - Aussaat im Juli 1984, geschützt mit Curlex® (Schütz 1988)

2.2. ERFASSUNG DES SAMENVORRATES

Sowohl am Schiawang als auch am Wannengrat wurde eine möglichst homogene Fläche mit ähnlicher Exposition ausgesucht. Mit Holzpflöcken wurde ein Quadrat von 5 x 5 m abgesteckt, welches in 25 Quadrate à 1 m² unterteilt wurde. Die Probenahme fand am Schiawang am 29. August 1989 und am 6. Juli 1990, am Wannengrat am 30. August 1989 und am 7. Juli 1990 statt. Die Einzelproben auf der erodierten Skipistenplanierung und den renaturierten Flächen wurden nur einmal genommen (am 30. August 1989). Die Proben wurden mit einem Metallzylinder, welcher einen Durchmesser von 5.4 cm aufwies, bis in eine Tiefe von 5 cm (inklusive Streuschicht) gestochen. Da die Böden in dieser Höhe relativ flachgründig sind, sollte diese Tiefe genügen, um die meisten Samen zu erfassen (Schütz und Flüeler, pers. Mitt.). Die Probenahme wurde systematisch durchgeführt, um sicherzustellen, dass die Proben unabhängig von der Oberflächenbeschaffenheit des Bodens (Steine, Horste etc.) gestochen wurden. In den Teilflächen Schiawang 13 und Wannengrat 8 (Fig. 1) wurden pro Probenahme 21 Proben genommen (Fig. 2), um kleinräumige Verbreitungsmuster zu erfassen, in den übrigen Teilflächen wurden die Proben gemäss Fig. 3 genommen.

Bei jeder Probe wurde das Mikrorelief mit einer Dreipunkteskala beurteilt, und zwar sowohl bezüglich Neigung (0-50 %/50-150 %/ >150%) als auch bezüglich Vegetationsform (Horste/ "normaler" Bewuchs/Einzelpflanzen bzw. ohne Bewuchs). Speziell notiert wurden ausserdem diejenigen Probestellen, die sich in Mulden-, Terrassen- oder Stufenlagen befanden (Fig. 4). Dies geschah, um später einen allfälligen Einfluss des Mikroreliefs auf die Samendichte zu beurteilen.

Die Bodenproben wurden in Plastiksäcke gefüllt, beschriftet und trocknen gelassen. Die 21 Proben der Teilfläche Schiawang 13 vom Herbst 89 wurden bereits am 4. Dezember im Rahmen eines Vorversuches bearbeitet. Die übrigen Proben vom Herbst 89 wurden während des Winters im ungeheizten

Estrich gelagert und erst am 17. Mai weiterverarbeitet. Die Proben vom Frühling 90 trockneten 16 Tage lang und wurden am 23./24. Juli bearbeitet.

Da hochalpine Pflanzen oft starke Keimruhen aufweisen (vgl. z.B. Fossati 1980, Urbanska und Schütz 1986, Schütz 1988), erschien die direkte Keimungsmethode wenig erfolgversprechend. Ursprünglich war deshalb geplant, die Samen auf physikalischem Wege (mittels Flottation) zu isolieren. Alpine Böden enthalten aber einen sehr hohen Humusanteil. Daher schwammen bei dieser Methode nicht nur die Samen, sondern auch eine grosse Menge organischen Materials auf. Das Aussortieren von Hand war deswegen aus zeitlichen Gründen unmöglich. Da eine weitere Reduktion der Probevolumina mit den

1	2	3	4	5
6	7	8	9	10
11	12	13	14	15
16	17	18	19	20
21	22	23	24	25

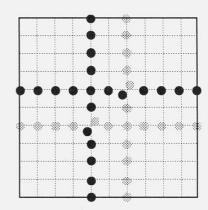


Fig. 1. (Oben links). Numerierung der 1m²-Teilflächen - Code numbers of the 1m²-plots.

Fig. 2. (Oben rechts). Lage der Proben in den Teilflächen Schiawang 13 und Wannengrat 8 (● Herbst 1989, ⊗ Frühling 1990).

Location of the soil samples taken in the plots Schiawang 13 and Wannengrat 8 (• autumn 1989, * spring 1990).

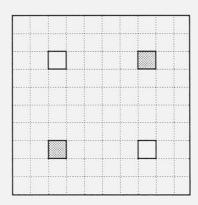


Fig. 3. Lage der Proben in den übrigen Teilflächen (Herbst 1989, Frühling 1990). Location of the soil samples in other plots studied (autumn 1989, spring 1990).

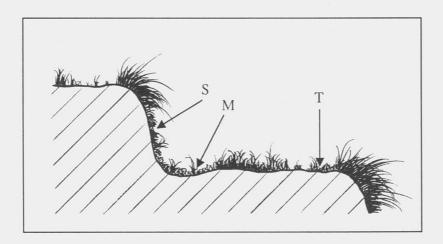


Fig. 4. Charakterisierung von Bodenproben bezüglich Mikrorelief: Stufen-, Mulden- und Terrassenlage auf einer natürlichen Rasentreppe. Soil samples in relation to microrelief of a natural terrace in a meadow:

T = platform, M = depression, S = step

mir zur Verfügung stehenden Mitteln nicht möglich war, entschied ich mich nach einigen Versuchen für folgende kombinierte Methode: Alle Proben wurden durch ein Sieb mit Maschenweite 4 mm gesiebt, um Steine und grössere Pflanzenteile zu entfernen. Grössere Erdklumpen wurden sorgfältig zerkleinert. Da die Proben stark unterschiedliche Skelettanteile aufwiesen und ausserdem bei vielen Bodenproben eine exakte Tiefe von 5 cm nicht gewährleistet war, wurde der Feinerdeanteil (Korngrösse < 2 mm) bestimmt. Bei jeder Probe wurde die Fraktion mit einer Korngrösse von 1-2 mm herausgesiebt. Die darin enthaltenen Samen wurden unter der Lupe von Hand aussortiert, was infolge des relativ kleinen Anteils dieser Fraktion und der gut erkennbaren Samen in der zur Verfügung stehenden Zeit möglich war. Viele der Arten, deren Samen als Folge einer undurchlässigen Samenschale in Keimruhe verharren, sollten in dieser Fraktion enthalten sein (Schütz, pers. Mitt.). Die Samen wurden anhand von Samenproben aus dem Gebiet von Davos so weit als möglich bestimmt. Anschliessend wurde mit dem Tetrazoliumtest nach MOORE (1973) festgestellt, ob die Samen noch lebten. Dickschalige Samen (z.B. Leguminosen) wurden zuvor skarifiziert, um dem Embryo die Aufnahme der Tetrazoliumlösung zu ermöglichen.

Die übrigen Korngrössen (0-1 mm, 2-4 mm) wurden in Plastikpetrischalen (Durchmesser: 9 cm) gegeben und zugedeckt. Die Schichtdicke betrug maximal 1 cm. Um allfällige Keimruhen möglichst zu durchbrechen, wurden die Proben mit einer 10-3 molaren Gibberellinsäurelösung angegossen (Schütz 1988 und pers. Mitt.). Später wurde mit Leitungswasser nachgegossen. In ei-

nem Vorversuch wurden die Proben der Teilfläche Schiawang 13 in der Klimakammer während 107 Tagen unter konstanten Bedingungen gehalten (Tagesdauer 16 h, Temperatur am Tag 20°C, nachts 10°C, Luftfeuchtigkeit 80%). Die übrigen Proben wurden ins Gewächshaus gestellt, wo die Bedingungen stark schwankten. Die Temperatur variierte zwischen 11 und 40°C. Die Proben vom Herbst 89 wurden 53 Tage lang keimengelassen. Anschliessend wurden sie für 35 Tage ins Kühlfach (-18°C) gestellt, um sicherzustellen, dass noch vorhandene Samen eine Vernalisation durchmachten. Nach dieser Kältebehandlung kamen sie zurück ins Gewächshaus, wo sie noch 31 Tage lang beobachtet wurden. Die Proben vom Frühling 90 wurden während 53 Tagen im Gewächshaus keimengelassen. Die Keimlinge wurden mindestens wöchentlich gezählt. Da mir keine Bestimmungsbücher für alpine Keimlinge bekannt waren, wurden die Keimlinge pikiert, wachsengelassen und dann bestimmt.

2.3. AUSWERTUNG DER ERGEBNISSE UND STATISTISCHE METHODEN

Neben der Anzahl der tatsächlich gefundenen Samen ist im Ergebnisteil auch die Samendichte (Anzahl Samen/m²) der beiden Standorte angegeben. Dies ermöglicht den Vergleich mit anderen Arbeiten. Die Dichte wurde folgendermassen berechnet: Die totale Anzahl der pro Fläche und Probenahme gefundenen Samen wurde durch die Gesamtfläche der ausgestochenen Bodenproben (jeweils 0.158 m²) dividiert.

Um die Genauigkeit der Ergebnisse zu beurteilen, wurden für die Gesamtzahl der gekeimten Samen und für einige ausgewählte Arten der Variationskoeffizient und das Konfidenzintervall berechnet. Für die Berechnung des Konfidenzintervalls wurde die Studentsche t-Verteilung verwendet.

2.4. VEGETATIONSKUNDLICHE METHODEN

Für die pflanzensoziologische Charakterisierung der Untersuchungsflächen wurden an beiden Standorten einige Vegetationsaufnahmen nach Braunblanquet (Ellenberg 1956) gemacht, wobei die Moose und Flechten nicht berücksichtigt wurden. Die Aufnahmen fanden zwischen dem 7. Juli und dem 12. September 1990 statt. Für die Schlusstabellen (Tab. 3 und 4) wurde der jeweils grösste Deckungswert berücksichtigt. Ausserdem wurden die zusätzli-

chen Pflanzenarten, die in einem Abstand von bis zu 20 m von den Flächen vorkamen, notiert. Die Nomenklatur der Pflanzen folgt Hess et al. (1976-80).

3. ERGEBNISSE

3.1. SAMENVORRAT UNTER NATÜRLICHEN RASEN

Der Samenvorrat der natürlichen Rasen wurde vor allem im Hinblick auf die folgenden Aspekte untersucht:

- Grösse und Artenzusammensetzung
- Horizontale Verteilung der Samen

Im folgenden werden jeweils zuerst die Verhältnisse am Schiawang (Dolomit), anschliessend am Wannengrat (saures Silikat) dargestellt.

3.1.1. Grösse und Artenzusammensetzung des Samenvorrates

Am Schiawang wurden in den Proben vom Herbst 89 insgesamt 230 Keimlinge und Samen gefunden. Dies entspricht einer Dichte von 1455 Samen/m². In den Proben vom Frühling 90 befanden sich 219 Keimlinge und Samen, was eine Dichte von 1386 Samen/m² ergibt.

Aus dem Samenvorrat vom Herbst konnten insgesamt 10 Arten (bzw. Gattungen) identifiziert werden (Tab. 1). 16 Keimlinge starben, bevor eine Bestimmung möglich war. Diese Keimlinge dürften aber mehrheitlich den identifizierten Arten angehören. Bei den *Carex* sp. wurde auf eine Unterscheidung zwischen *C. firma* und *C. sempervirens* verzichtet, da bei Samen mit einer stark verwitterten Samenschale keine eindeutige Zuordnung möglich war. Ausserdem konnten je ein Gramineenkeimling und -same und 7 weitere Keimlinge nicht genauer bestimmt werden, gehörten aber zu wenigstens 3 weiteren Arten. Insgesamt konnten also im Samenvorrat der Herbstproben mindestens 13 Arten festgestellt werden.

Aus dem Samenvorrat vom Frühling konnten insgesamt 7 Arten (bzw. Gattungen) identifiziert werden (Tab. 1). Es handelt sich ausschliesslich um Taxa, die bereits in den Herbstproben gefunden wurden. Zusammen mit 3 Gramineenkeimlingen, einem Gramineensamen und einem weiteren Keimling, die alle nicht weiter bestimmt werden konnten, enthält der Samenvorrat der Frühlingsproben mindestens 9 Arten.

Bei der Artenzusammensetzung der Herbstproben fällt die absolute Dominanz

von Sedum atratum auf. Diese Art stellt 50% des gesamten Samenvorrates. Weitere 37% werden von Carex sp., Minuartia sp. (?), Helianthemum alpestre, Campanula scheuchzeri und Sesleria coerulea gebildet. Die übrigen Arten kommen nur vereinzelt vor und bilden zusammen 13% des Samenvorrates (vgl. Tab. 1).

Tab. 1. Samenvorrat am Schiawang - Seed pool at the Schiawang.

- † = Keimlinge, die starben, bevor sie bestimmt werden konnten Seedlings which died before determination was possible
- ? = Keine genauere Bestimmung war möglich Only approximate determination possible

Herbst 1989		Frühling 1990	
Sedum atratum	115	Sedum atratum	167
Carex sp.	32	Carex sp.	14
Minuartia sp. (?)	19	Minuartia sp. (?)	14
Helianthemum alpestre	15	Sesleria coerulea	9
Campanula scheuchzeri	11	Helianthemum alpestre	5
Sesleria coerulea	8	Gramineae	4
Anthyllis alpestris	2	Anthyllis alpestris	2
Gramineae	2	Campanula scheuchzeri	2
Hieracium sp.	1	†	1
Rumex cf. nivalis	1	?	1
Thymus polytrichus	1		12
+	16		
?	7		
Total	230	Total	219

Tab. 2. Samenvorrat am Wannengrat - Seed pool at the Wannengrat.

- † = Keimlinge, die starben, bevor sie bestimmt werden konnten Seedlings which died before determination was possible
- ? = Keine genauere Bestimmung war möglich Only approximate determination possible

Herbst 1989		Frühling 1990		
Campanula barbata	100	Campanula barbata		262
Carex sp.	22	Gnaphalium supinum		30
Gramineae	13	Sedum annuum		17
Leontodon sp.	12	Carex sp.		16
Sedum annuum	12	Gramineae		11
Gnaphalium supinum	9	Anthoxanthum alpinum		5
Anthoxanthum alpinum	6	Soldanella sp. (?)		4
Agrostis rupestris	6 5 3	Arenaria biflora (?)		2
Phleum alpinum	3	Veronica alpina (?)		2
Arenaria biflora (?)	2	Hieracium sp.		1
Veronica alpina (?)	1	†		6
Chrysanthemum alpinum	1	?		6
Trifolium alpinum	1	* 1		
Soldanella sp. (?)	1			
†	58			
?	7			
Total	253	Total		362

Noch extremer sind die Verhältnisse in den Frühlingsproben. Hier stellt Sedum atratum 76% des gesamten Samenvorrates. Carex sp., Minuartia sp. (?) und Sesleria coerulea bilden weitere 17%, während die übrigen Arten lediglich 7% ausmachen (vgl. Tab. 1).

Am Wannengrat wurden in den Proben vom Herbst 89 insgesamt 254 Keimlinge und Samen gefunden. Dies entspricht einer Dichte von 1607 Samen/m². In den Proben vom Frühling 90 befanden sich 362 Keimlinge und Samen, was eine Dichte von 2291 Samen/m² ergibt.

Aus dem Samenvorrat vom Herbst konnten insgesamt 13 Arten (bzw. Gattungen) identifiziert werden (Tab. 2). 58 Keimlinge starben, bevor eine Bestimmung möglich war. Wie schon am Schiawang dürfte auch hier die Mehrzahl dieser Keimlinge den identifizierten Arten angehören. Bei den *Carex* sp. war eine zuverlässige Unterscheidung von *C. curvula* und *C. sempervirens* nicht möglich. 13 Gramineenkeimlinge konnten nicht weiter bestimmt werden, sind aber möglicherweise den identifizierten Arten zuzuordnen. Ausserdem konnten 7 Keimlinge überhaupt nicht bestimmt werden. Sie gehören zu wenigstens 2 weiteren Arten. Insgesamt konnten also im Samenvorrat der Herbstproben mindestens 15 Arten festgestellt werden.

Aus dem Samenvorrat vom Frühling konnten insgesamt 9 Arten (bzw. Gattungen) identifiziert werden (Tab. 2). Mit Ausnahme von einem Samen von *Hieracium* sp. handelt es sich ausschliesslich um Arten, die bereits in den Herbstproben gefunden wurden. Zusammen mit 11 Gramineenkeimlingen, 5 weiteren Keimlingen und einem Samen, die alle nicht weiter bestimmt werden konnten, enthält der Samenvorrat der Frühlingsproben mindestens 11 Arten.

In den Herbstproben ist *Campanula barbata* sehr dominant. Sie stellt 39% des gesamten Samenvorrates. Weitere 27% werden durch *Carex* sp., *Gramineae*, *Leontodon* sp., *Sedum annuum* und *Gnaphalium supinum* gebildet. 23% starben, bevor sie bestimmt werden konnten. Die übrigen Arten kommen nur vereinzelt vor und bilden 11% des Samenvorrates (vgl. Tab. 2).

Weit extremer sind die Verhältnisse in den Frühlingsproben, wo *Campanula barbata* 72% des gesamten Samenvorrates stellt. *Gnaphalium supinum*, *Sedum annuum*, *Carex* sp. und *Gramineae* bilden weitere 20%, während die übrigen Arten lediglich 8% ausmachen (vgl. Tab. 2).

3.1.2. Horizontale Verteilung der Samen

Die horizontale Verteilung der Samen in der Untersuchungsfläche Schiawang ist ziemlich unregelmässig (Fig. 5). Auffällig sind insbesondere drei Proben,

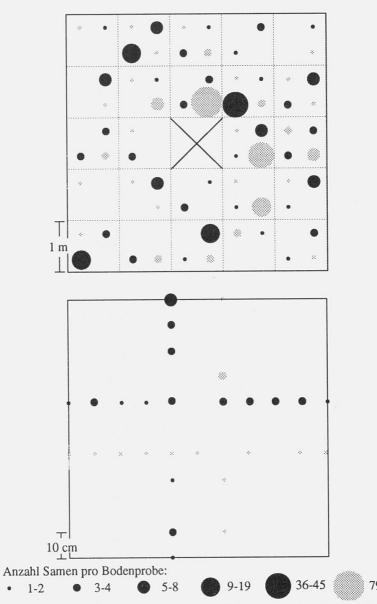


Fig. 5. (Oben). Horizontale Verteilung der Samen am Schiawang im Herbst 1989 (schwarze Punkte) und im Frühling 1990 (graue Punkte). Teilfläche 13 ist nicht berücksichtigt. Schiawang: Horizontal distribution of the seeds in autumn 1989 (black spots) and in spring 1990 (grey spots). Plot 13 is not included.

Fig. 6. (Unten). Horizontale Verteilung der Samen in der Teilfläche 13 am Schiawang im Herbst 1989 (schwarze Punkte) und im Frühling 1990 (graue Punkte). Schiawang: Horizontal distribution of the seeds in plot 13 in autumn 1989 (black spots) and in spring 1990 (grey spots).

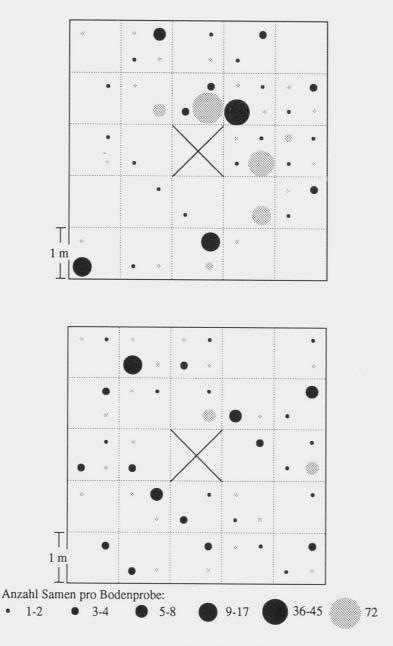


Fig. 7. (Oben). *Sedum atratum*: Horizontale Verteilung der Samen am Schiawang im Herbst 1989 (schwarze Punkte) und im Frühling 1990 (graue Punkte). Teilfläche 13 ist nicht berücksichtigt.

Sedum atratum: Horizontal distribution of the seeds at the Schiawang in autumn 1989 (black spots) and in spring 1990 (grey spots). Plot 13 is not included.

Fig. 8. (Unten). Horizontale Verteilung des Samenvorrates ohne *Sedum atratum* am Schiawang im Herbst 1989 (schwarze Punkte) und im Frühling 1990 (graue Punkte). Teilfläche 13 ist nicht berücksichtigt.

Schiawang: Horizontal distribution of the seed pool without Sedum attratum in autumn 1989 (black spots) and in spring 1990 (grey spots). Plot 13 is not included.

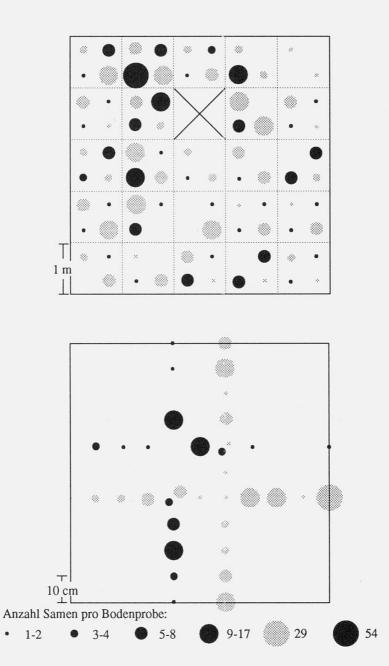


Fig. 9. (Oben). Horizontale Verteilung der Samen am Wannengrat im Herbst 1989 (schwarze Punkte) und im Frühling 1990 (graue Punkte). Teilfläche 8 ist nicht berücksichtigt

Wannengrat: Horizontal distribution of the seeds in autumn 1989 (black spots) and in spring 1990 (grey spots). Plot 8 is not included.

Fig. 10. (Unten). Horizontale Verteilung der Samen in der Teilfläche 8 am Wannengrat im Herbst 1989 (schwarze Punkte) und im Frühling 1990 (graue Punkte). Wannengrat: Horizontal distribution of the seeds in plot 8 in autumn 1989 (black spots) and in spring 1990 (grey spots).

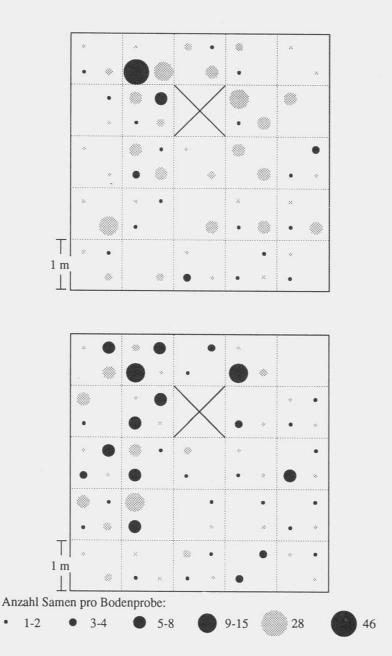


Fig. 11. (Oben). *Campanula barbata*: Horizontale Verteilung der Samen am Wannengrat im Herbst 1989 (schwarze Punkte) und im Frühling 1990 (graue Punkte). Teilfläche 8 ist nicht berücksichtigt.

Campanula barbata: Horizontal distribution of the seeds at the Wannengrat in autumn 1989 (black spots) and in spring 1990 (grey spots). Plot 8 is not included.

Fig. 12. (Unten). Horizontale Verteilung des Samenvorrates ohne *Campanula barbata* am Wannengrat im Herbst 1989 (schwarze Punkte) und im Frühling 1990 (graue Punkte). Teilfläche 8 ist nicht berücksichtigt.

Wannengrat: Horizontal distribution of the seed pool without Campanula barbata in autumn 1989 (black spots) and in spring 1990 (grey spots). Plot 8 is not included.

welche 36, 45 bzw. 79 Samen enthielten. Diese Verteilung konnte allerdings nur bei einem relativ grossen Probenabstand beobachtet werden. In der Teilfläche 13 (Probenabstand 10 cm) wurden speziell kleinräumige Verteilungsmuster untersucht (Fig. 6). In dieser Teilfläche scheinen die Samen ziemlich gleichmässig verbreitet zu sein. Ein Vergleich zwischen der Verteilung von Sedum atratum und den übrigen Arten zeigt, dass die Inhomogenität vor allem durch S. atratum bewirkt wird (Fig. 7 und 8).

Die horizontale Verteilung der Samen in der Untersuchungsfläche Wannengrat ist sehr unregelmässig (Fig. 9). Auffällig sind vor allem zwei Proben, welche 29 bzw. 54 Samen enthielten. Am Wannengrat weisen selbst die besonders kleinräumigen Verteilungsmuster noch eine starke Inhomogenität auf (Fig. 10). Ein Vergleich zwischen der Verteilung von *Campanula barbata* und den übrigen Arten zeigt, dass nicht nur die Samen von *C. barbata* (Fig. 11), sondern auch die der übrigen Arten sehr ungleichmässig verteilt sind (Fig. 12).

An beiden Standorten kann die heterogene Samenverteilung nicht durch die Lage der Bodenprobe bezüglich Mikrorelief erklärt werden. Ein Einfluss des Mikroreliefs lässt sich aber trotzdem nicht ausschliessen und eventuell mit anderen Methoden nachweisen.

3.2. SAMENVORRAT DER ERODIERTEN UND TEILWEISE RENATURIERTEN FLÄCHEN

Nur in zwei der acht untersuchten Flächen konnten Samen festgestellt werden. In den Einzelproben der planierten und erodierten Fläche von der Strela wurde ein einziger Keimling von Sedum atratum gefunden. In der Probe vom Projekt Hefti-hollenstein vom Jakobshorn keimten 4 Gramineen. Die be treffende Versuchsfläche wurde 1985 ausschliesslich mit Gramineen bepflanzt. Bei den gefundenen Keimlingen dürfte es sich somit um Selbstsaat der angepflanzten Einheiten handeln.

3.3. SAMENVORRAT UND VEGETATION

Die Vegetation prägt die Artenzusammensetzung des im Boden vorhandenen Samenvorrates. Umgekehrt kann aber auch der Samenvorrat einen entscheidenden Einfluss auf die Vegetation ausüben. Da ausserdem Samen lange Zeit

im Boden überleben können, kann der Samenvorrat Arten enthalten, die in der Vegetation nicht mehr vorhanden sind. Solche Arten geben Hinweise auf das Alter des Samenvorrates. Die Vegetation auf den Untersuchungsflächen und in der näheren Umgebung davon wurde genau aufgenommen, um den Zusammenhang mit dem Samenvorrat beurteilen zu können.

Tab. 3. Schiawang: Artenliste der Pflanzen auf der Untersuchungsfläche (mit Deckungswert) und in der näheren Umgebung (ohne Deckungswert).

Schiawang: Plant species within the plot examined (frequency indicated) and in the closely adjacent areas (frequency not determined).

Agrostis alpina	2 1	Agrostis schraderiana
Festuca pumila	2 2 2	Festuca rubra
Sesleria coerulea	2	Poa alpina
Canan firms	,	
Carex firma	1	Carex ferruginea
Carex sempervirens	2	Carex parviflora
Nigritella nigra	+	Coeloglossum viride
		Gymnadenia conopea
Daphne striata	1	Orchis latifolia
Erica carnea	1	,
Globularia cordifolia		Dryas octapetala
Helianthemum alpestre	2 2	Salix reticulata
Polygala chamaebuxus	1	Salix retusa
, ,	- 1	Salix serpyllifolia
Selaginella selaginoides	+	Sain scipyingona
Androsace chamaejasme	+	Achillea atrata
Anthyllis alpestris	i	Arabis corymbiflora
Bellidiastrum michelii	1	Arabis corymolytora Arabis pumila
Biscutella levigata	1	Aster alpinus
Campanula scheuchzeri	1	Bartsia alpina
Draba aizoides	1	
Galium anisophyllum	1	Campanula cochlearifolia Cardus defloratus
Gentiana campestris	1	
Gentiana clusii	+	Crepis jacquinii
Gentiana nivalis	+	Hutchinsia alpina
Hieracium bifidum	+	Ligusticum mutellina
Hieracium villosum	i	Moehringia ciliata
Homogyne alpina	+	Parnassia palustris
Leontodon hispidus	i	Pinguicula sp.
Leontopodium alpinum	+	Polygala alpestris
Minuartia verna	īl	Polygonum viviparum
Primula auricula	+	Saxifraga aizoides
Scabiosa lucida	+	Saxifraga caesia Silene willdenowii
Sedum atratum	ī	
Sempervivum cf. alpinum	+	Thesium alpinum Tofieldia calyculata
Silene acaulis	1	горгани сапусания
Thymus polytrichus	+	
Viola calcarata	+	
r tota carcarata	T	

3.3.1. Pflanzengesellschaften der untersuchten Flächen

Die Pflanzengesellschaft der Untersuchungsfläche **Schiawang** ist nach einem Vergleich mit den Daten von Gigon (1971) dem *Seslerio semperviretum* Braun-Blanquet 1926 verwandt, enthält aber mehrere Arten des *Caricetum firmae* (Kerner) Br.-Bl. 1926.

Auf der Fläche selbst wurden zwischen dem 7. Juli und dem 12. September 1990 insgesamt 35 Arten gefunden (Tab. 3). Da der Deckungsgrad der einzelnen Arten nicht konstant war, ist jeweils der grösste Deckungsgrad angegeben. Ausserhalb der Untersuchungsfläche, in einer Entfernung von bis zu 20 m, wurden zusätzlich 32 Arten festgestellt (Tab. 3).

Die Pflanzengesellschaft auf der Untersuchungsfläche Wannengrat lässt sich den Einheiten 4 - 6 von Vetterli (1982) zuordnen. Diese befinden sich ausserhalb der Variationsbreite einzelner Assoziationen. Die Pflanzengesellschaft auf der Probefläche ist demnach dem Caricetum curvulae gentianetosum Br.-Bl. 1969, dem Festucetum halleri Br.-Bl. 1969 und dem Salicetum herbaceae Br.-Bl. 1913 (Vetterli 1982) verwandt. Diese Unsicherheit kommt gemäss Vetterli daher, dass die stark vertretenen Arten der Fläche eine grosse ökologische Verbreitungsamplitude aufweisen.

Auf der Untersuchungsfläche wurden insgesamt 44 Arten festgestellt (Tab. 4). In einer Entfernung von bis zu 20 m wurden zusätzlich 41 Arten gefunden (Tab 4).

3.3.2. Artenzusammensetzung des Samenvorrates im Vergleich mit der Vegetation

Mit Ausnahme von Rumex cf. nivalis, welcher auch in der näheren Umgebung der Probefläche nicht gefunden wurde, sind die identifizierten Arten des Samenvorrates am Schiawang auch in der Vegetation der Untersuchungsfläche vorhanden. Von 25 auf der Probefläche wachsenden Arten konnten keine Keimlinge oder Samen festgestellt werden. Die Häufigkeit der im Samenvorrat vorhandenen Arten stimmt mit einigen Ausnahme recht gut mit der Häufigkeit in der Vegetation überein (Tab. 5). Sedum atratum ist im Samenvorrat absolut dominant, in der Vegetation aber nicht sehr häufig. Ebenfalls häufig im Samenvorrat, in der Vegetation aber nur mässig vertreten sind Minuartia sp. (?) und Campanula scheuchzeri. Gerade umgekehrt verhält es sich mit Globularia cordifolia und den Gramineen. Sie sind in der Vegetation sehr häufig. Im Samenvorrat sind aber insbesondere Festuca pumila und Agrostis

Tab. 4. Wannengrat: Artenliste der Pflanzen auf der Untersuchungsfläche (mit Deckungswert) und in der näheren Umgebung (ohne Deckungswert). Wannengrat: Plant species within the plot examined (frequency indicated) and in the closely adjacent areas (frequency not determined).

Agrostis alpina	+	Phloum alninum
Agrostis rupestris		Phleum alpinum Sesleria disticha
Agrostis schraderiana	2	Sesieria aisticha
	2 2 2 1	Elma manaida
Anthoxanthum alpinum	2	Elyna myosuroides
Festuca violacea		Juncus jacquinii
Helictotrichon versicolor	1 2 2	Juncus trifidus
Nardus stricta	2	
Poa alpina	2	Leucorchis albida
		Nigritella nigra
Carex curvula	2 2	
Carex sempervirens	2	Arctostaphylos uva-ursi
Luzula lutea	1	Loiseleuria procumbens
Luzula multiflora	+	Vaccinium myrtillum
Luzula sieberi	1	Vaccinium vitis-idaea
Luzula spadicea	1	
Luzula spicata	1	Alchemilla sp.
		Androsace obtusifolia
Salix herbacea	1	Antennaria carpatica
Vaccinium gaultherioides	1	Arenaria biflora
g		Arnica montana
Alchemilla sp.	+	Campanula scheuchzeri
Campanula barbata	2	Cirsium spinosissimum
Cardamine alpina	+	Crepis aurea
Cardamine resedifolia	+	Doronicum clusii
Chrysanthemum alpinum	2	Erigeron uniflorus
Euphrasia minima	1	
Gentiana kochiana	1	Galium anisophyllum
		Gentiana campestris
Gentiana punctata	+ 2	Gentiana nivalis
Geum montanum		Hieracium alpinum
Gnaphalium norvegicum	+	Hieracium glanduliferum
Gnaphalium supinum	2	Hieracium intybaceum
Homogyne alpina	+	Hieracium villosum
Leontodon helveticus	2	Ligusticum mutellinoides
Leontodon hispidus	+	Minuartia sedoides
Ligusticum mutellina	2 1	Minuartia verna
Phyteuma hemisphaericum		Phyteuma globulariifolia
Polygonum viviparum	1	Plantago alpina
Potentilla aurea	2	Primula hirsuta
Primula integrifolia	+	Saxifraga bryoides
Ranunculus grenierianus	+	Sibbaldia procumbens
Sedum annuum	1	Silene acaulis
Sempervivum montanum	+	Silene rupestris
Senecio carniolicus	1	Soldanella alpina
Soldanella sp.	1	Soldanella pusilla
Solidago alpestris	+	Veronica bellidioides
Trifolium alpinum	i	
Veronica alpina	+	

Tab. 5. Schiawang: Im Samenvorrat gefundene Arten und ihre Häufigkeit in der Vegetation.

Schiawang: Species found in the seed pool and their frequency in the vegetation.

Im Samenvorrat	In der Vegetation		
Settle 10 fe	häufig	nicht häufig	nicht vorhanden
häufig Sedum atratum Carex sp. Minuartia sp. (?) Helianthemum alpestre Campanula scheuchzeri Sesleria coerulea	X X X	X X X	9
nicht häufig Gramineae Anthyllis alpestris Hieracium sp. Rumex cf. nivalis Thymus polytrichus	X	X X X	X
nicht vorhanden Globularia cordifolia	X		

Tab. 6. Wannengrat: Im Samenvorrat gefundene Arten und ihre Häufigkeit in der Vegetation.

Wannengrat: Species found in the seed pool and their frequency in the vegetation.

Im Samenvorrat	In der Vegetation			
3 N N 9	häufig	nicht häufig	nicht vorhanden	
häufig Campanula barbata Gnaphalium supinum Carex sp. Sedum annuum Gramineae Leontodon sp.	X X X	X		
nicht häufig Anthoxanthum alpinum Agrostis rupestris Soldanella sp. (?)	XX	X	V	
Phleum alpinum Arenaria biflora (?) Veronica alpina (?) Chrysanthemum alpinum Trifolium alpinum Hieracium sp.	X	X X	X X	
nicht vorhanden Geum montanum Ligusticum mutellina Potentilla aurea	X X X			

rupestris mit höchstens 2 Samen vertreten, während Globularia cordifolia überhaupt nicht vorkommt. Die übrigen zwei in der Vegetation häufigeren Arten sind auch im Samenvorrat entsprechend vertreten.

Von den identifizierten Arten des Samenvorrates am Wannengrat kommen Arenaria biflora (?), Phleum alpinum und Hieracium sp. nicht in der Vegetation der Untersuchungsfläche vor. Alle drei Arten wurden aber in der näheren Umgebung gefunden. Von 33 auf der Untersuchungsfläche wachsenden Arten konnten keine Keimlinge oder Samen festgestellt werden. Mit Ausnahme von Sedum annuum, welcher im Samenvorrat eher besser vertreten ist als in der Vegetation, sind die häufigsten Arten des Samenvorrates auch in der Vegetation häufig (Tab. 6). Im Gegensatz dazu sind die Gramineen und insbesondere Chrysanthemum alpinum, Geum montanum, Ligusticum mutellina und Potentilla aurea in der Vegetation sehr häufig, im Samenvorrat aber stark untervertreten oder überhaupt nicht vorhanden.

3.4. KEIMUNGSVERLAUF DER SAMEN IN DEN UNTERSUCHTEN BODENPROBEN

Ein Vergleich der Keimungskurven vom Schiawang und vom Wannengrat zeigt, dass die Keimung am Wannengrat schneller verlaufen ist als am Schiawang (Fig. 13). Ausserdem keimten an beiden Standorten die Samen aus den Frühlingsproben langsamer als diejenigen aus den Herbstproben. Trotzdem ist die totale Anzahl der Keimlinge aus den Frühlingsproben grösser.

Der raschere Keimungsverlauf bei den Herbstproben liesse sich erklären, falls diese Proben zu Beginn des Keimungsversuches höheren Temperaturen ausgesetzt waren als die Frühlingsproben (vgl. Kap. 4). Dadurch könnte die Keimung zwar beschleunigt, aber eventuell auch das Absterben von vielen Samen und Keimlingen verursacht worden sein. Dies würde den relativ starken Knick in den Keimungskurven und somit das tiefere Niveau der Herbstproben erklären. Nach dem 22. Tag keimten aus den Proben von Schiawang nur noch wenige, aus denjenigen vom Wannengrat praktisch gar keine Samen mehr. Die Frühlingsproben zeigen dagegen bis zum letzten Versuchstag eine Zunahme der Keimlinge.

Innerhalb der gewählten und zeitlich bedingten Versuchsdauer von lediglich 53 Tagen nimmt die Keimungsrate stark ab, der Samenvorrat der Bodenproben ist aber noch keineswegs erschöpft. Die Keimlingszahlen der Herbstproben, die nach 53 Tagen für 35 Tage im Kühlfach aufbewahrt wurden, steigen

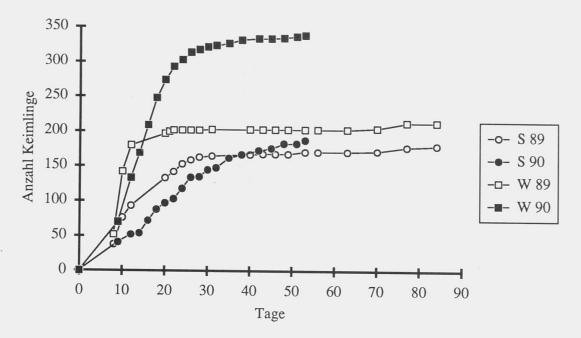


Fig. 13. Keimungsverlauf der Samen in den untersuchten Bodenproben vom Schiawang (S) und vom Wannengrat (W).

Seed germination in the soil samples investigated from Schiawang (S) and Wannengrat (W).

in den nachfolgenden 31 Tagen dementsprechend wieder leicht an. Immerhin dürfte trotz der sehr kurzen Versuchsdauer der grösste Teil des Samenvorrates erfasst worden sein.

3.5. ZUR STATISTISCHEN GENAUIGKEIT DER ERGEBNISSE

Um einen Anhaltspunkt für die Genauigkeit der Resultate zu erhalten, wurden vom gesamten Samenvorrat sowie von ausgewählten Arten der Variationskoeffizient und das relative Konfidenzintervall berechnet (Tab. 7). Dass die Samen sehr inhomogen verteilt waren, schlägt sich im Konfidenzintervall sehr deutlich nieder. Beim gesamten Samenvorrat der Versuchsflächen wäre infolge der grössten Samenmengen mit den kleinsten Konfidenzintervallen zu rechnen. Tatsächlich weist der Samenvorrat vom Frühling am Wannengrat ein Konfidenzintervall von nur 21 % auf. Am Schiawang hingegen, wo der Samenvorrat extrem unregelmässig verteilt war (vgl. Fig. 5), beträgt das Konfidenzintervall 79%. Bei Campanula barbata und Sedum atratum, die eine grosse Samenbank besitzen und daher den gesamten Samenvorrat massgeblich beeinflussen, reichen die Konfidenzintervalle analogerweise von 27%

Tab. 7. Anzahl gefundener Samen, Variationskoeffizient und relatives Konfidenzintervall (p = 0.05), angegeben für den gesamten Samenvorrat von Schiawang und Wannengrat sowie für einige ausgesuchte Arten.

Number of seeds found, variation coefficient and relative confidence interval (p = 0.05) given for the total seed pool, and separately for some plant species.

	Standort + Jahr	Anzahl gefun- dener Samen	s/x̄	relatives Konfidenzinter-
				vall (%)
Gesamter Samenvorrat	S 89	230	1.76	±42
Gesamter Samenvorrat	S 90	219	3.3	±79
Gesamter Samenvorrat	W 89	254	1.93	±46
Gesamter Samenvorrat	W 90	362	0.89	±21
	a 00		2.0=	
Sedum atratum	S 89	115	3.07	±74
Sedum atratum	S 90	167	4.03	±97
Campanula barbata	W 89	100	3.88	±93
Campanula barbata	W 90	262	1.13	±27
Carex sp.	S 89	32	1.68	±40
Gnaphalium supinum	W 90	30	2.07	±50
Carex sp.	W 89	22	2.82	±68
Minuartia sp. (?)	S 89	19	2.49	±60
Helianthemum alpestre	S 89	15	3.61	±87
Leontodon sp.	W 89	12	4.51	±109
Campanula scheuchzeri	S 89	11	3.68	±88
Gnaphalium supinum	W 89	9	3.71	±89
Sesleria coerulea	S 89	8	3.15	±76
Anthoxanthum alpinum	W 89	6	3.82	±92
Anthyllis alpestris	S 89	2	5.83	±141
Thymus polytrichus	S 89	1	8.57	±207
Chrysanthemum alpinum	W 89	1	8.57	±207

(C. barbata, W 90) zu 97% (S. atratum, S 90). Die Arten mit einer mittelgrossen Samenbank haben ein Konfidenzintervall von 40-87%. Trotz einer recht grossen Ungenauigkeit sind diese Ergebnisse aber durchaus aussagekräftig im Bezug auf die Grössenordnung. Arten, die nur vereinzelt vorkommen, weisen zum Teil ein Konfidenzintervall von über 100% auf. Dies bedeutet, dass 0 (keine gekeimten Samen) innerhalb des Konfidenzintervalls liegt. Da es einige dieser Arten gab, ist anzunehmen, dass andere Arten, die eine Samenbank von ähnlicher Grösse besitzen, nicht gefunden wurden. Auf die Grösse des gesamten Samenvorrates dürften diese Arten aber gerade wegen ihres spärlichen Auftretens keinen grossen Einfluss haben.

4. DISKUSSION

Die Bildung eines Samenvorrates wird von sehr vielen Faktoren beeinflusst. Neben umweltbedingten (z.B. Ausbreitungsvektoren) sind populationsbiologische Parameter von grösster Bedeutung. Diese werden wiederum durch äussere Einflüsse geprägt. Die Dynamik eines Samenvorrates ändert somit sowohl je nach Jahreszeit als auch von Jahr zu Jahr. Es ist deshalb klar, dass die Resultate dieser Arbeit nur eine Momentaufnahme eines sehr komplexen Vorganges darstellen. Die vorliegenden Ergebnisse dürfen somit keinesfalls als Absolutwerte betrachtet werden, sind aber als Grössenordnungen durchaus brauchbar.

Unter den natürlichen Rasenflächen wurden an beiden untersuchten Standorten beachtliche Samenvorräte gefunden. Am Schiawang enthielten die Proben vom Herbst 89 insgesamt 230 Keimlinge und Samen. Dies entspricht einer Dichte von 1455 Samen/m². In den Proben vom Frühling 90 befanden sich 219 Keimlinge und Samen, was eine Dichte von 1386 Samen/m² ergibt. Am Wannengrat sind die Verhältnisse ähnlich. Im Herbst 89 wurden 254 Samen und Keimlinge gefunden (1607 Samen/m²), im Frühling 90 waren es 362 Samen und Keimlinge (2291 Samen/m²). Vergleicht man diese Daten mit denjenigen von anderen Ökosystemen, so weisen sie durchaus eine Grösse auf, wie sie z.B. auch an Waldstandorten gemässigter Breiten gefunden wird. Diese Tatsache mag auf den ersten Blick erstaunen. Bisher war man mangels konkreter Daten nämlich stets davon ausgegangen, dass alpine und auch arktische Böden höchstens einen kleinen Samenvorrat enthalten. So postulierte z.B. Thompson (1978) eine Abnahme der Samendichte mit zunehmender Höhe oder geographischer Breite und fortschreitender Sukzession. Er begründete dies mit zunehmendem Stress und Abnahme der Störung eines Standortes. Arktische und alpine Böden sollten gemäss Thompson daher eine geringe Samendichte aufweisen, da die Pflanzen einem grossen umweltbedingten Stress ausgesetzt sind und die Vegetation relativ ungestört ist. Bereits die neueren Untersuchungen in arktischen Gebieten zeigen aber, dass diese Schlüsse nicht völlig zutreffend sind. Auch die Resultate der vorliegenden Arbeit bestätigen dies. Insbesondere die Daten von Campanula barbata (Wannengrat) widersprechen der Theorie von Thompson völlig. Die im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Ergebnisse beziehen sich allerdings nur auf zwei sehr kleine Flächen. Erst weitere Untersuchungen im Gebiet von Davos selbst wie auch im übrigen alpinen Raum werden ein vollständigeres Bild der Verhältnisse erlauben.

Die horizontale Verbreitung der Samen im Boden ist an den beiden untersuchten natürlichen Standorten sehr unregelmässig. Am Schiawang wurde diese Inhomogenität massgeblich durch *Sedum atratum* beeinflusst. Die übrigen Arten zeigen eine einigermassen homogene Verteilung der Samen. Am Wannengrat sind sowohl die Samenbank der dominanten Art (*Campanula barbata*) als auch der übrige Samenvorrat extrem unregelmässig verteilt.

Sehr ungleichmässige Verteilungsmuster von Samen im Boden wurden auch schon in anderen Ökosystemen festgestellt (vgl. z.B. Jensen 1969, Kemp 1989). Genauere Untersuchungen der horizontalen Verteilung einer Samenbank sind allerdings -im Gegensatz zur vertikalen Verteilung- relativ selten. So untersuchte Thompson (1986) den Samenvorrat einer versauerten Grünfläche in England. Er unterteilte eine Fläche von 6300 cm² in Quadrate à 49 cm² und bestimmte für jedes einzelne Quadrat den Samengehalt. Er konnte somit ein sehr kleinflächiges Verteilungsmuster untersuchen und fand je nach Pflanzenart zum Teil eine extreme Anhäufung von Samen. Von den Dimensionen her vergleichbar sind bei der vorliegenden Arbeit die Ergebnisse aus den Teilflächen Schiawang 13 und Wannengrat 8. Vor allem am Wannengrat konnte bei einem Probenabstand von 10 cm ebenfalls eine sehr unregelmässige Samenverteilung festgestellt werden. Über die Gründe für solche Muster lässt sich nur spekulieren. Wichtig sind sicher die Art und Stärke der Ausbreitungsmechanismen sowie die Eignung der Samen zur Ausbreitung. Ausserdem ist es von grosser Bedeutung, ob die Samen einzeln oder in Gruppen ausgebreitet werden. In den Proben vom Schiawang konnten z.B. Grüppchen von bis zu 7 Keimlingen von Sedum atratum beobachtet werden, die eng umschlungen zum gleichen Zeitpunkt keimten. Dies ist nur möglich, wenn die Samen miteinander ausgebreitet wurden. Die Ausbreitung von Samengruppen fördert also ein heterogenes Verteilungsmuster, dürfte aber nicht der einzige Grund dafür sein. Der vermutete Einfluss des Mikroreliefs konnte in dieser Arbeit nicht bestätigt werden, lässt sich indessen möglicherweise mit anderen Methoden nachweisen. Ausserdem wird auch die Art und Stärke der Ausbreitungsvektoren eine Rolle spielen. Um dieses Phänomen besser zu verstehen, sind noch weitere und genauere Untersuchungen nötig. Gerade in der alpinen Stufe bilden ja auch die Pflanzengesellschaften ein besonders kleinflächiges und vielfältiges Mosaik. Die Heterogenität der Samenverteilung dürfte daher noch viel kleinräumiger sein.

Das Artenspektrum der Samenvorräte der untersuchten Standorte entspricht dem der jeweiligen Vegetation. Die einzige Ausnahme bildet ein Keimling von Rumex cf. nivalis, der im Herbst am Schiawang gefunden wurde. Diese

Art kommt erst in ca. 200 m Entfernung von der Untersuchungsfläche vor. Die Samen von R. cf. nivalis dürften aber sehr leicht verbreitet werden. Die Anwesenheit von R. cf. nivalis im Samenvorrat am Schiawang wird daher zufällig sein. Alle anderen Arten im Samenvorrat der beiden Standorte finden sich in der Vegetation der Versuchsfläche selbst oder in einer Entfernung von bis zu 20 m. Das in vielen anderen Arbeiten beobachtete Phänomen, dass der Samenvorrat vegetationsfremde Arten enthält (vgl. z.B. Kellmann 1970), trat hier nicht auf. Die untersuchten Samenvorräte lassen deshalb keine Schlüsse über die Geschichte der Fläche zu. Es ist allerdings zu beachten, dass mit der verwendeten Methode vermutlich nicht alle Arten des Samenvorrates erfasst wurden.

Beide Samenvorräte enthielten je eine klar dominierende Art. Am Schiawang war es *Sedum atratum* (50-76% des gesamten Samenvorrates), am Wannengrat *Campanula barbata* (39-72%). Die Anwesenheit von dominanten Arten im Samenvorrat scheint recht häufig zu sein und wurde in anderen Ökosystemen schon oft festgestellt (vgl. z.B. Brenchley und Warington 1930, Chippindale und Milton 1934).

Die Häufigkeit der Arten des Samenvorrates stimmt nur zum Teil mit derjenigen in der Vegetation überein. Insbesondere Arten mit kleineren Samen (z.B. *Campanula* sp., *Sedum* sp., *Minuartia* sp.) tendieren dazu, eine grössere Samenbank zu bilden. Entscheidend sind dabei sicher die Grösse der Samenproduktion, Keimruhemechanismen sowie die Lebensdauer der Samen im Boden. Diese Eigenschaften wurden auch von Thompson und Grime (1979) verwendet, um Arten der verschiedenen Samenbank-Typen zu charakterisieren. Ob diese Kriterien auch für alpine Pflanzen anwendbar sind, steht allerdings noch offen.

Der Samenvorrat und die Vegetation sind voneinander abhängig. Es stellt sich die Frage, welche Komponente die andere stärker beeinflusst. Die vorliegenden Resultate lassen darauf schliessen, dass Grösse und Artenzusammensetzung des Samenvorrates durch die Vegetation geprägt werden. Umgekehrt könnte der Samenvorrat bei der Änderung der Populationsstrukturen sehr wichtig sein und auf diese Weise auf die Vegetation einwirken. Erst weitere Untersuchungen werden hier aber genauere Schlüsse ermöglichen. Einerseits verfügen viele alpine Arten auch über vegetative Fortpflanzungsmechanismen und sind deshalb nicht unbedingt auf eine Samenbank angewiesen. Andererseits ist zu berücksichtigen, dass die Beziehung von Samenvorrat und Vegetation sich plötzlich verändern kann. Bei einer Zerstörung der Vegetation, z.B. durch Skipistenplanierungen, könnte der Samenvorrat sowohl die Artenzu-

sammensetzung als auch die Geschwindigkeit, mit der eine Fläche wiederbesiedelt wird, entscheidend beeinflussen.

Die methodischen Probleme bei der Erfassung der Samenvorräte waren teilweise recht gross. Im folgenden soll hier deshalb auf die kritischen Punkte eingegangen werden. An erster Stelle ist sicher die Anzahl der genommenen Bodenproben zu diskutieren. Mit 69 Proben pro Versuchsfläche und Probenahme ist diese Anzahl grösser als in den meisten anderen Arbeiten über die Dichte von Samenvorräten (THOMPSON 1986). Die Genauigkeit der Abschätzung von Samendichten hängt ab von der Anzahl der Samen und der Heterogenität der Samenverteilung. Je mehr Samen vorhanden sind und je unregelmässiger sie verteilt sind, desto mehr Proben werden benötigt, um ein zuverlässiges Ergebnis zu erhalten. Auch wenn bei zahlreichen, sehr unregelmässig verteilten Samen etwa 100-200 Proben nötig sind, um ein Konfidenzintervall von 20% zu erreichen, meinen Benoit et al. (1989), dass 60-75 Proben genügen sollten, um ein vernünftiges Aufwand-Ertragsverhältnis zu erzielen. Im Falle dieser Arbeit waren die Samen zum Teil extrem unregelmässig verteilt. So wurde zwar für die Frühlingsproben vom Wannengrat ein Konfidenzintervall von 21% erreicht. Am Schiawang hingegen, wo in den meisten Proben keine bis sehr wenige Samen, in einer einzigen Probe aber 79 Samen gefunden wurden, betrug das Konfidenzintervall 79% des Mittelwertes. Da alpine Böden offenbar sehr heterogene Samenverteilungen aufweisen, ist bei zukünftigen Untersuchungen daher unbedingt eine grössere Probenzahl zu verwenden. Allerdings müssen bei einer solchen Untersuchung die jahreszeitlichen und insbesondere jährlichen Schwankungen berücksichtigt werden, da die Aussagekraft sonst beschränkt bleibt.

Die Grösse der untersuchten Flächen ist mit 25 m² recht klein. In Anbetracht des kleinflächigen und vielfältigen Mosaiks, das alpine Pflanzengesellschaften bilden, dürfen allgemeine Aussagen deshalb nur mit grossen Vorbehalten gemacht werden.

Die verwendete Methode zur Erfassung des Samenvorrates ermöglichte keine exakten Resultate. Zwar konnte die Anzahl der Samen, die sich in der Korngrössenfraktion 1-2 mm befanden und von Hand aussortiert wurden, sehr genau bestimmt werden. Anders ist es aber mit den übrigen Samen, die durch die Keimungsmethode erfasst werden sollten. Die Versuchsdauer von 53 (bis 84) Tagen ist sicher viel zu kurz, um den vorhandenen Samenvorrat vollständig zu erfassen. Keimung kann sogar noch nach drei Jahren stattfinden (Brenchley und Warington 1930, Chippindale und Milton 1934). Auch bei alpinen Arten kann sich die Keimung über einen sehr langen Zeitraum er-

strecken. So zeigen verschiedene Keimungsversuche im Labor oder Gewächshaus (vgl. z.B. Flüeler 1988), dass je nach Art auch noch nach 100 Tagen neue Keimlinge auftreten können. Immerhin zeigt der Keimungsverlauf der Versuche der vorliegenden Arbeit, dass der grösste Teil des Samenvorrates trotz der kurzen Versuchsdauer erfasst worden sein dürfte.

Alpine Arten verfügen oft über starke Keimruhemechanismen. Sie können deshalb jahrelang im Boden überleben, ohne zu keimen (Urbanska und Schütz 1986). Um diesen Umständen Rechnung zu tragen, wurde der Keimungsversuch mit Gibberellinsäure angesetzt. Gibberellinsäure bricht insbesondere bei denjenigen Samen die Keimruhe, bei welchen der Embryo unvollständig entwickelt ist. Die gute Keimung von Campanula barbata, welche in diese Kategorie gehört, könnte so erklärt werden. Ohne Vorbehandlung keimen die Samen von C. barbata nämlich recht schlecht: Keimungsversuche unter Laborbedingungen von Fossati (1976) erreichten eine Keimungsrate von maximal 10%. Fossati zeigt ausserdem, dass z.B. auch die Samen von Gnaphalium supinum sehr gut auf eine Gibberellinsäurebehandlung ansprechen. Gibberellinsäure fördert aber längst nicht bei allen Samen die Keimung (vgl. z.B. Fossati 1980, Schütz 1983). Es kann deshalb vermutet werden, dass verschiedene Taxa mit der verwendeten Keimungsmethode nicht erfasst wurden. Ausserdem kann Gibberellinsäure die Jungpflanzenentwicklung nachteilig beeinflussen (Schütz 1988), was die Bestimmung der Keimlinge erschwert.

Die Verwendung von Plastikpetrischalen als Behältnisse für die Bodenproben ist sicher nicht ideal. Der Vorteil der Petrischalen besteht darin, dass die Feuchtigkeit der Bodenproben mehr oder weniger konstant gehalten werden kann. Nachteilig ist, dass nicht alle Keimlinge die hohe Luftfeuchtigkeit in den Schalen gleich gut ertragen. Insbesondere die Keimlinge von C. barbata erwiesen sich hier als recht empfindlich und machten eine Kontrolle der Versuche alle 2-3 Tage nötig. Ausserdem muss unbedingt darauf geachtet werden, dass die Petrischalen nicht der direkten Sonneneinstrahlung ausgesetzt sind. Die Bodenproben erwärmen sich sonst sehr stark, was viele Samen und Keimlinge nicht überleben dürften. So zeigen die Keimungskurven der Herbstproben nach dem 20. Versuchstag eine insbesondere am Wannengrat stark reduzierte Keimung. Der Grund dafür dürfte eine zum fraglichen Zeitpunkt defekte Sonnenstore gewesen sein. Hier lässt sich ein genereller Nachteil der direkten Keimungsmethode anfügen. Erfasst werden bei dieser Methode nämlich nur die Keimlinge, die auch die Oberfläche der Proben erreichen. All die Keimlinge, die vorher absterben, können indessen nicht erfasst

werden. Der Begriff "Keimung" ist daher unbefriedigend, sofern er nicht genau definiert wird.

Eine Schwierigkeit, die nicht die Grösse, sondern die Artenzusammensetzung des Samenvorrates betrifft, ist die Bestimmung der Keimlinge. Da mir keine Bestimmungsliteratur für alpine Keimlinge zur Verfügung stand, wurden die Pflänzchen wachsen gelassen und später bestimmt. Dabei zeigte sich, dass die Keimlinge von *C. barbata* extrem polymorph sind. Die Keimblätter können rundlich, oval oder lanzettlich sein. Die Grösse der Keimblätter ist sehr unterschiedlich. Es wurden sogar ein- und dreikeimblättrige Keimlinge gefunden. Da trotz aller Vorsicht nicht alle Keimlinge grossgezogen werden konnten, mussten einige nach dem Habitus bestimmt werden. Dabei lässt sich infolge der Variabilität von *C. barbata* nicht ausschliessen, dass vereinzelt Keimlinge falsch bestimmt und zu *C. barbata* gezählt wurden. Die gesamte Anzahl der Keimlinge dieser Art dürfte allerdings nicht entscheidend beeinflusst worden sein.

Zusammenfassend lässt sich also folgendes sagen: Es konnten sicher nicht alle Arten des Samenvorrates erfasst werden. Auch die Samenzahl der meisten erfassten Arten wird nur ungefähr stimmen. Auf die gesamte Samenzahl wird dies aber keinen grossen Einfluss haben. Andere Faktoren dürften hier viel entscheidender sein. So sind die Zahlen der Herbstproben vor allem am Wannengrat infolge der defekten Sonnenstore sicher zu tief. Die Zahlen der Frühlingsproben vom Schiawang sind aufgrund der extrem heterogenen Samenverteilung mit einer grossen Unsicherheit behaftet. Einzig die Frühlingsproben vom Wannengrat scheinen einigermassen präzise erfasst worden zu sein. Trotz all dieser Unsicherheiten lassen sich die Daten aber auf jeden Fall als Mass für die Grössenordnung des Samenvorrates verwenden und sind auch untereinander durchaus vergleichbar.

ZUSAMMENFASSUNG

In der alpinen Stufe bei Davos wurde der Samenvorrat unter zwei natürlichen Rasen auf unterschiedlichem Untergrund (Dolomit bzw. saures Silikat) untersucht. Im Zentrum standen dabei die Grösse, das Verteilungsmuster und das Artenspektrum der Samenvorräte sowie ihr Bezug zur Vegetation. Einzelproben von erodierten Skipistenplanierungen und von teilweise renaturierten Versuchsflächen ermöglichten einen groben Vergleich mit den intakten Rasenflächen.

Am Schiawang (Dolomit) wurden in der obersten Bodenschicht (5 cm) 1455 Samen/m² (Herbst 1989) bzw. 1386 Samen/m² (Frühling 1990) festgestellt. Am Wannengrat (saures Silikat) betrug die entsprechende Samendichte 1607 bzw. 2291 Samen/m². Die gefundenen Samenvorräte sind somit von beachtlicher Grösse.

An beiden Standorten waren die Samen sehr heterogen verteilt. Am Schiawang wurde dieses Verteilungsmuster hauptsächlich durch die Samen der dominanten Art (*Sedum atratum*) gebildet, während am Wannengrat sowohl die Samen der dominanten Art (*Campanula barbata*) als auch die übrigen Samen eine sehr unregelmässige Verteilung zeigten. Insbesondere am Wannengrat konnte das gehäufte Verteilungsmuster auch noch bei einem Probenabstand von nur 10 cm beobachtet werden.

In den Einzelproben von den erodierten Skipistenplanierungen und den teilweise renaturierten Versuchsflächen konnten praktisch keine Samen festgestellt werden. Zumindest in den ersten Jahren nach einer Planierung oder Renaturierung dürfte der Samenvorrat an solchen Stellen daher sehr klein sein.

Das Artenspektrum der Samenvorräte ist sehr viel kleiner als dasjenige der Vegetation (9-15 vs. 35-44 Arten). Mit einer Ausnahme am Schiawang kamen in beiden Samenvorräten nur Arten vor, die auch in der Vegetation der unmittelbaren Umgebung gefunden wurden. Die Samenvorräte wiesen an beiden Standorten je eine dominante Art auf: Am Schiawang bildete Sedum atratum 50 bzw. 76%, am Wannengrat Campanula barbata 39 bzw. 72% des gesamten Samenvorrates. Die Häufigkeit der Arten im Samenvorrat stimmte nur teilweise mit derjenigen in der Vegetation überein. Insbesondere Arten mit kleinen Samen (z.B. Campanula sp., Sedum sp., Minuartia sp.) waren im Samenvorrat viel zahlreicher als in der Vegetation.

SUMMARY

The seed pool under the natural vegetation was investigated in two different alpine soils (dolomite and acidic silicate, respectively) near Davos. The number of seeds, their distribution, the plant species present and the relation of the seed pool to the extant vegetation were studied. Single soil samples from eroded ski runs and from partly renaturated experimental plots were compared with the samples from the natural sites.

The seed pool in the undisturbed sites included rather large amounts of seeds. At the Schiawang (dolomite) 1455 seeds/m² (autumn 1989) and 1386 seeds/m² (spring 1990) were found in the top soil layer (5 cm). The corresponding data of the Wannengrat (acidic silicate) are 1607 and 2291 seeds/m², respectively.

The seed distribution in soil was patchy. At the Schiawang this pattern was mainly influenced by *Sedum atratum* which is the dominant species in the seed pool. At the Wannengrat both the dominant *Campanula barbata* and the remaining species influenced the irregular distribution. In this site a very patchy pattern was noted even after a small-scale sampling.

Single samples from the eroded ski runs and the partly renaturated experimental plots contained only few seeds. The seed pool of these sites seems to be very small, at least in the first years after machine grading and ecological restoration, respectively.

The species number in the seed pool is much smaller than that in the vegetation (9-15 vs 35-44 species). With one exeption the seed pools contained only species which occurred as well in the vegetation of the adjacent area. Either of the two seed pools included a dominant species. *Sedum atratum* made respectively 50% and 76% of the total seed pool at the Schiawang. At the Wannengrat, *Campanula barbata* made 39% and 72%, respectively.

The frequency of the species in the seed pools studied was quite different from the species frequency in the vegetation. In particular, species with small seeds (e.g. C. barbata, S. atratum, Minuartia sp.) were much more frequent in the soil samples than in the vegetation.

LITERATUR

- BENOIT D.L., KENKEL N.C. und CAVERS P.B., 1989: Factors influencing the precision of soil seed bank estimates. Can.J.Bot. 67, 2833-2840.
- Brenchley W.E. und Warington K., 1930: The weed seed population of arable soil. J.Ecol. 18, 235-272.
- CHIPPINDALE H.G. und MILTON W.E.J., 1934: On the viable seeds present in the soil beneath pastures. J.Ecol. 22, 508-531.
- DARWIN C., 1859: The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life. (3. Aufl.). John Murray, London. 537 S.
- ELLENBERG H., 1956: Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. In: WALTER H. (Hrsg.), Einführung in die Phytologie IV/I. Ulmer, Stuttgart. 136 S.
- FLÜELER R., 1988: Biologische Erosionsbekämpfung oberhalb der Waldgrenze: Verhalten von alpinen Pflanzen in experimentellen Aussaaten auf Skipistenplanierungen. Diplomarbeit. Geobot.Inst.ETHStiftung Rübel, Zürich. 159 S. (Polykopie).
- Fossati A., 1976: Die Keimung von Hochgebirgspflanzen. Diplomarbeit. Geobot.Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich. 167 S. (Polykopie).
- Fossati A., 1980: Keimverhalten und frühe Entwicklungsphasen einiger Alpenpflanzen. Veröff.Geobot.Inst.ETH,Stiftung Rübel,Zürich 73. 193 S.
- Fox J.F., 1983: Germinable seed banks of interior alaskan tundra. Arct.Alp.Res. 15, 405-412.
- GIGON A., 1971: Vergleich alpiner Rasen auf Silikat- und auf Karbonatboden. Konkurrenz- und Stickstofformenversuche sowie standortskundliche Untersuchungen im *Nardetum* und im *Seslerietum* bei Davos. Veröff.Geobot.Inst.ETH,Stiftung Rübel,Zürich 48. 159 S.
- HAYASHI I. und NUMATA M., 1971: Viable seed population in the *Miscanthus* and *Zoy-sia*-type grasslands in Japan. Ecological studies on the buried-seed population in the soil related to plant succession VI. Jap.J.Ecol 20, 243-252.
- HESS H.E., LANDOLT E. und HIRZEL R., 1976-1980: Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. (2. Aufl.). Birkhäuser, Basel. 3 Bde. 2690 S.
- JENSEN H.A., 1969: Content of buried seeds in arable soil in Denmark and its relation to the weed population. Dansk Bot.Ark. 27/2.
- KELLMANN M.C., 1970: The viable seed content of some forest soil in British Columbia. Can.J.Bot. 48, 1383-1385.
- KELLMANN M.C., 1978: Microdistribution of viable seed in two tropical soils. J.Biogeogr. 5, 291-300.
- KEMP P.R., 1989: Seed banks and vegetation processes in deserts. In: LECK M.A., PARKER V.T. and SIMPSON R.L. (eds.), Ecology of soil seed banks. Acad. Press, San Diego, California, 257-281.
- LECK M.A., 1989: Wetland seed banks. In: LECK M.A., PARKER V.T. und SIMPSON R.L. (eds.), Ecology of soil seed banks. Acad. Press, San Diego, California, 283-305.
- MAJOR J. und PYOTT W.T., 1966: Buried viable seeds in two California bunchgrass sites and their bearing on the definition of a flora. Vegetatio Acta Geobot. 13, 253-282.
- MOORE J.M. und WEIN R.W., 1977: Viable seed populations by soil depth and potential site recolonization after disturbance. Can.J.Bot. 55, 2408-2412.
- MOORE R.P., 1973: Tetrazolium staining for assessing seed quality. In: HEYDECKER W. (ed.), Seed ecology. Butterworths, London. 347-366.
- ROBERTS H.A. und STOKES F.G., 1966: Studies on the weeds of vegetable crops. IV. Seed populations of soil under commercial cropping. J.Appl.Ecol. 3, 181-190.
- SCHÜTZ M., 1983: Keimverhalten und frühe Lebensphase alpiner Pflanzen von Silikat- und Karbonatstandorten. Diplomarbeit. Geobot.Inst.ETH,Stiftung Rübel,Zürich. 123 S. (Polykopie).

SCHÜTZ M., 1988: Genetisch-ökologische Untersuchungen an alpinen Pflanzenarten auf verschiedenen Gesteinsunterlagen: Keimungs- und Aussaatsversuche. Veröff.Geobot. Inst.ETHStiftung Rübel,Zürich 99. 153 S.

THOMPSON K., 1978: The occurrence of buried viable seeds in relation to environmental gradients. J.Biogeogr. 5, 425-430.

THOMPSON K., 1986: Small-scale heterogenity in the seed bank of an acidic grassland. J.Ecol. 74, 733-738.

THOMPSON K. und GRIME J.P., 1979: Seasonal variation in the seed bank of herbaceous species in ten contrasting habitats. J.Ecol. 67, 893-921.

URBANSKA K. und SCHUTZ M., 1986: Reproduction by seed in alpine plants and revegetation research above timberline. Bot.Helv. 96/1, 43-60.

VETTERLI L., 1982: Alpine Rasengesellschaften auf Silikatgestein bei Davos. Veröff.Geobot.Inst.ETHStiftung Rübel,Zürich 76, 232 S.

Adresse des Autors: Ma

Marcel HATT, dipl.Natw.ETH
Geobotanisches Institut ETH
Stiftung Bühel

Stiftung Rübel Zürichbergstrasse 38 CH-8044 Zürich