

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

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

Band: 57 (1991)

Artikel: Wachstums- und Fortpflanzungsstrategien bei *Cirsium spinosissimum* L. Scop. = Strategies of growth and reproduction of *Cirsium spinosissimum* L. Scop.

Autor: Tschander, Bettina

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-377766>

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: 12.01.2026

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

Ber.Geobot.Institut ETH, Stiftung Rübel, Zürich 57 (1991), 72-115

Wachstums- und Fortpflanzungsstrategien bei *Cirsium spinosissimum* L. Scop.

Strategies of growth and reproduction of *Cirsium spinosissimum* L. Scop.

Bettina TSCHANDER

INHALT

1.	Einleitung	73
2.	Material und Methoden	74
2.1.	Feldbeobachtungen zum Wachstum von <i>Cirsium spinosissimum</i>	74
2.2.	Ermitteln der weiblichen reproduktiven Parameter	76
3.	Resultate	78
3.1.	Wachstumsstrategien	78
3.2.	Bildung von Blütenständen in Abhängigkeit von der Grösse der Individuen	86
3.3.	Fortpflanzungsstrategien	88
3.3.1.	Weibliches Fortpflanzungsangebot und reproduktive Effizienz	88
3.3.2.	Weiblicher reproduktiver Erfolg	96
4.	Diskussion	102
	Zusammenfassung - Summary	112
	Literatur	114

1. EINLEITUNG

Die Entwicklung eines Individuums ist gekennzeichnet durch eine strategische Aufteilung von limitierten Ressourcen auf mehrere Strukturen oder Funktionen, die zueinander gleichwertige Alternativen bilden (CODY 1966, HARPER 1977). Erhaltung, Wachstum und Fortpflanzung sind die für die Fitness einer Pflanze wichtigsten Funktionen, zu deren Erfüllung ein begrenztes Ressourcenbudget zur Verfügung steht. Die Kosten der Fortpflanzung durch Samen wurden von verschiedenen Autoren (HARPER und OGDEN 1970, OGDEN 1974) als sogenannter reproduktiver Aufwand (reproductive effort) konzipiert und unter gewissen Voraussetzungen als Trockengewichtsanteil der Samen an der totalen Pflanzenbiomasse berechnet. Dieses Konzept lässt sich nur mit einigen Einschränkungen anwenden (ABRAHAMSON und CASWELL 1982, WILLSON 1983, BAZZAZ und REEKIE 1985).

Aus diesem Grund schlägt URBANSKA (1989) ein neues Konzept vor, das nicht auf der energetischen Grundlage basiert, sondern auf der während verschiedenen Fortpflanzungsphasen erfolgenden Zählung von strategischen Einheiten, die von direkter Bedeutung für die Rekrutierung neuer Populationsangehöriger sind. In diesem Konzept werden weibliche und männliche Strukturen separat erfasst, wobei der weibliche Aspekt beispielsweise die Zählung der Samenanlagen, der fertilen Samen und der daraus hervorgehenden Keimlinge beinhaltet. Da die einzelnen Parameter verschiedene Fortpflanzungsphasen umfassen, betont diese Betrachtungsweise die Dynamik bei der Fortpflanzung durch Samen und ermöglicht Einblick in biologische Aspekte der life history einer Pflanzenart. In der vorliegenden Arbeit wurde die weibliche Funktion einer Pflanze erstmals nach dem Konzept von URBANSKA erfasst.

Für *Cirsium spinosissimum* stellt sich das Problem des begrenzten Ressourcenbudgets insofern, als dass diese Art viel in das klonale Wachstum investiert. Ausserdem fällt diese Pflanze durch die Bildung von im Vergleich zu andern in der alpinen Stufe wachsenden Arten untypisch hohen Blütenstengeln und grossen, stacheligen Blättern auf. Es lässt sich vermuten, dass die energetischen Kosten für die Produktion dieser Strukturen aufgrund der limitierten Ressourcen die sexuelle Fortpflanzung beeinflussen. Das Ausmass der Samenbildung und den Erfolg der Fortpflanzung durch Samen zu ermitteln, stellten deshalb ein Teilziel dieser Arbeit dar. Gleichzeitig drängte sich die Frage des klonalen Wachstumsmusters auf, insbesondere auch da *C. spinosissimum* eher grosse und ausgedehnte Populationen bildet. Beide Aspekte wurden in der vorliegenden Arbeit berücksichtigt.

Verdankungen

Ganz herzlicher Dank gebührt Frau Prof. Dr. K. Urbanska für ihre stete Hilfsbereitschaft. Auch allen Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern des Geobotanischen Institutes, die mir in irgendeiner Weise behilflich waren, möchte ich an dieser Stelle vielmals danken.

2. MATERIAL UND METHODEN

2.1. FELDBEOBACHTUNGEN ZUM WACHSTUM VON *CIRSIIUM SPINOSISSIMUM*

Die Arbeit wurde in der Umgebung von Davos, in den östlichen Zentralalpen der Schweiz, durchgeführt. Das Untersuchungsgebiet liegt im Strelagebiet in der alpinen Stufe auf über 2400 m ü.M. und bietet vielfältige ökologische Bedingungen.

Es wurden zwei Populationen für die Untersuchungen ausgewählt. Die eine befindet sich auf Dolomit am Ende des Skiliftes Strelagrat auf 2490 m ü.M. Der Boden ist ziemlich tiefgründig (ca. 40-50 cm tief) und dicht bewachsen. Murmeltiere und vor allem Schafe und Rinder beweiden die Fläche.

Die zweite Population liegt im Vorder Latschüel oberhalb des Höhenwegs auf Silikat. Sie befindet sich auf einer aktiven, nur sehr spärlich bewachsenen Schutthalde unterhalb einer auffälligen Felsformation des Strelabergs auf 2440 m ü.M. Der lockere Boden ist nur wenig entwickelt, besitzt aber in tieferen Schichten einen ziemlich grossen Anteil feuchter Feinerde. Die Vegetation ist besonders während Regenfällen der Ueberdeckungsgefahr durch rutschendes Gesteinsmaterial ausgesetzt. Es haben sich deutliche Steinschlaggrinnen herausgebildet, die auch dem Wasserabfluss dienen. Diese Fläche wird hauptsächlich von wild lebenden Tieren beweidet, wie Murmeltieren, Gemsen und Steinböcken, aber auch Schafe und gelegentlich Rinder werden gesehen. Im Sommer 1987 wurden in jeder Population fünf Untersuchungsflächen à 1 m² ausgewählt und mit zwei diagonalen Holzpflocken markiert.

Alle in jeder Untersuchungsfläche zu Beginn vorhandenen und auch alle später erscheinenden Ramets und Keimlinge von *Cirsium spinosissimum* wurden individuell markiert und fortlaufend numeriert. Mit Hilfe eines zusammenklappbaren Aluminiumrahmens von einem Quadratmeter Grösse konnten die Grenzlinien jeder Fläche bei jeder Kontrolle wieder genau bestimmt werden. Im Verlauf der Vegetationsperiode wurden insgesamt neun Kontrollen im Abstand von neun bis zehn Tagen durchgeführt, wobei verschiedene Daten über den vegetativen Pflanzenkörper und den Blühzustand der Ramets

bzw. über das Erscheinen von Keimlingen festgehalten wurden. Die Beobachtungsperiode dauerte 81 Tage.

- a) Bei jeder Kontrolle wurden alle bei früheren Kontrollen markierten Ramets und Keimlinge überprüft und neu erschienene Ramets bzw. Keimlinge markiert und überprüft. Dabei wurden von jedem Ramet bzw. Keimling folgende Daten festgehalten:

Blattanzahl:

- Anzahl grüne Blätter, vollständige und abgefressene
- Anzahl welke + verwelkte Blätter, vollständige und abgefressene
- nicht als Blätter zu unterscheidende Blattanlagen vorhanden oder nicht

Rosettendurchmesser:

- bei einer kreisförmigen Rosette der Durchmesser
- bei einer ovalen oder anderswie nicht kreisförmigen Rosette die grösste Länge

Höhe der blühenden Ramets:

gemessen vom Rosettenboden bis ans Blütenstandende

- b) Die Lage jedes Ramets bzw. Keimlings wurde in einem 10 cm-Quadrataster festgehalten. Dazu wurden vier Aluminiumstangen à 1 m Länge benutzt. Diese wurden in Kerben hineingelegt, die in 10 cm-Abständen am Alurahmen angebracht waren, zwei Stangen waagrecht, die andern beiden parallel senkrecht dazu. So konnten alle Quadrate des Rasters abgebildet werden. Innerhalb eines kleinen Quadrates wurde keine feinere Unterteilung gemacht.

Ein Problem bei der Datenaufnahme bildete die Dichte der Ramets. Die Ramets von *Cirsium spinosissimum* wuchsen in einem Teil der Flächen ausserordentlich nahe beieinander, was die Unterscheidung zweier Ramets bzw. die Zuordnung eines Ramets zu seiner Nummer erschwerte. Es war auch schwierig, neue Ramets nicht zu übersehen.

Um die räumliche Ausbreitung der klonal wachsenden Individuen im Feld besser zu erfassen, wurden Mitte Oktober 1987 auf beiden Substraten Rhizome (und zum Teil Wurzeln) in je drei Untersuchungsflächen ausgegraben und deren Grösse und Struktur untersucht. Um die Landschaft zu schonen, wurden die Wurzeln jeweils nur in einer Untersuchungsfläche pro Standort zum Teil freigelegt.

Von jeder ausgegrabenen Untersuchungsfläche wurde eine Übersichtsskizze angelegt, wobei die Umrisse der Rhizome skizziert und alle noch an den Rhizomenden hängenden Rametnummern notiert wurden, um so später unter- und oberirdische Teile in Beziehung setzen zu können. Ausserdem wurde die ganze Untersuchungsfläche mehrmals fotografiert. Details der Rhizome wurden ebenfalls fotografisch festgehalten.

Ferner wurden in beiden Populationen auf je einer Fläche von 10x20 m alle Individuen kartiert. Neben der Lage wurde auch die Grösse der Pflanze und die Anzahl gebildeter Blütenstände festgehalten.

2.2. ERMITTELN DER WEIBLICHEN REPRODUKTIVEN PARAMETER

Im folgenden soll der Begriff "Samen" auch für die Achänen von *Cirsium spinosissimum* verwendet werden, da die Achänen die biologische Funktion von Samen haben. Anfang September 1986 wurden in beiden Populationen Blütenstände gesammelt und bis Mitte Februar 1987 die Samen aller Blütenstände ausgezählt. Die getrockneten Samen wurden, in Papierbriefchen abgefüllt, bis zur Verwendung im Keimversuch im Kühlschrank bei 4°C aufbewahrt. Insgesamt wurden 18 Blütenstände von der Population auf Dolomit und 36 Blütenstände von der Population auf Silikat ausgezählt.

Ein Blütenstand von *Cirsium spinosissimum* besteht bekanntlich aus mehreren, knäuelartig am Ende des Blütenstengels angeordneten Köpfen, die in ihrer Struktur dem üblichen *Compositae*-Blütenstand vom Typ eines Körbchens entsprechen. Während der Samenausählung wurde ihre Lage im Blü-

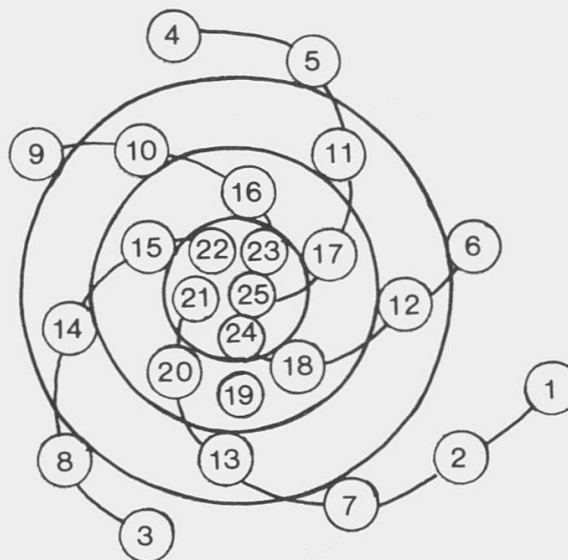


Fig. 1. Darstellung zur Lage der Köpfe (kleine Kreise) eines Blütenstands von *Cirsium spinosissimum*. Die Köpfe Nr. 1-9 sind in der äusseren, Nr. 10-14 in der mittleren und Nr. 15-25 in der inneren Lage eines Blütenstands.

Diagrammatic presentation of the position of capitula within an inflorescence of Cirsium spinosissimum. The capitula Nr. 1-9 are in the external, Nr. 10-14 in the middle and Nr. 15-25 in the internal part of a inflorescence.

tenstand leicht schematisiert festgehalten. Dazu wurden die Köpfe konzentrischen Kreisen zugeordnet, deren Mittelpunkt mit der Senkrechten durch die Mitte des Blütenstandes übereinstimmte. Köpfe im unteren Teil des Blütenstandes in der Nähe des Blütenstengels kamen auf einen äusseren Kreis zu liegen, solche im Bereich der Blütenstandspitze auf einen inneren Kreis. So konnte der ganze Blütenstand zweidimensional abgebildet werden. Meist waren die Köpfe ausserdem in Spiralen angeordnet, was bei der Plazierung auf den Kreisen berücksichtigt wurde (Fig. 1).

Jeder Kopf wurde kurz beschrieben. Enthielt ein Kopf neben Verbreitungseinheiten noch Blüten ohne entwickelte Samen, so wurde deren Anzahl protokolliert. War ein Kopf unvollständig, da ein Teil abgebrochen oder ausgefressen war, so wurde der fehlende Teil in Prozenten geschätzt und bei Schädlingsbefall das Aussehen des Kopfes noch etwas näher beschrieben. Geschlossene bzw. nur leicht offene Köpfe, deren Blüten meist geschlossen waren, wurden notiert.

Die Samen jedes Einzelkopfes wurden unter dem Binokular ausgezählt und dabei folgende Kategorien unterschieden (Fig. 2):

fertile Samen

- Samen mit lebensfähigem Embryo
- fertile, aber angeschimmelte Samen
- fertile, aber angefressene Samen

sterile Samen

- dunkelbraune, sehr schmale, völlig ausgetrocknete Samen mit tiefen Rillen/Leisten ohne oder mit abgestorbenem bzw. unterentwickelten Embryo
- Uebergangsformen
(angeschimmelte oder angefressene sterile Samen wurden nicht unterschieden)

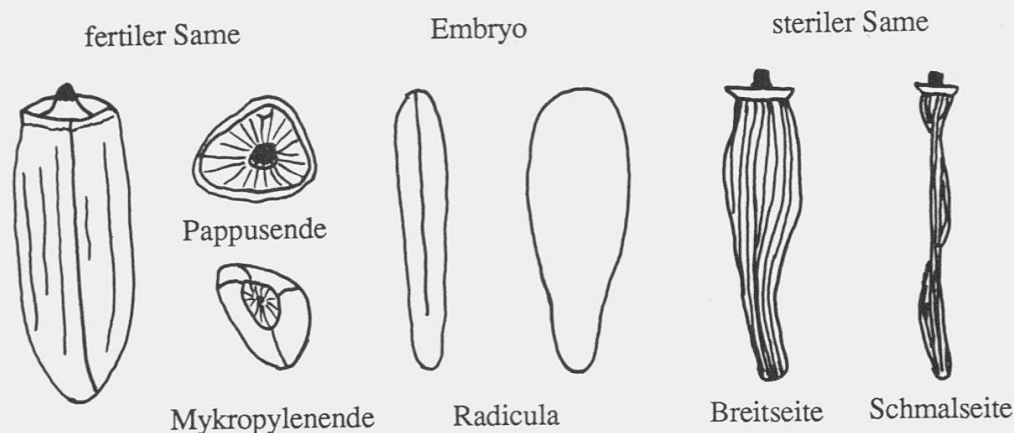


Fig. 2. Fertile und sterile Achänen - *Fertile and sterile achenes.*

Zur Ermittlung des weiblichen reproduktiven Erfolgs wurde mit einem Teil der ca. 6 Monate alten Samen ein Keimversuch durchgeführt. Für den Versuch wurden mit Filterpapier belegte Petrischalen verwendet. Eine Petrischale enthielt jeweils nur Samen eines Kopfes, d.h. die Samen wurden überhaupt nicht vermischt, weder zwischen Blütenständen noch zwischen Köpfen eines Blütenstandes. Insgesamt wurden 13 Blütenstände bzw. 1325 Samen der Population auf Dolomit und 18 Blütenstände bzw. 1100 Samen der Population auf Silikat getestet.

Die Petrischalen wurden in die Klimakammer überführt, in der während der gesamten Versuchsdauer folgende Bedingungen herrschten:

Trockentemperatur:	Tag 20°C, Nacht 10°C
Feuchttemperatur:	Tag 17.3°C, Nacht 8.7°C
Feuchtigkeit:	80%
Licht:	16 h

Neue Keimlinge wurden mindestens zweimal pro Woche protokolliert. Dabei wurden die Samen belüftet und wenn nötig mit Leitungswasser begossen. Gekeimte Samen, d.h. Samen, deren Radicula die Samenschale durchbrochen hatte, wurden notiert und dann aus der Schale entfernt. Die Versuchsdauer betrug 100 Tage. Alle Samen wurden aber bis zum 120. Tag weiterbeobachtet.

3. RESULTATE

3.1. WACHSTUMSSTRATEGIEN

a) Bildung von Ramets

Zur Beobachtung des vegetativen Wachstums wurden Veränderungen der Anzahl von markierten Ramets während der Vegetationszeit registriert. Die fünf Untersuchungsflächen in jeder Population wurden pro Kontrolle jeweils zusammengefasst. Um die Veränderungen in den unterschiedlich bewachsenen Flächen vergleichbar zu machen, wurden statt der Absolutwerte die Rametdichten innerhalb der Individuen verwendet (Anzahl Ramets/m² mit *Cirsium spinosissimum* bewachsener Fläche). Die Veränderungen dieser Dichte lassen sich wie folgt beschreiben: Die Ramets auf Silikat wiesen eine höhere Dichte auf als diejenigen von Dolomit und sie erreichten die höchste Dichte bereits anfangs August, während die Ramets von Dolomit diese anfangs September erreichten (Fig. 3). Zu Beginn des Septembers wiesen die Rametdich-

ten auf Dolomit und Silikat sehr ähnliche Werte auf und behielten diese bis zum Ende der Beobachtungszeit bei.

Die bei jeder Kontrolle aufgenommene Anzahl neuer Ramets wurde wegen den unterschiedlichen Kontrollabständen auf die mittlere Zuwachsrate pro Tag zwischen zwei Kontrollen umgerechnet (Fig. 4). Der Abstand zwischen zwei Kontrollen betrug im Durchschnitt 10 Tage. Der Zuwachs an neuen Ramets war in der Population auf Silikat hauptsächlich ganz am Anfang der Ve-

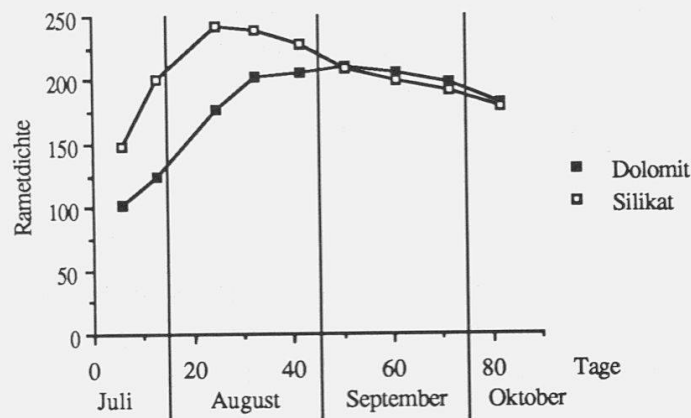


Fig. 3. Veränderung der Rametdichte (Anzahl Ramets/m² mit *Cirsium spinosissimum* bewachsener Fläche) während der Beobachtungsperiode.

*Change in ramet density (number of ramets/m² of area covered with *Cirsium spinosissimum*) throughout the observation period.*

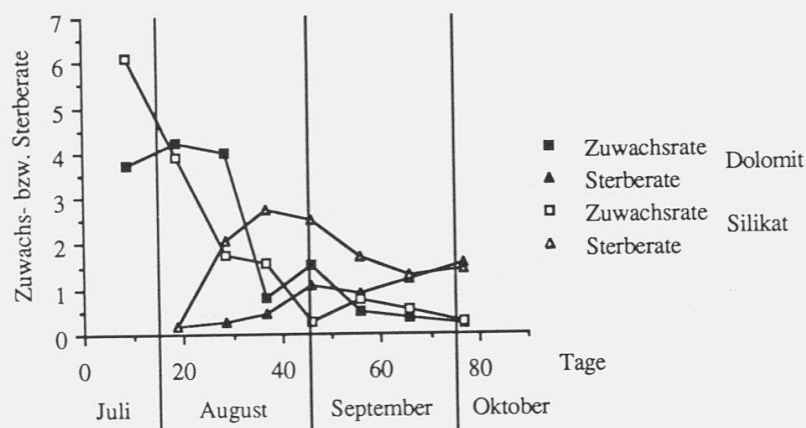


Fig. 4. Veränderung der Zuwachs- bzw. Sterberate von neuen Ramets/Tag/m² mit *Cirsium spinosissimum* bewachsener Fläche während der Beobachtungsperiode. Die Punkte geben die mittlere Rate zwischen zwei Kontrollen an.

*Change in rates of increase and mortality of ramets/day/m² of area covered with *Cirsium spinosissimum* throughout the observation period. The points correspond to the average rate between two subsequent censuses.*

getationsperiode gross und ging dann sogleich stark zurück, während in der Population auf Dolomit zwar auch vor allem zu Beginn des Sommers, aber über längere Zeit bis anfangs August in geringerem Mass Ramets entstanden. Die bei jeder Kontrolle festgestellte Anzahl abgestorbener Ramets wurde ebenso wie die Anzahl neuer Ramets auf die mittlere Sterberate pro Tag zwischen zwei Kontrollen umgerechnet (Fig. 4). Die Sterberate auf Dolomit stieg von Mitte August an mehr oder weniger kontinuierlich an. Die Sterberate auf Silikat war weitaus höher als auf Dolomit und nahm gegen Ende der Beobachtungsperiode hin ab. 20% aller im Laufe des Sommers gebildeten Ramets auf Dolomit bzw. 37% derjenigen auf Silikat starben im Laufe der Beobachtungsperiode ab.

Betrachtet man den Verlauf des Zuwachses als ganzes, so schien er für Dolomit und Silikat doch recht ähnlich zu sein. Die Sterberate hingegen zeigte deutliche Unterschiede für Dolomit und Silikat. Entsprechend war die Veränderung der Dichte bis Mitte August mehrheitlich durch die Zuwachsrates bestimmt, danach aber vorwiegend durch die Sterberate.

b) Veränderung der Grösse und Blattbildung der Ramets

Aus dem Durchmesser und der Anzahl grüner und verwelkter Blätter von allen markierten Ramets wurden die mittlere Grösse eines Ramets und die mittlere Blattanzahl pro Ramet für jede Kontrolle berechnet (Fig. 5 und 6).

Die Ramets auf Silikat wurden deutlich grösser als diejenigen auf Dolomit (Fig. 5). Während der ganzen Beobachtungsperiode besaßen die Ramets von

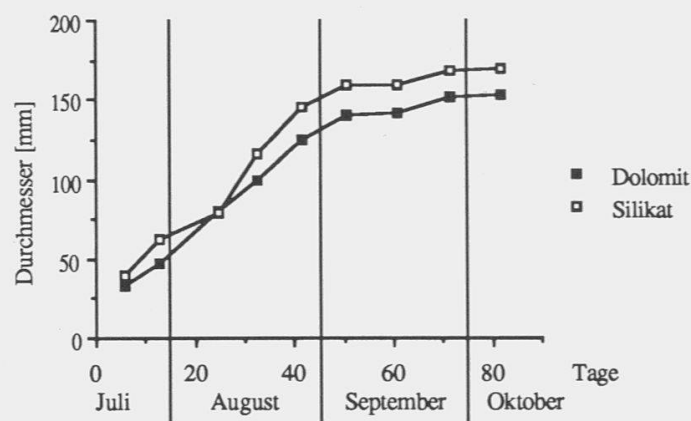


Fig. 5. Veränderung des mittleren Rametdurchmessers während der Beobachtungsperiode. Dolomit $n = 158-334$, Silikat $n = 148-247$.

Change in the average ramet diameter throughout the observation period.

Dolomite $n = 158-334$, silicate $n = 148-247$.

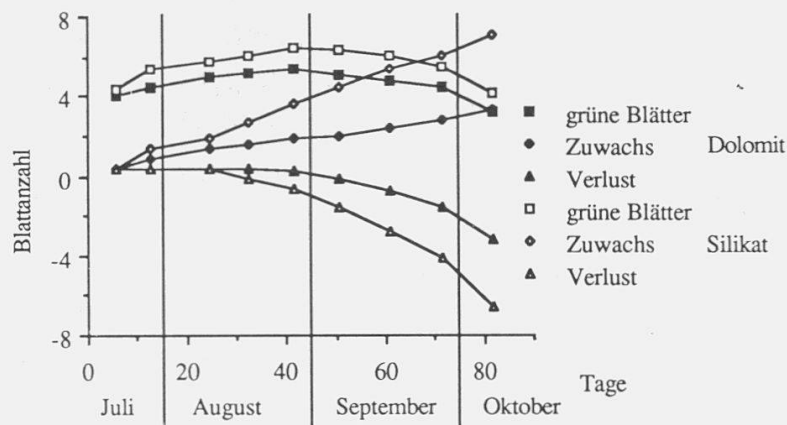


Fig. 6. Veränderung der mittleren Rametblattanzahl während der Beobachtungsperiode (Zuwachs und Verlust sind aufsummiert). Dolomit $n = 158-334$, Silikat $n = 148-247$.
Change in the average number of leaves per ramet throughout the observation period (Cumulative gains and losses). Dolomite $n = 158-334$, silicate $n = 148-247$.

Silikat mehr grüne Blätter als Ramets von Dolomit und bildeten mehr neue Blätter und verloren auch mehr als die Ramets von Dolomit (Fig. 6). Der Blattumsatz war also grösser auf Silikat als auf Dolomit.

c) Altersdifferenz der Ramets

Um das von den Ramets erreichte Lebensalter auf Dolomit und auf Silikat zu vergleichen, wurden die jeweils bei einer Kontrolle neu markierten Ramets zu einer Altersgruppe zusammengefasst. Diese Ramets konnten insofern zusammengefasst werden, als alle Ramets einer solchen Gruppe zwischen zwei aufeinanderfolgenden Kontrollen erschienen waren und sich also in ihrem tatsächlichen Entstehungsdatum höchstens um 10 Tage unterschieden. Die Ramets, die bei der ersten Kontrolle markiert worden waren, wurden nicht berücksichtigt, da deren Erscheinungsdatum unbekannt war. Die Ramets der Gruppe 2 wurden bei der 2. Kontrolle Ende Juli, diejenigen der Gruppe 8 bei der 8. Kontrolle Ende September erstmals protokolliert. Von jeder Gruppe wurde das mittlere Alter berechnet und durch das höchste, mögliche Alter der jeweiligen Gruppe geteilt, um so ein Mass für die Altersdifferenzen zwischen den Altersgruppen zu erhalten. Diese Umrechnung war notwendig, da die Gruppen entsprechend ihrem Entstehungszeitraum unterschiedlich lang beobachtet worden waren und deshalb ein abnehmendes Durchschnittsalter aufwiesen.

Die Ramets auf Silikat wurden bis auf eine in allen Altersklassen weniger alt als diejenigen von Dolomit und das Durchschnittsalter der Ramets beider Po-

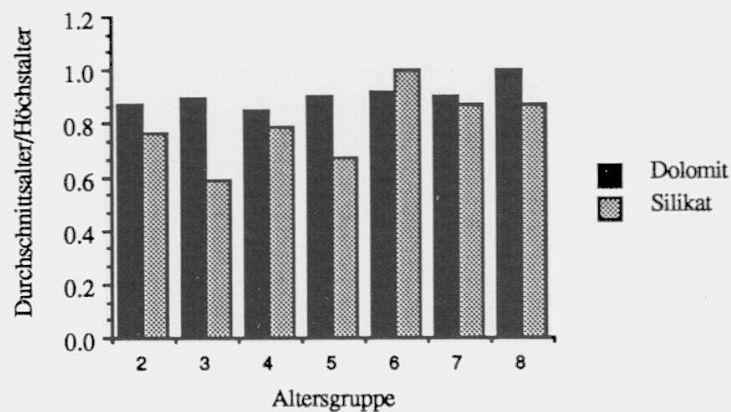


Fig. 7. Verhältnis des Durchschnittsalters der Ramets zum höchsten, erreichbaren Alter in den verschiedenen Altersgruppen.

Relation of the average ramet age to the oldest age possible in the different agegroups.

pulationen lag meistens unter dem erreichbaren Höchstalter (Fig. 7). Das Durchschnittsalter der Gruppen 2-4 auf Dolomit bzw. 2-5 auf Silikat wich dabei stärker vom erreichbaren Höchstalter ab als bei den übrigen Gruppen. Die im Juli und August entstandenen Ramets schienen also mehr vom Absterben betroffen zu sein als die später erschienenen Ramets, wobei aber offen bleibt, in welchem Alter sie abstarben.

d) Räumliche Verteilung von Individuen

Die räumliche Verteilung der Individuen von *Cirsium spinosissimum* wurde in beiden Populationen auf je einer Fläche von 200 m² aufgenommen und kartiert. Die Pflanzen waren nicht zufällig verteilt, sondern konzentrierten sich in quer durch die Fläche verlaufenden Bahnen (Fig. 8 und 9). Auf Dolomit entsprachen diese Bahnen rinnenförmigen Vertiefungen in der gesamthaft eher ebenen Untersuchungsfläche. Auf Silikat lag die Fläche mit der Längsseite parallel zur Höhenlinie. Die Bahnen entsprachen hier Abflussrinnen entlang der Fallinie.

e) Zur Grösse, Form und Wachstumsweise der Rhizome

Um einige Angaben zur Grösse und Wuchsform der Rhizome von *Cirsium spinosissimum* zu erhalten, wurden die Rhizome in 6 der 10 Untersuchungsflächen ausgegraben. Die Rhizome befanden sich ca. 4-12 cm unter der Erdoberfläche. Meist waren sie dick, knollig und gestaucht und glichen in ihrer Struktur einem gedrehten Strang. Es wurden keine langgestreckten, ausläuferartigen Stücke gefunden (Fig. 10). Trotzdem gab es aber Unterschiede in der

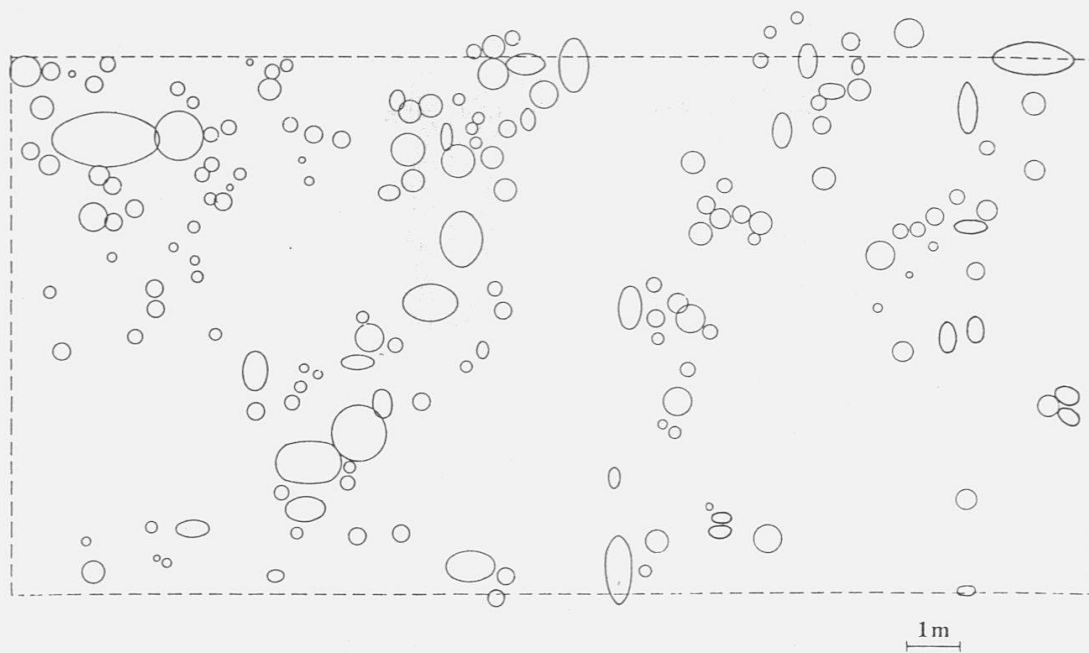


Fig. 8. Kartierte Teilpopulation auf Dolomit in einer Fläche von 10x20 m.
Mapped subpopulation on dolomite on an area of 10x20 m.

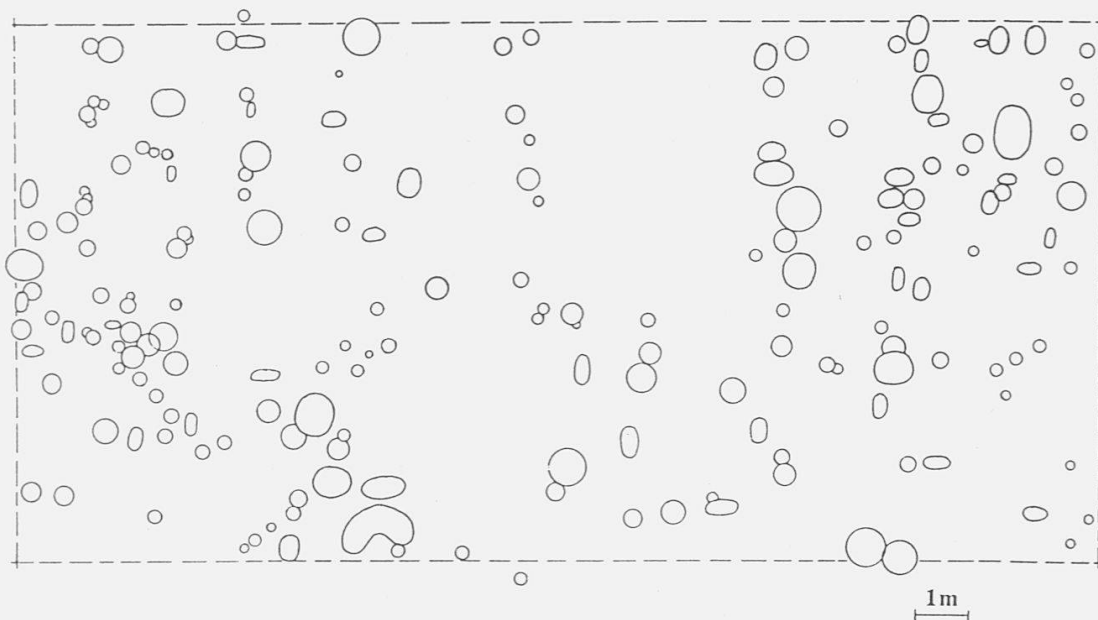


Fig. 9. Kartierte Teilpopulation auf Silikat in einer Fläche von 10x20 m.
Mapped subpopulation on silicate on an area of 10x20 m.

Form und Wachstumsrichtung der Rhizome. Kleine Rhizome waren meist wenig oder nicht verzweigt, von länglicher Form (Fig. 10c) und wuchsen vorwiegend in mehr oder weniger vertikaler Richtung. Grössere Rhizome waren dagegen entweder sehr massig und viel breiter als lang (Fig. 10b) oder sie waren verzweigt und besaßen zahlreiche, mehr oder weniger radiär verlaufende, weniger dicke Fortsätze (Fig. 10d). Sie schienen vor allem horizontal radiär zu wachsen. Ein deutlicher Hinweis dafür war auch die Anordnung der zum Zeitpunkt der Ausgrabung vorhandenen Ramets (Punkte in Fig. 10). Bei den

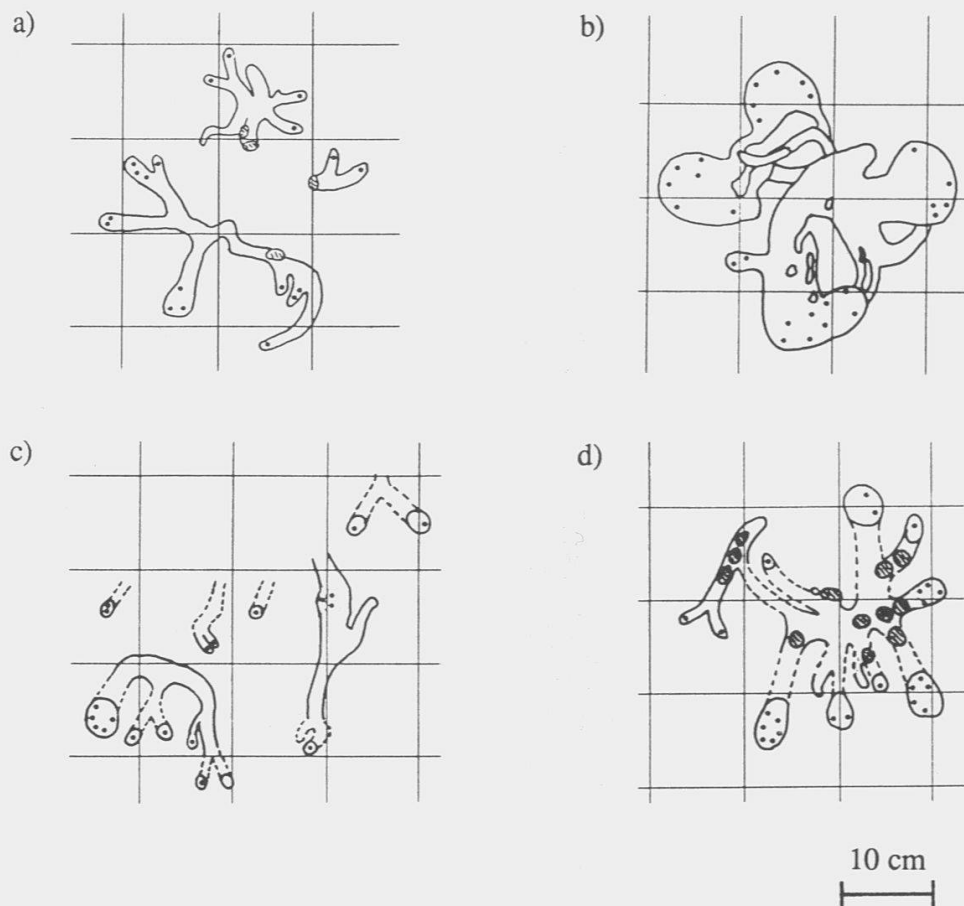


Fig. 10. Ausgegrabene Rhizome: a) und b) Untersuchungsflächen auf Dolomit, c) und d) Untersuchungsflächen auf Silikat.

Excavated rhizomes: a) and b) dolomite plots, c) and d) silicate plots.

- Im Zeitpunkt der Ausgrabung vorhandener Ramet
Ramets extant at the time of excavation
- ◉ Ehemalige Rhizomansatzstellen
Holes resulting from the partial dieback of rhizome
- ± vertikal wachsendes Rhizom - *vertically growing rhizome*
- parallel zur Erdoberfläche wachsendes Rhizom
rhizome growing parallel to the surface

grösseren Rhizomen in den Fig. 10b und 10d wuchsen die Ramets am Rand bzw. an der Spitze der Rhizome und bildeten einen mehr oder weniger geschlossenen Kreis. Da man annehmen kann, dass die Ramets dort gebildet werden, wo das Rhizom aktiv ist, ist das Kreismuster der Ramets ein Hinweis für das radiäre Wachstum der Rhizome. Solche Rametkreise waren hauptsächlich am Anfang der Vegetationszeit, als die Ramets noch klein waren, gut erkennbar (Fig. 12).

Wie durch die Ausgrabung bestätigt wurde, gehörten die Rametansammlungen, die als Gruppe erkennbar waren, meist demselben Rhizom an und bildeten also ein Individuum. Zwischen diesen Rametansammlungen wurden keine Verbindungen gefunden. Es kam aber vor, dass eine Rametanhäufung, die oberirdisch als eine Gruppe und damit als ein Individuum taxiert wurde, sich unterirdisch auf mehr als ein Rhizom verteilte und damit also aus mehreren kleinen Pflanzen bestand (Fig. 10a und 10c). Bei den Pflanzen der Fig. 10c. handelte es sich wahrscheinlich um genetisch verschiedene Individuen, die aus Samen hervorgegangen waren. Die Rhizome der Fig. 10a schienen aber auch eine andere Interpretation zuzulassen: Die drei Rhizome besaßen an korrespondierenden Stellen ovale Vertiefungen (Fig. 11), die als ehemalige

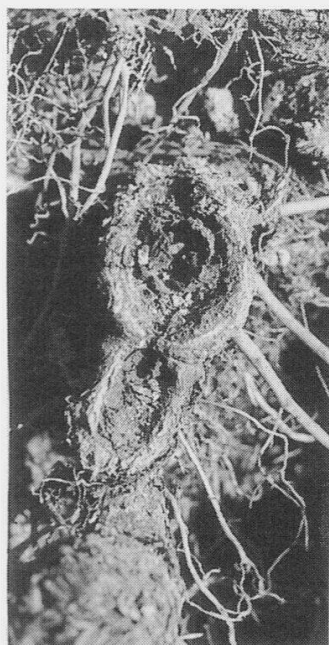


Fig. 11. Ehemalige Rhizomansatzstellen.
Holes resulting from the partial dieback of rhizome.



Fig. 12. Rametkreis auf Dolomit.
Ring of ramets on dolomite.

Ansatzstellen zersetzter Rhizomverbindungen gedeutet werden können. Dies besonders auch darum, da sich zwischen den Rhizomstücken auffällig dunkle, wahrscheinlich humusreiche Erde befand, wobei es sich möglicherweise um Ueberreste zersetzter Rhizome handelte. Auch auf andern Flächen (Fig. 10b und 10d) befand sich um grössere Rhizome diese dunkle bis schwarze Erde. Dies lässt vermuten, dass sich *Cirsium spinosissimum* durch spontane Fragmentation vegetativ fortpflanzen kann (Selbstklonierung, URBANSKA in Vorb.). Dabei bleibt offen, unter welchen Bedingungen und in welchem Zeitpunkt dies geschieht.

3.2. BILDUNG VON BLÜTENSTÄNDEN IN ABHÄNGIGKEIT VON DER GRÖSSE DER INDIVIDUEN

Angaben über die Anzahl von Individuen, deren Grösse und die Anzahl gebildeter Blütenstände wurden in einer Dolomitfläche von 300 m² und in einer Silikatfläche von 200 m² aufgenommen. Bei der Auswertung dieser Daten wurden die Pflanzen nach ihrem Durchmesser in drei Klassen eingeteilt. Als kleine Individuen wurden jene mit einem Durchmesser von <30 cm betrachtet, als mittlere jene mit einem Durchmesser von 30-54 cm und als grosse jene mit >54 cm Durchmesser. Ein Teil der Pflanzen besass die Form einer Ellipse. Dieser Anteil wurde in kreisförmige Pflanzen entsprechender Fläche umgerechnet, damit die Individuen bezüglich der Grösse vergleichbar wurden.

Die meisten auf Dolomit untersuchten Pflanzen gehörten der mittleren Grössenklasse an, während auf Silikat am meisten kleine Individuen vorhanden waren (Tab. 1). Für beide Populationen gelten folgende Aussagen: Der grössere Teil der Pflanzen bildete keine Blütenstände und der Anteil von Pflanzen mit Blütenständen nahm von den kleinen zu den grossen Individuen signifikant zu (χ^2 -Test, $p \leq 0.016$). Vergleicht man die Anteile von Pflanzen mit Blütenständen zwischen den beiden Populationen, so zeigte sich, dass diese Anteile auf Silikat in allen drei Grössenklassen und auch insgesamt grösser waren als auf Dolomit. Ausser für den Vergleich zwischen den kleinen Individuen waren diese Unterschiede alle signifikant (χ^2 -Test, $p \leq 0.04$).

Wie erwartet bildeten in beiden Populationen grosse Individuen am meisten und kleine am wenigsten Blütenstände (t-Test, $p \leq 0.008$). Im Vergleich zwischen beiden Populationen wurde nur für die grossen Individuen ein signifikanter Unterschied gefunden: Grosse Pflanzen auf Silikat produzierten mehr Blütenstände als grosse Pflanzen auf Dolomit (t-Test, $p = 0.033$).

Im Gegensatz zur absoluten Anzahl Blütenstände pro Individuum, die von

Tab. 1. Individuengrösse und Bildung von Blütenständen.
Size of individuals and growth of inflorescences .

	Anzahl Individuen		Durchschnitt und Vertrauensintervall	
	ohne Blütenstände	mit Blütenständen (n)	Blütenstände pro Individuum	Blütenstandsdichte (Blütenstände pro m ² Individuenfläche)
Dolomit				
kleine Individuen	99 83.9%	19 16.1%	1.3 ± 0.3	34.4 ± 7.2
mittlere Individuen	94 65.3%	50 34.7%	2.0 ± 0.3	18.1 ± 3.3
grosse Individuen	11 31.4%	24 68.6%	3.0 ± 1.0	7.1 ± 1.8
total	204 68.7%	93 31.3%	2.1 ± 0.3	18.6 ± 3.0
Silikat				
kleine Individuen	82 82%	18 18%	1.4 ± 0.4	37.4 ± 9.2
mittlere Individuen	25 35.7%	45 64.3%	2.1 ± 0.3	19.9 ± 3.1
grosse Individuen	1 5.9%	16 94.1%	4.5 ± 1.2	13.8 ± 4.7
total	108 57.8%	79 42.2%	2.4 ± 0.4	22.7 ± 3.3

den kleinen zu den grossen Individuen zunahm, nahm die Blütenstandsdichte von den kleinen zu den grossen Individuen auf Dolomit und Silikat ab. Kleine Pflanzen bildeten also im Verhältnis zu ihrer Grösse signifikant mehr Blütenstände als grosse (t-Test, $p \leq 0.02$). Auch hier zeigte sich im Vergleich beider Populationen für Silikat eine ähnliche Tendenz wie für die Anzahl Blütenstände pro Individuum und für den Anteil von Pflanzen mit Blütenständen: Im Total und bei den grossen Pflanzen wurde auf Silikat eine deutlich höhere Blütenstandsdichte erreicht als auf Dolomit (t-Test, $p \leq 0.036$).

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die Unterschiede innerhalb der Population grösser zu sein schienen als diejenigen zwischen den beiden Populationen.

3.3. FORTPFLANZUNGSSTRATEGIEN

3.3.1. Weibliches Fortpflanzungsangebot und reproduktive Effizienz

a) Definitionen und Gesamtauswertung

In der vorliegenden Arbeit wurde das in Kap. 1 erwähnte Konzept von URBANSKA (1989) zur indirekten Erfassung des Fortpflanzungsverhaltens übernommen. Es kann wie folgt zusammengefasst werden:

- a) Es wird zwischen weiblichem und männlichem Fortpflanzungsangebot (RO, reproductive offer), reproduktiver Effizienz (EFF, reproductive efficiency) und reproduktivem Erfolg (RS, reproductive success) unterschieden.
- b) Das weibliche **Fortpflanzungsangebot** \neq **RO** wird durch die Anzahl von gebildeten Samenanlagen definiert. Durch diese Definition wird die Anzahl von reproduktiven Einheiten in einer frühen Phase des Fortpflanzungsgeschehens beschrieben.
- c) Die **weibliche reproduktive Effizienz** \neq **EFF** bezeichnet die Fähigkeit der Mutterpflanze, vollständig entwickelte, lebensfähige fertile Samen auszubilden. Sie wird durch den Anteil von fertilen Samen am Total der Samenanlagen bestimmt. Die reproduktive Effizienz beschreibt damit das Fortpflanzungsgeschehen in der Abtrennungsphase der reproduktiven Einheiten von der Mutterpflanze.

Bei der Auswertung der Daten wurde das weibliche Fortpflanzungsangebot und die reproduktive Effizienz von *Cirsium spinosissimum* durch Auszählung von Samenanlagen und Samen in Blütenständen aus den beiden Populationen (Dolomit und Silikat) bestimmt (zur Definition der Begriffe Blütenstand, Kopf und Samen vgl. Kap. 2.2). Viele Blütenstände waren durch die Larve oder die Imago des Rüsselkäfers *Larinus sturnus* Schaff. mehr oder weniger beschädigt. Wenn im folgenden von **Befall** bzw. von befallenen Köpfen oder befallenen Blütenständen die Rede ist, so wird damit stets ein durch diesen Rüsselkäfer verursachter Schaden bezeichnet.

Das weibliche Fortpflanzungsangebot ist grösser als die totale Anzahl Samen, da mehr Samenanlagen als Samen gebildet wurden (Tab. 2). Ein Teil der Köpfe eines Blütenstands enthielt neben Samen noch verschlossene oder bereits geöffnete Blüten, die bei der Auszählung berücksichtigt wurden.

Die Unterschiede in den Fortpflanzungsparametern zwischen den beiden Populationen auf Dolomit bzw. auf Silikat waren nur gering (Tab. 2). Zwar waren die Durchschnitte pro **Blütenstand** für alle Parameter durchwegs tiefer

Tab. 2. Weibliches Fortpflanzungsangebot (φ RO) und reproduktive Effizienz (φ EFF) bei *Cirsium spinosissimum* (Durchschnitte und Vertrauensintervall).
*Female reproductive offer (φ RO) and reproductive efficiency (φ EFF) of *Cirsium spinosissimum* (average and interval of confidence).*

	φ RO	totale Anzahl Samen	Anzahl fertile Samen	φ EFF (%)	n
Dolomit					
mittlere Werte pro Blütenstand	1112.8 ± 266.4	964.2 ± 280.4	266.2 ± 107.9	23.9	18
mittlere Werte pro Kopf	78.9 ± 3.4	68.3 ± 4.0	18.9 ± 2.5	23.9	254
Silikat					
mittlere Werte pro Blütenstand	1000.3 ± 187.7	756.8 ± 161.6	128.6 ± 39.6	12.9	36
mittlere Werte pro Kopf	87.6 ± 3.0	66.3 ± 3.8	11.3 ± 1.7	12.9	411

für Silikat als für Dolomit. Signifikante Unterschiede ergaben sich aber nur für die Anzahl fertiler Samen und damit für die reproduktive Effizienz (t-Test, $p=0.002$). Die Durchschnitte pro Kopf wiesen für Silikat im Vergleich zu Dolomit eine signifikant niedrigere Anzahl fertiler Samen und eine niedrigere reproduktive Effizienz auf (t-Test, $p<0.001$). Zudem unterschieden sich die Köpfe signifikant im Fortpflanzungsangebot, das für Köpfe eines Blütenstandes von Silikat deutlich höher war als für solche von Dolomit (t-Test, $p<0.001$).

Die Köpfe eines Blütenstandes waren nicht alle gleich, sondern unterschiedlich geartet (Tab. 3). Die folgende Zusammenstellung gibt einen Ueberblick über die gefundenen Kop fzustände:

- | | |
|------------------|--|
| Köpfe mit Samen | |
| nicht befallen | - Köpfe mit sterilen Samen. |
| | - Köpfe mit sterilen und fertilen Samen. |
| befallen | - Köpfe mit angefressenen, sterilen und fertilen Samen bzw. nur mit sterilen Samen. |
| Köpfe ohne Samen | |
| nicht befallen | - kleine, offene Köpfe mit geschlossenen oder offenen Blüten. |
| | - durch die Hüllblätter verschlossene Köpfe mit vielen, kleinen, geschlossenen Blüten. |
| befallen | - geschlossene oder leicht geöffnete Köpfe mit vielen geschlossenen oder offenen Blüten. |
| | - völlig ausgefressene Köpfe. |

Tab. 3. Anzahl Köpfe mit und ohne Samen sowie Rüsselkäferbefall der Köpfe.
Number of capitula with and without seeds and infestation of the capitula with beetles (Larinus sturnus).

Anzahl	Dolomit	Silikat
Köpfe total	327 (100%)	597 (100%)
Köpfe mit Samen total	251 (76.8%)	388 (65.0%)
nicht befallen	203	285
befallen	48	103
Köpfe ohne Samen kleine, offene Köpfe	3 (0.9%)	23 (3.9%)
geschlossene Köpfe	65 (19.9%)	168 (28.1%)
völlig ausgefressene Köpfe	8 (2.4%)	18 (3.0%)
befallene Köpfe	59 (18%)	130 (21.8%)
Köpfe mit fertilen Samen	173 (52.9%)	189 (31.7%)
Köpfe pro Blütenstand	18.2	16.6

Auf Dolomit enthielten 77% aller Köpfe Samen, auf Silikat waren es 65%. 17 der 18 untersuchten Blütenstände von Dolomit bzw. 30 der 36 Blütenstände von Silikat waren von der Larve oder der Imago des Rüsselkäfers *Larinus sturnus* befallen. Dies führte zu der in Tab. 3 angegebenen totalen Anzahl befallener Köpfe. Dazu gehörten sowohl Köpfe, die nie Samen gebildet hatten, als auch Köpfe mit nur sterilen oder sterilen und fertilen Samen. Die Angaben zu den Köpfen mit fertilen Samen enthalten entsprechend sowohl die unversehrten als auch die befallenen Köpfe.

Neben den befallenen Köpfen mit Samen gab es auch völlig zerstörte Köpfe ohne Samen und ohne Blüten, die nur noch aus Resten des Körbchens bestanden. Ob ein solcher Kopf je Samen gebildet hatte oder nicht, konnte man nicht entscheiden. Diese Tatsache relativiert die Zahlen für die in Tab. 2 angegebenen vier Fortpflanzungsparameter.

b) Einfluss der Lage der Köpfe im Blütenstand

Wie in Kap. 2.2 beschrieben, wurde die Lage der Köpfe im Blütenstand durch Zuordnung zu drei konzentrischen Kreisen protokolliert (Fig. 1).

Für beide untersuchten Populationen stieg der Anteil von Köpfen mit fertilen Samen und von befallenen Köpfen von aussen nach innen und damit vom

Blütenstengel zur Blütenstandspitze deutlich an (Tab. 4). Blütenstände der Pflanzen auf Silikat besaßen aber in allen Lagen im Vergleich zu jenen von Pflanzen auf Dolomit verhältnismässig mehr befallene Köpfe und weniger Köpfe mit Samen bzw. mit fertilen Samen.

Zur Berechnung des weiblichen Fortpflanzungsangebots und der reproduktiven Effizienz wurden die Samen aller Köpfe gleicher Lage aufsummiert und die

Tab. 4. Anzahl Köpfe mit und ohne Samen sowie Rüsselkäferbefall der Köpfe in Abhängigkeit von der Lage im Blütenstand.

Number of capitula with and without seeds and infestation of the capitula with beetles (Larinus sturnus) in relation to their position in the inflorescence.

	Aussen	Mitte	Innen
Dolomit			
Köpfe total	104 (100%)	95 (100%)	128 (100%)
Köpfe mit Samen			
total	54 (51.9%)	84 (88.4%)	113 (88.3%)
nicht befallen	52	79	72
befallen	2	5	41
Köpfe ohne Samen			
kleine, offene Köpfe	-	3 (3.2%)	-
geschlossene Köpfe	50 (48.1%)	8 (8.4%)	7 (5.5%)
völlig ausgefressene Köpfe	-	-	8 (6.3%)
befallene Köpfe	2 (1.9%)	5 (5.3%)	52 (40.6%)
Köpfe mit fertilen Samen	15 (14.4%)	67 (70.5%)	91 (71.1%)
Silikat			
Köpfe total	199 (100%)	183 (100%)	215 (100%)
Köpfe mit Samen			
total	69 (34.7%)	136 (74.3%)	183 (85.1%)
nicht befallen	64	114	107
befallen	5	22	76
Köpfe ohne Samen			
kleine, offene Köpfe	13 (6.5%)	7 (3.8%)	3 (1.4%)
geschlossene Köpfe	116 (58.3%)	39 (21.3%)	13 (6.0%)
völlig ausgefressene Köpfe	1 (0.5%)	1 (0.5%)	16 (7.4%)
befallene Köpfe	7 (3.5%)	25 (13.7%)	98 (45.6%)
Köpfe mit fertilen Samen	4 (2.0%)	52 (28.4%)	133 (61.9%)

Durchschnitte pro Blütenstand und pro Kopf berechnet, wobei wieder geschlossene und völlig ausgefressene Köpfe nicht berücksichtigt wurden (Tab. 5).

Für die **Blütenstände von Dolomit** ergab sich folgendes Bild: In der mittleren Lage eines Blütenstandes wurden am meisten Samenanlagen bzw. Samen produziert, aussen am wenigsten (Tab. 5). Aber nur die Anzahl fertiler Samen innerer und mittlerer Lage war signifikant höher als die Anzahl fertiler Samen äusserer Lage (t-Test, $p \leq 0.003$). Ebenso gilt dies für die reproduktive Effizienz. Für das Fortpflanzungsangebot und die totale Anzahl Samen liessen sich keine signifikanten Unterschiede nachweisen. Bei den Durchschnitten pro **Kopf** unterschieden sich alle Fortpflanzungsparameter zwischen den drei Lagen signifikant (t-Test, $p \leq 0.006$). Das Fortpflanzungsangebot und die totale Anzahl Samen nahmen von aussen nach innen ab, die Anzahl fertiler Samen und die reproduktive Effizienz waren in einem mittleren Kopf am grössten und in einem äusseren Kopf am geringsten.

Auf **Silikat** wurden in der inneren Lage eines **Blütenstandes** am meisten und

Tab. 5. Weibliches Fortpflanzungsangebot (φRO) und reproduktive Effizienz (φEFF) bei *Cirsium spinosissimum* in Abhängigkeit von der Lage im Blütenstand (Durchschnitte und Vertrauensintervall).

*Female reproductive offer (φRO) and reproductive efficiency (φEFF) of *Cirsium spinosissimum* in relation to the position in the inflorescence (average and interval of confidence).*

	Lage	φRO	totale Anzahl Samen	Anzahl fertile Samen	φEFF (%)	n
Dolomit						
	Aussen	288.3 ± 132.4	269.3 ± 128.7	26.7 ± 26.7	9.3	18
	Mitte	416.1 ± 91.4	367.4 ± 105.7	126.3 ± 57.2	30.4	18
	Innen	392.1 ± 111.2	311.1 ± 113.2	99.9 ± 44.8	25.5	18
mittlere Werte pro Blütenstand	Aussen	288.3 ± 132.4	269.3 ± 128.7	26.7 ± 26.7	9.3	18
	Mitte	416.1 ± 91.4	367.4 ± 105.7	126.3 ± 57.2	30.4	18
	Innen	392.1 ± 111.2	311.1 ± 113.2	99.9 ± 44.8	25.5	18
mittlere Werte pro Kopf	Aussen	96.1 ± 4.9	89.8 ± 5.7	8.9 ± 5.0	9.3	54
	Mitte	86.1 ± 4.2	76.0 ± 5.9	26.1 ± 4.8	30.4	87
	Innen	62.5 ± 5.3	49.6 ± 5.7	15.9 ± 3.0	25.5	113
Silikat						
	Aussen	235.9 ± 104.2	164.0 ± 75.0	3.1 ± 4.3	1.3	36
	Mitte	365.9 ± 62.6	278.2 ± 60.6	29.5 ± 15.8	8.1	36
	Innen	388.1 ± 66.0	304.2 ± 68.8	87.5 ± 28.6	22.5	36
mittlere Werte pro Blütenstand	Aussen	235.9 ± 104.2	164.0 ± 75.0	3.1 ± 4.3	1.3	36
	Mitte	365.9 ± 62.6	278.2 ± 60.6	29.5 ± 15.8	8.1	36
	Innen	388.1 ± 66.0	304.2 ± 68.8	87.5 ± 28.6	22.5	36
mittlere Werte pro Kopf	Aussen	103.5 ± 6.6	72.0 ± 10.1	1.3 ± 1.7	1.3	82
	Mitte	92.1 ± 4.4	70.0 ± 6.3	7.4 ± 2.5	8.1	143
	Innen	75.1 ± 4.3	58.9 ± 5.0	16.9 ± 2.9	22.5	186

aussen am wenigsten Samenanlagen bzw. Samen produziert (Tab. 5). Für die Durchschnitte pro Blütenstand ergaben sich mehr signifikante Unterschiede als auf Dolomit, was möglicherweise in einem Zusammenhang mit der grösseren Anzahl untersuchter Blütenstände stand (Silikat $n=36$, Dolomit $n=18$). Das Fortpflanzungsangebot und die totale Anzahl Samen in der mittleren und inneren Lage waren signifikant höher als in der äusseren (t-Test, $p \leq 0.017$) und die Anzahl fertiler Samen und die reproduktive Effizienz nahmen von aussen nach innen signifikant zu (t-Test, $p \leq 0.001$). Für die durchschnittlichen Werte pro **Kopf** ergab sich ein ähnliches Ergebnis wie für die Köpfe von Dolomit. Das Fortpflanzungsangebot und die totale Anzahl Samen nahmen von aussen nach innen ab, die Anzahl fertiler Samen und die reproduktive Effizienz nahmen von aussen nach innen zu. Alle diese Unterschiede waren signifikant (t-Test, $p \leq 0.005$) ausser bei der totalen Anzahl Samen für den Vergleich zwischen der äusseren und der mittleren Lage.

Vergleicht man die beiden Populationen, so bildeten die Blütenstände von Silikat entsprechend der geringeren Totalproduktion zwar in allen Lagen weniger Samenanlagen bzw. Samen als diejenigen von Dolomit. Signifikant unterschieden sie sich aber wie beim totalen Vergleich nur in der Anzahl fertiler Samen und in der reproduktiven Effizienz der äusseren und mittleren Lage (t-Test, $p \leq 0.007$). Auf der Stufe der Köpfe ergaben sich mehr signifikante Unterschiede zwischen den beiden Populationen. Die Anzahl fertiler Samen und die reproduktive Effizienz waren für Köpfe von Silikat aussen und in der Mitte signifikant geringer als für solche von Dolomit (t-Test, $p \leq 0.001$). Das Fortpflanzungsangebot pro Kopf war dagegen auf Silikat in der Mitte und innen signifikant höher als auf Dolomit (t-Test, $p \leq 0.034$). Die Ergebnisse, die sich aus dem Vergleich der Blütenstände und Köpfe zwischen den Populationen in Abhängigkeit von der Lage ergaben, entsprechen damit denjenigen aus dem totalen Vergleich der Populationen.

Obwohl ein Blütenstand von Silikat insgesamt weniger Samenanlagen bildete, trugen dessen Köpfe im Mittel mehr Samenanlagen als diejenigen von Dolomit. Dies lässt sich erklären, indem ein Blütenstand von Silikat entweder total weniger Köpfe produzierte oder der Anteil der Köpfe mit Samen kleiner war als bei einem Blütenstand von Dolomit, was beides zutraf (Tab. 3).

Das Samenanlagenangebot nahm für Dolomit und Silikat pro Blütenstand von aussen nach innen zu, pro Kopf von aussen nach innen ab. Der scheinbare Widerspruch in dieser Aussage wird gelöst durch den variablen Anteil der Köpfe, die Samenanlagen anbieten (Tab. 4). Dieser nahm nämlich von aussen nach innen zu. Innen wurden also in mehr Köpfen weniger Samenanlagen

bzw. Samen pro Kopf produziert als aussen.

Insgesamt schienen die Unterschiede innerhalb der Populationen bedeutungsvoller zu sein als diejenigen zwischen den Populationen.

c) Einfluss des Befalls durch den Rüsselkäfer *Larinus sturnus*

Die in den vorangegangenen Kapiteln gegebenen Resultate für die Fortpflanzungsparameter bezogen befallene und nicht befallene Köpfe bzw. Blütenstände gleichermassen mit ein. Um die Individuen der beiden Populationen zu vergleichen, war es notwendig, das Ausmass des Befalls durch den Rüsselkäfer *Larinus sturnus* bzw. seinen Einfluss auf die erhobenen Fortpflanzungsdaten abzuschätzen. Dazu wurden befallene und nicht befallene Köpfe voneinander getrennt und nun separat die mittleren Werte der Fortpflanzungsparameter für einen nicht befallenen Kopf berechnet. Die mittleren Werte pro Blütenstand liessen sich nicht direkt ableiten, da fast alle Blütenstände befallen waren. Also wurde versucht, indirekt aus den mittleren Werten für einen nicht befallenen Kopf und aus den Angaben zur Anzahl Köpfe pro Blütenstand das Samenanlagenangebot bzw. die Samenbildung eines theoretischen, nicht befallenen Blütenstandes zu berechnen. Dabei wurde vorausgesetzt, dass die Bildung von Köpfen nicht vom Befall beeinflusst wird. Zweitens wurde angenommen, dass alle Köpfe ausser den kleinen, geschlossenen Köpfen zur Samenbildung fähig sind und entsprechend wurde diese Anzahl Köpfe berücksichtigt. Drittens wurde die Annahme gemacht, dass die Samenanlagen- bzw. Samenbildung in nicht befallenen Köpfen nicht von befallenen Nachbarköpfen beeinflusst ist.

Die Schätzwerte für einen nicht befallenen Blütenstand wurden den tatsächlich ermittelten gegenübergestellt (Fig. 13-15). Auch bei den Schätzwerten bleiben die Unterschiede zwischen den Populationen auf Dolomit bzw. Silikat bestehen. Sie scheinen sich nicht durch den Befall erklären zu lassen. Die Zunahme der Fortpflanzungsparameter von aussen nach innen ist bei den Schätzwerten verstärkt. Deutlich wird auch, dass der Befall vor allem innen von Bedeutung war. Dies entspricht der zunehmenden Anzahl befallener Köpfe von aussen nach innen. Berechnet man den prozentualen Verlust für die Samenanlagen bzw. Samen, so erhält man für Dolomit immer höhere Werte und es scheint so, dass der Befall für Blütenstände von Dolomit schwerwiegender ausfiel.

Aufgrund der Befunde für den ganzen Blütenstand könnte man vermuten, dass die inneren Köpfe befallsbedingt weniger Samenanlagen bzw. Samen bildeten. Aber die mittleren Werte für nicht befallene Köpfe zeigen die genau

gleiche Tendenz leicht abgeschwächt auf (Fig. 14). Diese Abnahme von aussen nach innen schien also nicht durch den Befall sondern durch andere Ursachen bedingt zu sein. Auch auf dem Niveau der Köpfe zeigte sich der Einfluss des Befalls vor allem bei inneren Köpfen.

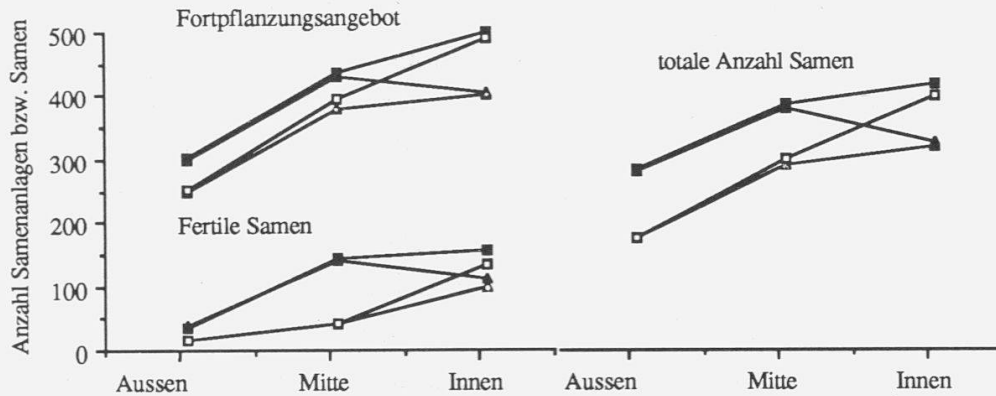


Fig. 13. Fortpflanzungsdaten für befallene (Dreiecke) und nicht befallene Blütenstände (Quadrate). Die Punkte geben die mittlere Anzahl Samen bzw. Samenanlagen pro Lage eines Blütenstands an. Ausgefüllte Zeichen = Population auf Dolomit, leere Zeichen = Population auf Silikat.

Dates of reproduction of infested (triangles) and not infested (squares) inflorescences. The points correspond to the average number of seeds and ovules per part in a inflorescence respectively. Filled symbols = population on dolomite, open symbols = population on silicate.

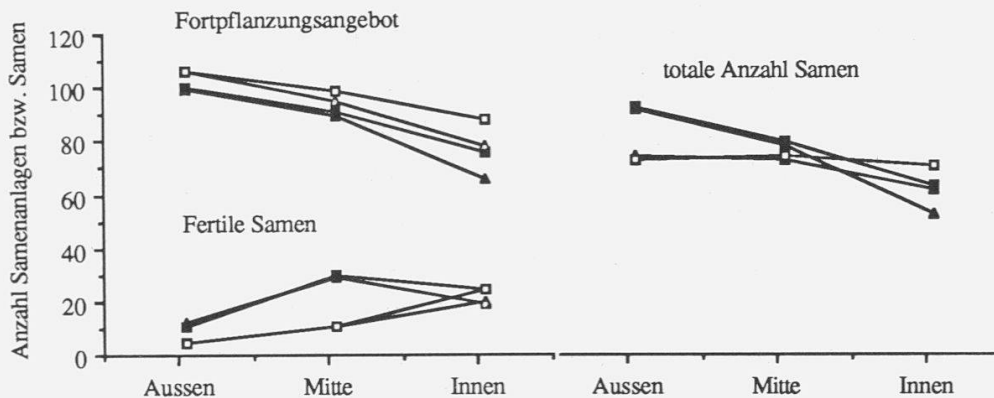


Fig. 14. Fortpflanzungsdaten für befallene (Dreiecke) und nicht befallene Köpfe (Quadrate) in Abhängigkeit von ihrer Lage im Blütenstand. Ausgefüllte Zeichen = Population auf Dolomit, leere Zeichen=Population auf Silikat.

Dates of reproduction of infested (triangles) and not infested (squares) capitula in relation to their position in the inflorescence. Filled symbols=population on dolomite, open symbols=population on silicate.

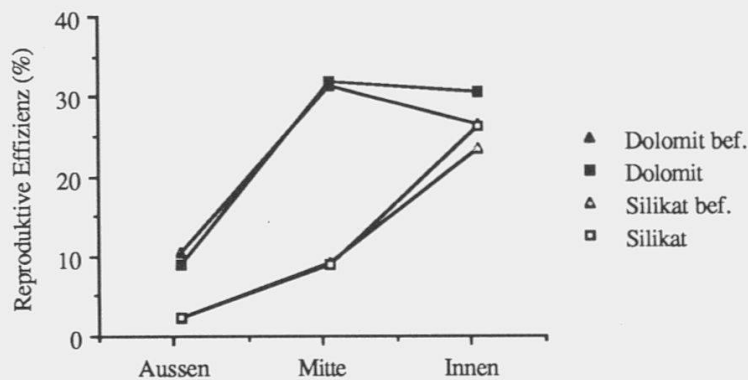


Fig. 15. Reproduktive Effizienz in befallenen und nicht befallenen Blütenständen für die Populationen auf Dolomit und Silikat.
Reproductive efficiency of infested and not infested inflorescences for the populations on dolomite and on silicate.

3.3.2. Weiblicher reproduktiver Erfolg

a) Definition und Gesamtauswertung

Der weibliche reproduktive Erfolg φRS kann durch die Anzahl der Pflanzen, die aus der Menge der fertilen Samen hervorgegangen sind, bestimmt werden. (URBANSKA 1989). Das Erscheinen neuer Individuen beginnt bei sexueller Fortpflanzung mit der Keimung. Obwohl die Keimlinge z.T. hohen Sterblichkeitsraten ausgesetzt sind, soll der reproduktive Erfolg in dieser Phase berechnet werden, da mit der Keimung der reproduktive Prozess als abgeschlossen betrachtet werden kann. Die entsprechende Formel für φRS :

$$\varphi RS = \varphi EFF \cdot \gamma \quad \text{wobei } \gamma = \text{Keimungsprozentsatz}$$

Um den weiblichen reproduktiven Erfolg zu ermitteln, wurde das Keimverhalten ausgewählter Kopfproben der ausgezählten Blütenstände untersucht. Dabei wurde die Anzahl gekeimter Samen der einzelnen Kopfproben à 25 Samen für jeden Kontrolltag zusammengezählt und ergab so eine totale Keimungskurve für Dolomit bzw. Silikat. Insgesamt wurden 1325 Samen oder 13 Individuen von Dolomit und 1100 Samen oder 16 Individuen von Silikat getestet.

Mit 43.9% am Versuchsende nach 100 Tagen keimten die Samen von Dolomit deutlich besser als diejenigen von Silikat mit 28.9% (Fig. 16a). Die beiden Keimungskurven unterschieden sich für alle Kontrollen signifikant (χ^2 -

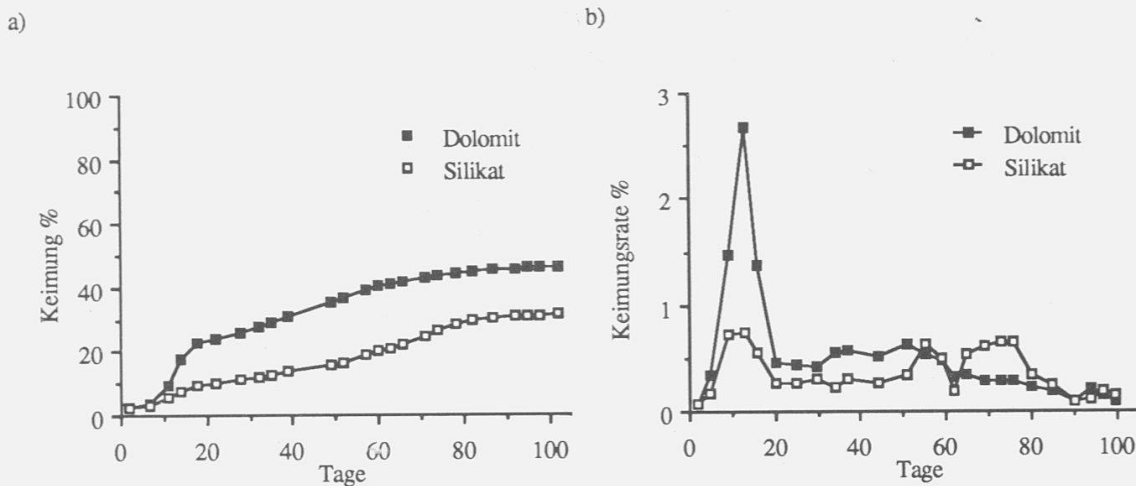


Fig. 16a. Keimung (%) der Samen von Dolomit und Silikat total während einer Versuchszeit von 100 Tagen. Der t_{75} -Wert beträgt für Dolomit 40.4 Tage, für Silikat 68.1 Tage.
Germination (%) of the seeds from dolomite and silicate. Trial duration of 100 days. The t_{75} -value for dolomite is 40.4 days, for silicate 68.1 days.
Fig. 16b. Veränderung der mittleren Keimungsrate pro Tag (%).
Change in the average germination rate per day (%).

Test, $p < 0.001$ für alle Kontrollen). Die Samen von Dolomit keimten gehäuft zu Beginn zwischen dem 9. und 16. Versuchstag, während die Samen von Silikat regelmässiger über die ganze Versuchszeit verteilt keimten (Fig. 16b). Auf die erhöhte Keimung zu Beginn des Versuchs weist auch der tiefere t_{75} -Wert von Dolomit hin. Dieser Wert bezeichnet den Tag, an welchem 75% der insgesamt gekeimten Samen gekeimt haben. In geringem Masse zeigten auch die Samen von Silikat die erhöhte Keimung zwischen dem 9. und 16. Versuchstag. Im Gegensatz zu den Samen von Dolomit wiesen sie aber in der zweiten Versuchshälfte auch noch einmal eine erhöhte Keimung auf. Durch den Keimversuch kann der weibliche reproduktive Erfolg nach obiger Formel berechnet werden. Er beträgt für Dolomit 10.5% und für Silikat 3.7%. Verglichen mit dem weiblichen Fortpflanzungsangebot ergibt sich also theoretisch folgende Anzahl von Keimlingen, die aus der untersuchten Samengeneration stammen: 117 Keimlinge pro Blütenstand von Dolomit und 37 pro Blütenstand von Silikat.

b) Einfluss der Lage der Köpfe

Wie bei der Ermittlung des weiblichen Fortpflanzungsangebotes und der reproduktiven Effizienz, wurde auch für das Keimverhalten der Einfluss der Lage untersucht. Dafür wurden die getesteten Kopfproben nach Lagen sortiert

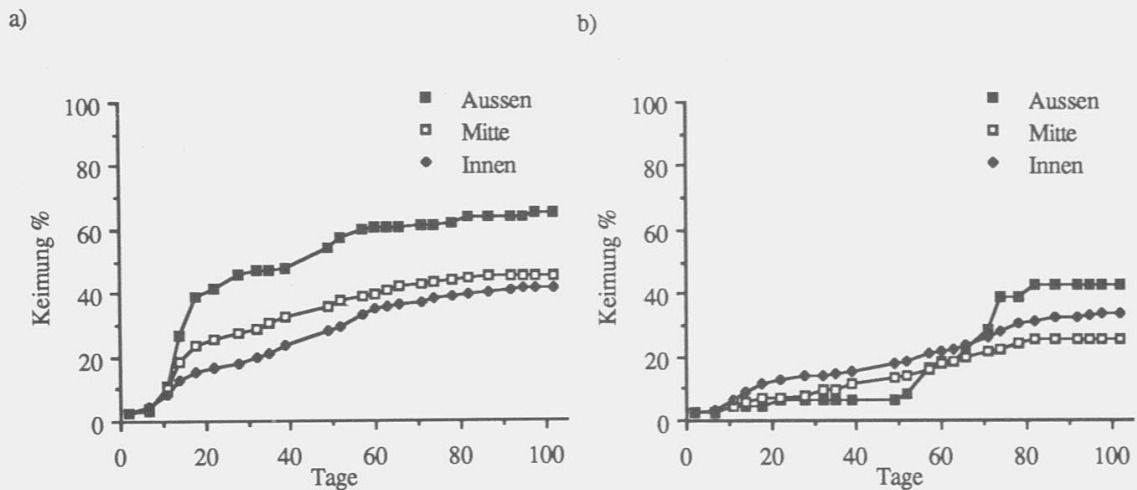


Fig. 17. Keimung (%) der Samen von Dolomit a) und Silikat b) in Abhängigkeit von der Lage der Samen im Blütenstand. Der t_{75} -Wert beträgt für Dolomit aussen 39.7, in der Mitte 43 und innen 53.5. Für Silikat beträgt der t_{75} -Wert aussen 70.2, in der Mitte 65.3 und innen 69.

Germination (%) of the seeds from dolomite a) and silicate b) in relation to the position of the seeds in the inflorescence. For the material from dolomite the t_{75} -value in the external part is 39.7, in the middle part 43 and in the internal part 53.5. For silicate, the corresponding values are 70.2, 65.3 and 69 respectively.

und deren Anzahl gekeimter Samen pro Kontrolltag zusammengezählt. Insgesamt wurden von Dolomit aussen 175 Samen oder 4 Individuen, in der Mitte 625 Samen oder 11 Individuen und innen 525 Samen oder 11 Individuen untersucht. Von Silikat wurden aussen 50 Samen oder 2 Individuen, in der Mitte 375 Samen oder 8 Individuen und innen 675 Samen oder 13 Individuen getestet.

Nach 100 Versuchstagen hatten auf Dolomit aussen 62.3%, in der Mitte 48.9% und innen 39% aller Samen der jeweiligen Lage gekeimt. Für Silikat lauten die entsprechenden Werte 40%, 23.2% und 31.3%.

Für **Dolomit** waren die drei Kurven deutlich getrennt (Fig. 17a). Zwischen dem 10. und dem 20. Versuchstag trennten sie sich, indem die Samen von äusseren Köpfen die höchste Keimungsrate zeigen. Danach verliefen die Kurven mehr oder weniger parallel, d.h. die Zuwachsraten ähnelten sich für alle Lagen. Den gleichen Keimungsverlauf mit der grössten Keimungsrate zwischen dem 9. und 16. Versuchstag zeigten alle drei Lagen von aussen nach innen abgeschwächt (Fig. 18). Damit stimmt auch der von aussen nach innen steigende t_{75} -Wert überein. Vom 12. Versuchstag an unterschieden sich die Keimungskurven der äusseren Samen signifikant von denjenigen der mittle-

ren und der inneren Samen (χ^2 -Test: Aussen-Mitte $p < 0.015$, Aussen-Innen $p < 0.001$). Für die Keimungskurven der mittleren und inneren Samen ergaben sich nur vom 12. bis zum 60. Versuchstag signifikante Unterschiede (χ^2 -Test, $p < 0.035$). Danach unterschieden sie sich nicht mehr.

Für **Silikat** war die Situation weniger eindeutig (Fig. 17b). Die Samen aus Köpfen innerer Lage keimten besser als diejenigen aus Köpfen mittlerer Lage (χ^2 -Test: $p < 0.05$ vom 12. bis zum 60. Versuchstag und vom 72. bis zum 100.

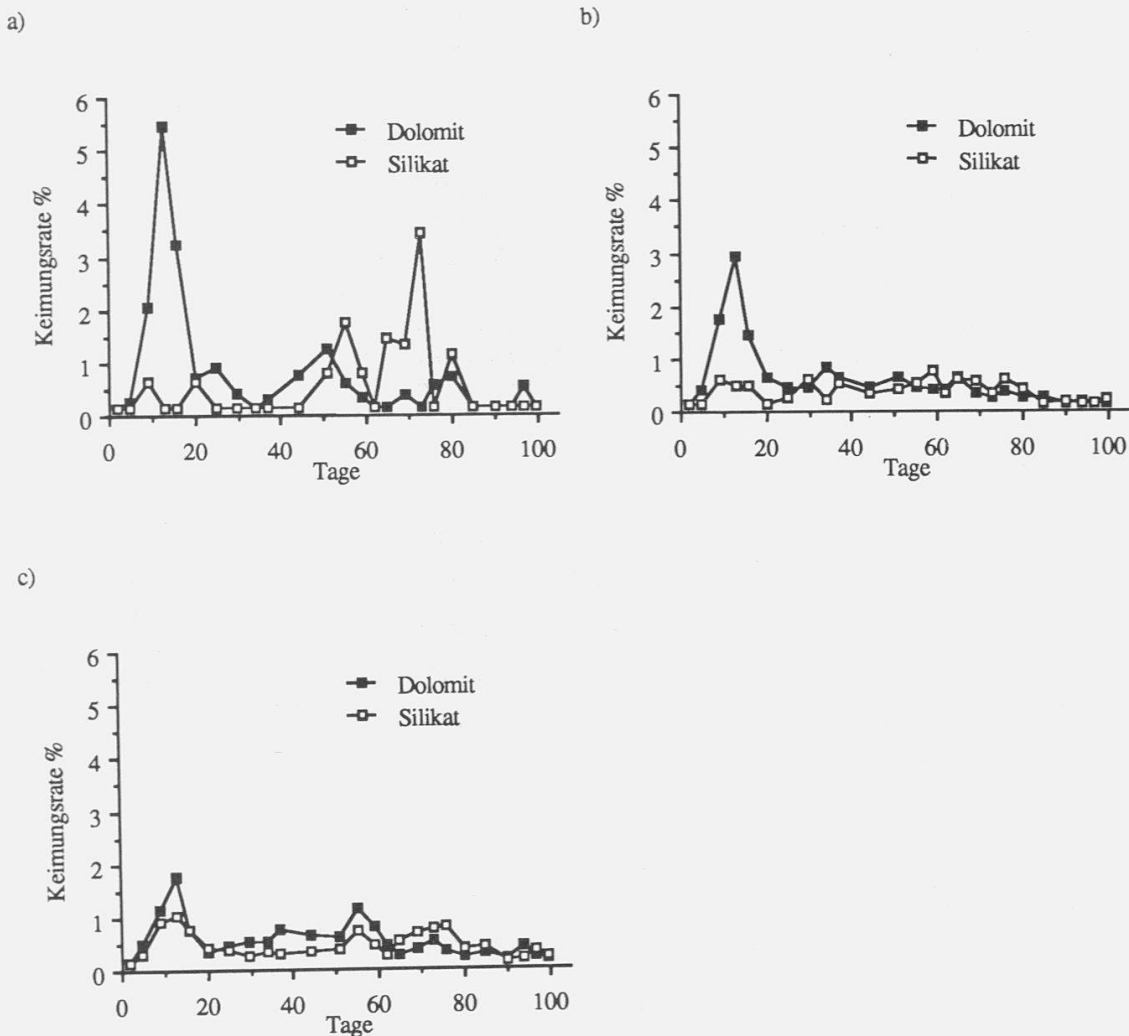


Fig. 18. Veränderung der mittleren Keimungsrate (%) der Keimlinge aus Samen der drei Lagen im Blütenstand.

Change in the average germination rate (%) of seedlings from seeds of the three parts of the inflorescence.

a) äussere Lage - external part, b) mittlere Lage - middle part, c) innere Lage - internal part

Versuchstag). Nach einer leicht höheren Keimungsrate der Samen von inneren Köpfen zwischen dem 9. und 16. Versuchstag verliefen die Keimungskurven der Samen von inneren und mittleren Köpfen sehr ähnlich. Die Samen der Köpfe der äusseren Lage keimten am Anfang sehr schlecht (6% nach 50 Tagen) und erhöhten ihre Keimungsrate in der zweiten Hälfte des Versuchs markant (Fig. 18a), so dass sie bei Versuchsende den höchsten prozentualen Anteil an gekeimten Samen aufwiesen (Fig. 17b). Entsprechend der späten Keimung ist der t_{75} -Wert für aussen am höchsten, für Samen mittlerer Lage im Blütenstand wegen der regelmässigen, fast linearen Keimung am tiefsten. Die Samen äusserer Lage unterschieden sich in ihrer Keimung nicht signifikant von den Samen innerer Lage. Von den Samen mittlerer Lage unterschieden sie sich dagegen vom 72. bis zum 100. Versuchstag signifikant χ^2 -Test, $p < 0.01$ für alle Kontrollen nach dem 72. Versuchstag).

Vergleicht man die Keimung der Samen entsprechender Lage zwischen Dolomit und Silikat, so zeigten sich für alle drei Lagen vom 12. Versuchstag an signifikante Unterschiede (χ^2 -Test: Aussen-Aussen $p < 0.005$, Mitte-Mitte $p < 0.001$, Innen-Innen $p < 0.02$). Die Samen von Dolomit keimten in allen Lagen besser als diejenigen von Silikat.

Der weibliche reproduktive Erfolg wurde auch für die drei Lagen im Blütenstand nach obiger Formel berechnet (Tab. 6). Blütenstände von Silikat haben in allen Lagen einen schlechteren reproduktiven Erfolg als solche von Dolomit. Den besten Fortpflanzungserfolg erzielten Samen der inneren Lage, die auch die grösste reproduktive Effizienz besitzen. Blütenstände von Dolomit dagegen erreichen mit den Samen der mittleren Lage, die die höchste reproduktive Effizienz aufweisen, den grössten reproduktiven Erfolg.

Die angegebene Anzahl Keimlinge pro Blütenstand ist ein berechneter, rein

Tab. 6. Weiblicher reproduktiver Erfolg (\varnothing RS) bei *Cirsium spinosissimum* in Abhängigkeit von der Lage.

*Female reproductive success (\varnothing RS) of *Cirsium spinosissimum* in relation to the position in the inflorescence.*

	Dolomit		Silikat	
Lage	\varnothing RS (%)	Keimlinge pro Blütenstand	\varnothing RS (%)	Keimlinge pro Blütenstand
Aussen	5.8	16.7	0.5	1.2
Mitte	14.9	62.0	1.9	7.0
Innen	9.9	38.8	7.0	27.2

theoretischer Wert. Unter der Voraussetzung, dass der Keimungsprozentsatz im Labor und im Feld ähnlich sind, bildet dieser Wert einen Erwartungswert für das Aufkommen von Keimlingen aus dieser einen untersuchten Samengeneration.

c) Aufkommen von Keimlingen im Feld

Sowohl auf Silikat wie auf Dolomit wurden die ersten Keimlinge anfangs August gebildet (Fig. 19). Auf Dolomit wurden eindeutig mehr Keimlinge gebildet als auf Silikat. Am Ende der Beobachtungszeit anfangs Oktober waren

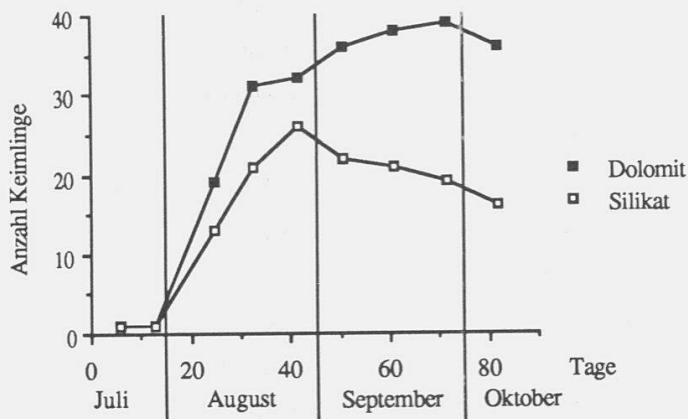


Fig. 19. Anzahl vorhandene Keimlinge pro Kontrolle während der Beobachtungsperiode.
Number of seedlings per census throughout the observation period.

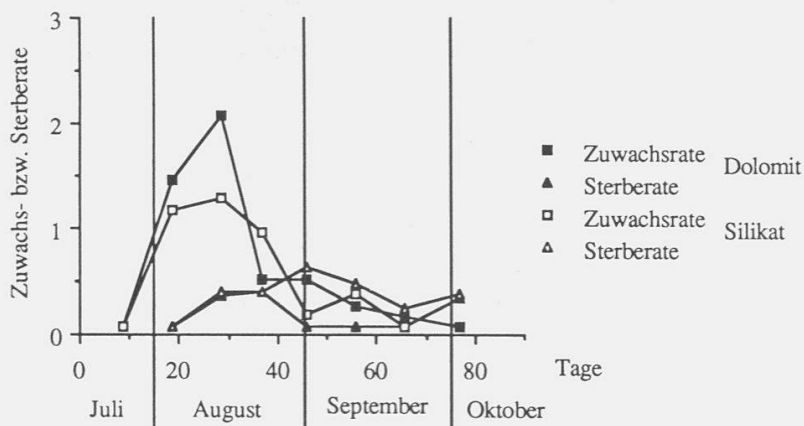


Fig. 20. Zuwachs- bzw. Sterberate der Keimlinge pro Tag während der Beobachtungsperiode. Die Punkte geben die mittlere Rate zwischen zwei Kontrollen an.
Germination and mortality rate of the seedlings per day throughout the observation period. The points correspond to the average rate between two subsequent censuses.

noch 81% der auf Dolomit gebildeten Keimlinge vorhanden, auf Silikat dagegen nur 43%.

Wegen den unterschiedlichen Kontrollabständen wurde die jeweils bei einer Kontrolle protokollierte Anzahl neuer Keimlinge in die mittlere Aufkommensrate pro Tag zwischen zwei Kontrollen umgerechnet (Fig. 20). Diese Raten unterschieden sich hauptsächlich am Anfang für Dolomit und Silikat. Bis Mitte August überstieg die Aufkommensrate auf Dolomit diejenige auf Silikat. Danach näherten sich die beiden Kurven aneinander an, wobei Silikat einen zweiten Gipfel der Aufkommensrate anfangs September aufzuweisen schien. Dies stimmt mit den im Labor in den Keimversuchen gefundenen Ergebnissen überein (Fig. 16b), wo auch ein zweiter Keimungsschub auftrat.

Wie die Anzahl neuer Keimlinge wurde auch die Anzahl abgestorbener Keimlinge pro Kontrolle in die mittlere Sterberate pro Tag zwischen zwei Kontrollen umgerechnet (Fig. 20). Erwartungsgemäss war die Sterberate für Silikat durchwegs grösser als für Dolomit.

4. DISKUSSION

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit tragen zur Erfassung des Wachstums- und Fortpflanzungsverhaltens von *Cirsium spinosissimum* bei.

Da die beiden untersuchten Populationen nicht auf der Stufe der Genets erfasst worden sind, können keine genauen Angaben zu Dichte, Anzahl, Zuwachs und Absterben von Genotypen gemacht werden. Dazu wäre eine Untersuchung markierter Individuen auf einer grösseren Fläche und vor allem über weitere Vegetationsperioden notwendig, da die Veränderungen auf Genetebene bei *Cirsium spinosissimum* sehr langsam vorsichgehen. Von keinem während der Beobachtungszeit 1987 erschienenen Keimling kann man mit Sicherheit sagen, dass er sich erfolgreich etablierte. Umgekehrt starben in den umgegrabenen Untersuchungsflächen von 46 Genets auf Dolomit - ausgewachsene Pflanzen und einzelne Jungpflanzen - und 30 Genets auf Silikat nur 2 bzw. 1 Genet ab. Es scheint, dass die Genetsterblichkeit vor allem während der Keimlings- und Etablierungsphase von Bedeutung ist. Ein hohes Sterblichkeitsrisiko bei Keimlingen und Jungpflanzen scheint bei vielen Arten der alpinen Stufe vorzukommen (vgl. BILLINGS und MOONEY 1968, BLISS 1971, FOSSATI 1980, SCHÜTZ 1988). Das Überlebensmuster für *Cirsium spinosissimum* dürfte einer Kurve vom Deevey-Typ III (DEEVEY 1947) entsprechen. GASSER (1986) beobachtete jedoch für *Biscutella levigata* zwei ver-

schiedene Überlebensmuster, an extremen Standorten ebenfalls Kurven vom Deevey-Typ III, in dichter Vegetation dagegen vom Deevey-Typ II.

Die Entwicklung der Ramets einer klonal wachsenden Pflanze bildet nach HARTNETT und BAZZAZ (1985) ein Mass für die Fitness der Genets. Die Rametdichte in den beiden untersuchten Populationen schien sich gegen Ende der Beobachtungsperiode auf einen mehr oder weniger konstanten Wert einzupendeln - mehr oder weniger konstant vor allem im Vergleich zu den Dichteänderungen zuvor. Bemerkenswert ist dabei, dass die beiden Dichten den gleichen Wert erreichten, obwohl die Bedingungen in den beiden Populationen nicht gleich gewesen sein dürften. Diese gleiche Dichte steht möglicherweise in einem Zusammenhang mit den ähnlichen klimatischen Bedingungen in den beiden Populationen und einer Konkurrenz um Licht und Raum unter den Ramets, die zu einem bestimmten, unter den herrschenden meteorologischen Verhältnissen optimalen Rametabstand und damit zu einer bestimmten Dichte führten. Dies könnte allerdings nur zutreffen, wenn das Ressourcenangebot so gross war, dass es die Rametbildung in dieser Dichte zulies. Erreicht wurde diese Dichte durch unterschiedliche Zuwachs- und Sterberaten in den beiden Populationen auf Dolomit und Silikat.

Der Verlauf der Rametdichten der beiden Populationen während der Beobachtungsperiode zeigt grosse Ähnlichkeit mit demjenigen in einer experimentellen Untersuchung von KAYS und HARPER (1974). Diese Autoren stellten fest, dass sich die Genet- und die Tillerdichte bei *Lolium perenne* unabhängig voneinander veränderten. Während sich die Genetdichten nach dem "-3/2 power law" (YODA et al. 1963) reduzierten, näherten sich die Tillerdichten unabhängig von der Ausgangstillerdichte und unabhängig von der Genetdichte einem gemeinsamen Wert. Diese gemeinsame Tillerdichte war nur von der Lichtintensität abhängig. Dass sich Genet- und Rametdichte unabhängig voneinander verändern, zeigten auch LANGER et al. (1964) in ihren Untersuchungen mit *Phleum pratense* und *Festuca pratensis* und HARTNETT und BAZZAZ (1985) mit *Solidago canadensis*.

Im Gegensatz zu *Lolium perenne* veränderte sich die Genetdichte bei *Cirsium spinosissimum* kaum. Sie hat sich wahrscheinlich seit der ersten Besiedlung der beiden Stellen stabilisiert.

KAYS und HARPER (1974) massen während der ganzen Versuchsdauer eine konstante Zunahme des mittleren Rametgewichts. Betrachtet man die Blattanzahl und den Durchmesser eines Ramets von *Cirsium spinosissimum*, so nahmen die Ramets sowohl auf Dolomit wie auf Silikat während der ganzen Beobachtungsperiode an Grösse zu. Die Blätterzuwachs- und -sterberaten pro

Ramet waren für einen Ramet von Silikat höher, was auf einen höheren Blattumsatz hinweist als auf Dolomit. Trotzdem waren aber immer mehr grüne Blätter pro Ramet auf Silikat vorhanden als auf Dolomit.

Das niedrigere Alter der Ramets von Silikat stand in Zusammenhang mit der höheren Rametsterberate, wobei für die Altersdifferenz zwischen Dolomit und Silikat die Sterberatendifferenz verantwortlich war. Die Altersgruppen 6-8 erlitten eine ähnliche Sterberate auf Dolomit und Silikat und entsprechend der geringen Differenz zwischen den Sterberaten war auch die Altersdifferenz geringer. In beiden Populationen schienen früher erschienene Ramets von einer höheren Sterberate betroffen zu sein als später entstandene.

Die vegetative Fortpflanzung durch stufenweises Absterben von Verbindungsgeweben ist für zahlreiche Stauden mit oberirdischen Ausläufern und Kriechsprossen bzw. unterirdischen Rhizomen bekannt. Voraussetzung für diese vegetative Fortpflanzung ist nach HARTMANN (1959) die Fähigkeit zur Bildung von sprossbürtigen Wurzeln, die ein Weiterleben des abgetrennten Teils ermöglichen. Für *Cirsium spinosissimum* konnte mehrheitlich diese Wurzelbildung beobachtet werden, eine Hauptwurzel wurde nur selten und vor allem bei kleineren, möglicherweise jüngeren Individuen gefunden. Dies stimmt mit den Beobachtungen von HARTMANN (1957) überein. Sehr viele Hochgebirgspflanzen weisen eine mehr oder weniger ausgeprägte, sprossbürtige Wurzelbildung und damit die Fähigkeit zur vegetativen Fortpflanzung auf, sowohl durch mechanische Einwirkung wie auch durch Absterben der Verbindungsgewebe. Letzteres scheint jedoch bei manchen alpinen Arten mit unterirdischen Kriechsprossen bzw. Rhizomen weniger häufig zu sein als die Trennung durch Bodenbewegungen, da viele dieser unterirdischen Sprosse sehr lange Lebenszeiten zu haben scheinen, wie z.B. bei *Trisetum distichophyllum* und *Doronicum grandiflorum* (HARTMANN 1959). Für *Doronicum grandiflorum* ist aber ein Absterben des im gleichen Jahr gebildeten Rhizomabschnitts nach 10-20 Jahren bekannt (HARTMANN 1957, 1959). Eine Fragmentation der Individuen von *Cirsium spinosissimum* durch natürliches Absterben der Rhizomverbindungen (Selbstklonierung nach URBANSKA in Vorb.) kann also als durchaus mögliches Entwicklungsmuster betrachtet werden, auch wenn sie wahrscheinlich relativ selten auftritt im Vergleich zur Fragmentation durch mechanische Kräfte (erzwungene Klonierung, URBANSKA in Vorb.). HARTMANN fand bei *Doronicum grandiflorum* infolge mechanischer Beanspruchung entstandene Bruchnarben an Verzweigungsstellen des Rhizoms, die auf den ehemaligen Zusammenhang nun isolierter Individuen hingen. Solche Bruchnarben wurden bei *Cirsium spinosissimum* nicht gefun-

den, dafür aber vertiefte, löcherartige Stellen, die als Ansatzpunkte ehemals vorhandener Verbindungen zwischen Rhizomen interpretiert wurden.

Das weibliche Fortpflanzungsangebot wird durch die Anzahl Samenanlagen pro Gynoeceum und durch die Anzahl Blüten pro Individuum bestimmt (URBANSKA 1989). Eine Blüte von *Cirsium spinosissimum* besitzt ein dimeres Gynoeceum mit einer einfächerigen Ovarhöhle, die eine Samenanlage enthält. Da ein Ramet von *Cirsium spinosissimum* immer nur einen Blütenstengel bildet, ist die Variation des weiblichen Fortpflanzungsangebots pro Blütenstand einzig durch die Anzahl gebildeter Blüten beeinflusst. Diese Blütenanzahl ihrerseits wird auf zwei Ebenen bestimmt durch die Anzahl der Köpfe pro Blütenstand und durch die Anzahl der Blüten pro Kopf. Letztere variiert wie hier aufgezeigt in Abhängigkeit von der Lage des Kopfes im Blütenstand. Die hier angeführten Bemerkungen gelten nur für einzelne Blütenstände. Das weibliche Fortpflanzungsangebot pro Individuum ist zusätzlich abhängig von der Anzahl gebildeter Blütenstände und variiert in Abhängigkeit von der Individuengrösse.

Die Blütenstände von *Cirsium spinosissimum* auf Silikat besaßen eine geringere weibliche reproduktive Effizienz als diejenigen auf Dolomit. Dieser Nachteil schien auf Individuenebene durch eine grössere Anzahl Blütenstände pro Individuum und auf Populationsebene durch einen grösseren Anteil von Pflanzen mit Blütenständen ausgeglichen zu werden. Auf der Stufe der Individuen gelang dieser Ausgleich nur grossen Pflanzen in Bezug auf das Fortpflanzungsangebot und die totale Anzahl Samen, wo grosse Pflanzen auf Silikat höhere Anzahlen produzierten als grosse Pflanzen auf Dolomit. Die Anzahl fertiler Samen und die reproduktive Effizienz konnten nicht ausgeglichen werden. Auf der Stufe der Population erreichte die Population von Silikat durch einen grösseren Anteil von Individuen mit Blütenständen zwar total ein grösseres Fortpflanzungsangebot als die Population auf Dolomit, aber auch auf dieser Ebene blieb die Anzahl fertiler Samen und die reproduktive Effizienz geringer als in der Population auf Dolomit.

Die weibliche reproduktive Effizienz ist insofern vom weiblichen Fortpflanzungsangebot und damit von der Anzahl Samenanlagen bzw. Blüten abhängig, als das weibliche Fortpflanzungsangebot die maximal mögliche Anzahl Samen bestimmt. Oft entwickelt sich aber nur ein Teil der Samenanlagen zu Samen. Die Gründe für eine reduzierte weibliche reproduktive Effizienz scheinen hauptsächlich ökologischer Natur zu sein, während die männliche reproduktive Effizienz mehrheitlich von genetischen Faktoren bestimmt wird (URBANSKA 1989). Im Fall von *Cirsium spinosissimum* sind wahrscheinlich

die meteorologischen Bedingungen während der Samenreifung, die Stärke des Befalls der Blütenstände durch den Rüsselkäfer *Larinus sturnus* und der Zustand bzw. eventuell noch die Grösse der Mutterpflanze entscheidend. Ob letzteres zutrifft, müsste allerdings noch abgeklärt werden. Nach Angaben von BOSTOCK und BENTON (1979), die das Fortpflanzungsverhalten von fünf ausdauernden, nicht-alpinen, häufigen Arten der *Compositae* untersuchten, kann die weibliche reproduktive Effizienz berechnet werden. Sie beträgt für die fünf Arten *Achillea millefolium*, *Artemisia vulgaris*, *Cirsium arvense*, *Taraxacum officinale* und *Tussilago farfara* 54, 28, 44, 98 bzw. 53%, im Gegensatz zu 24 bzw. 13% für *Cirsium spinosissimum*. Mindestens zum Teil dürften diese Unterschiede auf die härteren klimatischen Bedingungen für die alpine Art *Cirsium spinosissimum* zurückzuführen sein.

Die Produktion von weitaus mehr Blüten bzw. Samenanlagen pro Individuum als je Samen gebildet werden können, ist aber nicht nur eine Folge der Umweltbedingungen, sondern zeigt auch biologische Aspekte. Es wird angenommen, dass ein Blütenstand unter anderem eine gewisse Grösse aufweisen muss, um Bestäuber anzulocken (z.B. WYATT 1980, SILVERTOWN 1982). Die Bildung vieler Blüten kann also in einem Zusammenhang mit der Anlockung von Bestäubern stehen. Eine zweite Erklärung für eine grosse Blütenproduktion ist, dass Blüten, die bestäubt werden, deren Samenanlagen sich aber nicht weiterentwickeln, die Funktion von Pollenproduzenten haben. Der weibliche Teil solcher Blüten ist überflüssig, sie sind funktionell männlich und dienen der Bildung und Verbreitung von Pollen. Durch diese erhöhte Pollenproduktion kann ein Individuum seinen genetischen Beitrag an die nächste Generation erhöhen, ohne die Kosten der Samenbildung tragen zu müssen. Dieses Verhalten wird "Pollen donor strategie" genannt (JANZEN 1977). In beiden Fällen wird angenommen, dass die Pflanzen physiologisch unfähig sind, alle bestäubten Samenanlagen weiterzuentwickeln. Nachdem die zusätzlichen Blüten Bestäuber angelockt und/oder ihren Pollen freigelassen haben, werden sie in ihrer Entwicklung unterbrochen. Beispiele für Pflanzen mit einem sehr geringen Samen/Blüten-Verhältnis bilden einige Arten der Gattung *Asclepias*, die von verschiedenen Autoren untersucht wurden (WILLSON und RATHCKE 1974, WYATT 1976, WILLSON und PRICE 1977). Beide Erklärungen könnten auch für die relativ tiefe reproduktive Effizienz bzw. für die hohe Anzahl nicht weiterentwickelter Samenanlagen bei *Cirsium spinosissimum* von Bedeutung sein, wobei aber in weiteren Untersuchungen insbesondere das Verhalten der Bestäuber abgeklärt werden müsste.

Das Fortpflanzungsangebot, die totale Anzahl Samen, die Anzahl fertiler Sa-

men und die reproduktive Effizienz nahmen für Blütenstände von *Cirsium spinosissimum* sowohl auf Dolomit wie auf Silikat von aussen nach innen, vom Blütenstandrand zur Blütenstandspitze, zu. Vor allem in der inneren Lage zeigte sich der Einfluss des Befalls durch den Rüsselkäfer *Larinus sturnus*, der aber auch als einer der Bestäuber in Frage kommt. Der Befall schien in der Population von Dolomit stärker zu sein als in derjenigen von Silikat. Die Zunahme der Anzahl Samenanlagen bzw. Samen von aussen nach innen in einem Blütenstand von *Cirsium spinosissimum* war durch Aufbau und Entwicklung des Blütenstandes beeinflusst. Die obersten und damit innersten Köpfe in einem Blütenstand waren bis Ende der Vegetationszeit stärker entwickelt als untere, äussere Köpfe. Unter den inneren Köpfen gab es mehr Köpfe mit Samen bzw. mit fertilen Samen und weniger geschlossene Köpfe. Die oberen Köpfe wurden auch als erste von den Hüllblättern freigegeben und blühten meistens zuerst auf. Untere, randständige Köpfe wurden erst später exponiert. Insgesamt schienen die zentralen Köpfe gegenüber den Seitenköpfen in ihrer Entwicklung bevorzugt zu werden. Die Zunahme der fertilen Samen von aussen nach innen stand in keinem Zusammenhang mit dem Anteil befruchteter Samenanlagen pro Lage im Blütenstand bzw. pro Kopf und damit mit der Befruchtungswahrscheinlichkeit. Da keine Untersuchungen über das Fortpflanzungsverhalten durchgeführt wurden, kann nicht gesagt werden, ob die Art selbstkompatibel ist oder Fremdbestäubung für eine erfolgreiche Samenproduktion benötigt. Unter der Annahme, dass eine Befruchtung mit Pollen eines anderen Individuums zur Bildung eines Samens führt, nahm die Befruchtungswahrscheinlichkeit für die Population auf Dolomit von aussen nach innen ab und für die Population auf Silikat von aussen nach innen zu. Der Anteil fertiler Samen am Total der Samen nahm aber auf beiden Populationen zu, auf Dolomit allerdings weniger stark als auf Silikat.

Auf der Stufe der Köpfe eines Blütenstandes von *Cirsium spinosissimum* nahmen das Fortpflanzungsangebot und die totale Anzahl Samen auf Dolomit und Silikat von aussen nach innen ab, die Anzahl fertiler Samen und die reproduktive Effizienz dagegen zu. Innere Köpfe besaßen also im Verhältnis zu ihrem geringeren Samenanlagenangebot einen grösseren Anteil an fertilen Samen als äussere Köpfe. Auch hier zeigten sich die Folgen des Befalls durch den Rüsselkäfer *Larinus sturnus* vor allem bei inneren Köpfen und stärker für Individuen von Dolomit.

Je mehr Blüten bzw. Ovarien bzw. Samenanlagen ein Kopf von *Cirsium spinosissimum* enthielt, desto geringer war der Anteil fertiler Samen. Hier könnte der Effekt der Ovarienkonkurrenz, der von WYATT (1980) beschrieben

wurde, eine Rolle gespielt haben. Dieser betraf vor allem die äusseren Köpfe, die damit im Sinne JANZENS (1977) mehr die Funktion der Pollenproduktion statt der Samenbildung übernahmen. WYATT (1980) ist einer der wenigen Autoren, die sich mit dem Einfluss von Variationen in Blütenanzahl und -anordnung auf die Frucht- und Samenbildung befassten. In Bestäubungsexperimenten mit *Asclepias tuberosa* stellte er fest, dass die frühe Konkurrenz zwischen den Ovarien innerhalb einer Dolde ausschlaggebend zu sein schien für die Höhe des Prozentsatzes von Blüten, die Früchte bildeten. Die Konkurrenz war um so grösser je mehr Ovarien eine Dolde enthielt. Die Effekte der Konkurrenz wurden noch verstärkt, wenn alle Bestäubungen gleichzeitig stattfanden.

WYATT (1980) machte ausserdem die Beobachtung, dass die Lage der Dolde im Blütenstand die Fruchtbildung beeinflusste: Zentrale Dolden hatten die grösste Fruchtbildungswahrscheinlichkeit, terminale die geringste. WYATT betrachtete dies als Bestätigung der Hypothese, dass Dolden, die näher bei der Ressourcenquelle liegen, eine höhere Fruchtbildungswahrscheinlichkeit zeigen sollten. Zwar wiesen auch die Köpfe von *Cirsium spinosissimum* eine von der Lage abhängige Fruchtbildung bzw. weibliche Effizienz auf, aber diese lässt sich nicht aufgrund der Nähe zur Ressourcenquelle erklären, da die innersten, obersten Köpfe die grösste Fruchtbildungswahrscheinlichkeit hatten, die am weitesten von der Ressourcenquelle (Blütenstengel) entfernt waren. Wie bereits erwähnt, schien *Cirsium spinosissimum* die endständigen Köpfe im Blütenstand zu fördern. Ob aber diese Förderung der inneren Köpfe oder die geringere Konkurrenz unter den Ovarien der inneren Köpfe entscheidender war für die höhere weibliche reproduktive Effizienz im Vergleich zu den äusseren Köpfen, lässt sich aufgrund der gemachten Untersuchungen nicht sagen. Beide Faktoren scheinen sinnvoll in der Minderung des durch den Rüsselkäfer *Larinus sturnus* verursachten Schadens, indem sie die Samenbildung in der Hauptbefallszone deutlich erhöhen und so eine gewisse Kompensation des Befalls erlauben. Positiv wirkte sich auch aus, dass ein innerer Kopf weniger Blüten enthielt und das Total der Samenanlagen und damit der potentiellen Samen innen auf mehr Köpfe verteilt war als aussen. Die Larve des Rüsselkäfers *Larinus sturnus* befiel nicht einzelne Blüten, sondern ganze Köpfe. Der Befall eines inneren Kopfes war also möglicherweise wegen seines geringeren Fortpflanzungsangebotes und wegen seinen vielen Nachbarköpfen mit Samenanlagen bzw. Samen weniger gravierend. Es scheint also, dass die Anordnung der Blüten an der Blütenstandspitze eine Verteilung des Befallsrisikos widerspiegelt. Zur Bewertung dieser Interpreta-

tion müsste mehr über das Verhalten des Rüsselkäfers bekannt sein. Was aber bereits gesagt werden kann ist, dass in der inneren Lage eines Blütenstandes befallene und nicht befallene Köpfe in direkter Nachbarschaft stehen konnten. Die Larve schien demnach nicht herumzuwandern und damit viele Köpfe zu beschädigen, sondern mehr oder weniger stationär zu bleiben, so dass der Schaden deutlich begrenzt blieb. Eine ähnliche Beziehung zwischen Bestäuber und Pflanze wurde bei der *Yucca whipplei* und der Motte *Tegeticula maculata* gefunden (POWELL und MACKIE 1966). Diese *Yucca*-Art ist für ihre Bestäubung exklusiv auf die genannte Motte angewiesen. Die Motte legt ihre Eier in die Ovarien der *Y. whipplei* und bestäubt dabei die Blüten. Die Larven ernähren sich von den entstehenden Samen, die Pflanze verliert aber trotzdem im Durchschnitt nur 14% der Samenanlagen, was offenbar ein tragbarer Schaden für sie ist. Es scheint, dass *Yucca whipplei* und *Tegeticula maculata* sich gegenseitig aneinander angepasst haben.

Viele alpine Arten zeigen eine grosse Variabilität im Keimverhalten wie zahlreiche Arbeiten belegen (FOSSATI 1980, WEILENMANN 1980, 1981, ZUUR-ISLER 1981, 1982, DICKENMANN 1982, SCHÜTZ 1983, 1988, GASSER 1986, URBANSKA und SCHÜTZ 1986).

Nach SCHÜTZ (1988), der das Keimverhalten zahlreicher alpiner Arten untersucht hat, gehört *Cirsium spinosissimum* zur Gruppe der schlecht und langsam keimenden Arten. Diese Einordnung kann durch die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit bestätigt werden. Der Anteil gekeimter Samen war aber mit 44% bzw. 29% eindeutig höher. Für diese Abweichung gibt es wahrscheinlich mehrere Gründe, deren Wichtigkeit nicht abgeschätzt werden kann. Vergleicht man das Keimverhalten von Samen, die in verschiedenen Jahren aber immer von der gleichen Population geerntet wurden, so fand SCHÜTZ teilweise signifikante Unterschiede (vgl. auch FOSSATI 1980). Dies zeigt die wichtige Rolle, die die meteorologischen Bedingungen und der Zustand der Mutterpflanze während der Samenbildungsphase spielen (URBANSKA und SCHÜTZ 1986, URBANSKA et al. 1988). Die in der vorliegenden Arbeit untersuchten Samen entstammten aber nicht nur einem anderen Erntejahr als die von SCHÜTZ untersuchten Samen, sondern auch verschiedenen Populationen und zum Teil verschiedenen Substraten, was ebenfalls zum unterschiedlichen Keimverhalten beigetragen haben könnte. Gerade in der vorliegenden Arbeit wurden ja auch intraspezifische Unterschiede in der Keimungsrate zwischen zwei Populationen auf zwei verschiedenen Substraten gefunden.

Die von SCHÜTZ untersuchten Samen von *Cirsium spinosissimum* waren 2-3 Monate alt, die hier untersuchten ca. 6 Monate. Bereits eine Lagerung von 6-

15 Monaten in getrocknetem Zustand im Kühlschrank kann aber zu einer Verbesserung des Keimverhaltens führen, besonders bei Arten der Familie der *Compositae* (FOSSATI 1980, WEILENMANN 1981, SCHÜTZ 1988). Dieses Verhalten dürfte auf eine angeborene Keimruhe von eher kurzer Dauer zurückzuführen sein.

Die hier gefundenen Unterschiede zwischen den beiden Populationen dürften nicht nur umweltbedingt, sondern auch genetisch bedingt sein, da die Unterschiede unter kontrollierten Bedingungen für ähnlich ausgebildete Samen nachgewiesen wurden. Diese intraspezifische Differenzierung dürfte allerdings nicht allein durch das Substrat beeinflusst sein, da sich die Standorte noch in weiteren, wichtigen Eigenschaften unterscheiden und sich nicht direkt vergleichen lassen.

Der weibliche reproduktive Erfolg ist abhängig von der reproduktiven Effizienz und vom Keimungsprozentsatz. Blütenstände von Silikat besitzen eine geringere reproduktive Effizienz als Blütenstände von Dolomit und der kleinere Keimungsprozentsatz der Samen von Silikat reduziert den potentiellen reproduktiven Erfolg noch mehr. Um einen möglichst hohen reproduktiven Erfolg zu erreichen, müssten die Keimungsprozentsätze der inneren Samen von Silikat bzw. der mittleren Samen von Dolomit, die den grössten Anteil an der totalen Anzahl fertiler Samen ausmachen, am höchsten sein. Dies traf aber für beide Populationen nicht zu. Äussere Samen keimten in beiden Fällen am besten. Jedenfalls schien sowohl auf Dolomit wie auf Silikat die Keimfähigkeit der Samen von der Lage des Bildungsortes im Blütenstand abhängig zu sein. Aufschlussreich wären hier Keimversuche mit nach Lage getrennten Samen im Feld.

Beobachtungen zum Keimlingsaufkommen im Feld sind nur beschränkt mit Labordaten vergleichbar. Im Feld sind die Anteile von gekeimten Samen bzw. abgestorbenen Keimlingen grösser als die aufgenommenen Daten (SARUKHÁN und HARPER 1973). Ein weiteres Problem bei Felduntersuchungen in natürlichen Populationen bildet die Samenbank im Boden. Die in einem Sommer beobachteten Keimlinge gehören möglicherweise verschiedenen Generationen an. Allerdings lässt die rasche und teilweise starke Verpilzung der nährstoffreichen Samen von *Cirsium spinosissimum*, zum Teil schon im Blütenstand und während dem Keimversuch, eine verminderte Langlebigkeit vermuten. Es wäre jedoch wichtig, diese Vermutungen durch Felduntersuchungen zu überprüfen.

Wie im Keimversuch zeigten auch im Feld die Samen von Dolomit einen höheren Keimungsprozentsatz als die Samen von Silikat. Keimlinge erschienen

in beiden Populationen während der ganzen Vegetationsperiode, direkt nach der Schneeschmelze aber am meisten. Dies entspricht dem Keimverhalten von *Biscutella levigata* im Feld (GASSER 1986).

Die Resultate der vorliegenden Arbeit liefern zwar keine direkten Angaben zur Ressourcenaufteilung und zum Fortpflanzungsaufwand bei *Cirsium spinosissimum*. Trotzdem finden sich einige Hinweise. Das weibliche Fortpflanzungsangebot, die reproduktive Effizienz und der reproduktive Erfolg waren für Blütenstände von Dolomit grösser als für solche von Silikat. Umgekehrt waren für die Blütenstände von Silikat die Blattanzahl pro Ramet, der Rametdurchmesser und die Rametdichte grösser als für Blütenstände von Dolomit. Wenn die Kosten pro Samengewicht bzw. pro Blattfläche ähnlich hoch waren sowohl auf Dolomit wie auf Silikat, so schienen Individuen auf Dolomit mehr Ressourcen für die Samenbildung aufzuwenden, Individuen auf Silikat mehr für das klonale Wachstum. Dazu müssen allerdings noch einige Einschränkungen gemacht werden. Grosse Pflanzen auf Silikat produzierten deutlich mehr Blütenstände pro Individuum als grosse Pflanzen auf Dolomit. Diese grössere Anzahl Blütenstände reichte aus, um das niedrigere Samenanlagenangebot pro Blütenstand auszugleichen und sogar ein höheres Samenanlagenangebot pro Individuum zu erreichen als eine entsprechende Pflanze auf Dolomit. Die reproduktive Effizienz und der reproduktive Erfolg konnten aber nicht ausgeglichen werden. Die Bildung und Erhaltung von Ramets verursacht Respirationskosten, gleichzeitig liefern die Ramets aber auch Assimilationsprodukte. Die gesamte, assimilierende Blattfläche eines grossen Individuums auf Silikat dürfte grösser gewesen sein als auf Dolomit, was möglicherweise für die Bildung einer höheren Anzahl Blütenstände eine Rolle spielte.

Die Differenzen im Aufwand für die Samenbildung bzw. für das klonale Wachstum sagen nichts aus über das totale Ressourcenbudget und über die absolut aufgewendeten Ressourcen. Zwar verbrauchte die Population auf Dolomit mehr Ressourcen für die Samenbildung und weniger für das klonale Wachstum im Vergleich zur Population auf Silikat, aber ob sie auch in absoluten Zahlen mehr für die Samenbildung aufwendet, lässt sich nicht sagen. Man darf also hier nur zwischen den Populationen vergleichen, nicht aber innerhalb einer Population. Die Kosten zur Bildung eines Samens bzw. eines Ramets sind unterschiedlich und die Effizienz in der Energienutzung ist verschieden, indem neu produzierte Ramets mehr Ressourcen erwerben und weiterwachsen können (vgl. BAZZAZ und REEKIE 1985). Aus den gleichen Gründen muss auch das totale Ressourcenbudget wie auch die entscheidende

Ressourcenkombination ("currency of allocation") für Dolomit und Silikat nicht gleich sein (vgl. BAZZAZ und REEKIE 1985).

Die Korrelation zwischen Samenbildung und klonalem Wachstum entfällt, wenn die beiden Vorgänge durch verschiedene Ressourcen limitiert werden (WILLSON 1983).

Es kann lediglich gesagt werden, dass das Ressourcenangebot bei *Cirsium spinosissimum* eine Rolle zu spielen scheint, indem ein gewisser Abtausch zwischen Fortpflanzung durch Samen und klonalem Wachstum stattfindet, und dass die Aufteilung der Ressourcen in jeder Population abgestimmt auf die lokalen Verhältnisse erfolgt. Die Rekrutierung neuer Populationsangehöriger scheint für beide Populationen mehrheitlich auf sexuellem Weg über die Samenbildung und seltener über die Fragmentation einer Pflanze abzulaufen, wobei in weiteren Untersuchungen abgeklärt werden müsste, unter welchen Bedingungen eine Fragmentation eintritt.

Die vorliegende Arbeit befasst sich ausschliesslich mit der weiblichen Funktion. Es wäre sehr wünschenswert, die bereits durchgeführten Untersuchungen durch weitere Beobachtungen zu ergänzen, wobei männliche Fortpflanzungsstrategien von besonderem Interesse wären. Dadurch würden die Informationen über das Verhalten von *Cirsium spinosissimum* einen weiteren, wichtigen Beitrag zur besseren Kenntnis der Fortpflanzung durch Samen leisten. Diese Kenntnis ist für das Verstehen der Struktur und der Dynamik von Ökosystemen unerlässlich.

ZUSAMMENFASSUNG

Räumliche und zeitliche Aspekte des Rametwachstums und der Fortpflanzung durch Samen wurden bei der alpinen Art *Cirsium spinosissimum* in zwei natürlichen Populationen auf Dolomit- bzw. Silikatgesteinsunterlage untersucht. Zur Ermittlung von Angaben zur Fortpflanzung durch Samen wurden Blütenstände von *Cirsium spinosissimum* auf ihr Samenanlagenangebot und ihre Samenproduktion hin untersucht. Die geernteten Samen wurden in einer Versuchsserie auf ihre Keimung getestet.

Trotz unterschiedlicher Zuwachs- und Sterberaten erreichten die Individuen in beiden Populationen gegen Ende der Vegetationsperiode sehr ähnliche Rametdichten. Dies wird auf eine Konkurrenz der Ramets um Licht und Raum unter ähnlichen, klimatischen Bedingungen zurückgeführt. Während der gesamten Vegetationszeit nahm der Durchmesser der Ramets zu. Der Blattumsatz war in der Population von Silikat grösser. Die Ausgrabung der Rhizome lieferte Hinweise dafür, dass sich die Pflanzen von *Cirsium spinosissimum* durch spontane Fragmentation vegetativ fortpflanzen können. Die Anzahl produzierter Blütenstände variierte zwischen den beiden Populationen und zwischen Pflanzen unterschiedlicher Grösse. Kleine Individuen produzierten im Verhältnis zu ihrer Fläche mehr Blüten-

stände als grosse, wobei offen bleibt, ob sich das Samenanlagen- bzw. Samenangebot pro Blütenstand unterschied.

Zur Erfassung der Fortpflanzung durch Samen wurde das Konzept von URBANSKA (1989) akzeptiert, das auf der während verschiedenen Fortpflanzungsphasen erfolgenden Zählung von strategischen Einheiten basiert. Die weiblichen Erfassungsstufen sind 1. das weibliche Fortpflanzungsangebot = das Angebot an Samenanlagen, 2. die weibliche reproduktive Effizienz = der Anteil fertiler Samen am Total der Samenanlagen und 3. der weibliche reproduktive Erfolg = die Anzahl neuer Individuen, ausgedrückt durch das Produkt des Keimungsprozentsatzes und der weiblichen reproduktiven Effizienz. Die drei Fortpflanzungsparameter waren bei *Cirsium spinosissimum* von der Lage der Samenanlagen im Blütenstand abhängig, wobei sich für den gesamten Blütenstand und die einzelnen Köpfe unterschiedliche Tendenzen ergaben.

Die Samen von *Cirsium spinosissimum* keimten langsam und nicht sehr gut. Diejenigen von Dolomit keimten besser als Samen von Silikat sowohl im Labor wie im Feld. Unterschiede zeigten sich auch zwischen den verschiedenen Lagen im Blütenstand.

Obwohl die Ressourcenaufteilung und der Fortpflanzungsaufwand nicht direkt untersucht wurden, liefert die vorliegende Arbeit einige Hinweise. Die Wachstums- und Fortpflanzungsvorgänge schienen in den beiden Populationen leicht unterschiedlich, abgestimmt auf die lokalen Verhältnisse zu erfolgen. Im Vergleich der Populationen zeigte sich ein gewisser Abtausch zwischen der Fortpflanzung durch Samen und dem klonalen Wachstum. Die Rekrutierung neuer Individuen dürfte aber in beiden Populationen hauptsächlich durch die Samenbildung, selten durch die Fragmentation einer Pflanze geschehen.

SUMMARY

The ramet growth and the reproduction by seed were investigated for two natural populations for the alpine plant *Cirsium spinosissimum*. One of the populations grew on dolomite, the other on silicate soil. The production of ovules and seeds was estimated by counting the amounts produced in a number of flower heads. The harvested seeds were used in a series of experiments to study their germination.

In spite of different growth and death rates the individuals reached very similar ramet densities in both populations towards the end of the growing season. This is thought to be the result of a competition between the ramets for light and space under similar climatic conditions. During the whole growing season the diameter of the ramets increased. The leaf turnover was higher in the population on silicate. The excavation of the rhizomes gave some indications that the plants of *Cirsium spinosissimum* can reproduce vegetatively by spontaneous fragmentation. The number of produced flower heads varied between the two populations and between plants of different size. The small individuals produced more inflorescences in relation to their size than the larger ones. It remains open whether the number of ovules or seeds per head differed between small and large plants.

URBANSKA's concept (1989) was adopted to record the reproduction by seed. It is based on counting strategic units at several reproductive stages. The female stages are 1) the female reproductive offer = the number of ovules, 2) the female reproductive efficiency = number of fertile seeds at dispersal relative to the female reproductive offer and 3) the female reproductive success = number of new individuals, expressed by the multiplication of the female reproductive efficiency and the percentage of germinated seeds. The three reproductive parameters depended on the position of the ovules in the head. The whole inflorescences and the separate capitula showed different trends.

The seeds of *Cirsium spinosissimum* germinated slowly and not very well. The ones from dolomite germinated better than the seeds from silicate, both in the laboratory and under natural conditions. Differences also occurred for different positions in the flower head.

Although the resource allocation and the reproductive effort were not directly studied, the present paper gives some indications. The growth and the reproductive processes varied little between the two populations and seemed to show an adjustment to the local conditions. By comparing the two populations a certain trade-off was found between the reproduction by seed and the clonal growth. But in both populations the recruitment of new individuals probably happens mainly by the production of seeds and only rarely by the fragmentation of a clone.

LITERATUR

- ABRAHAMSON W.G. and CASWELL H., 1982: On the competitive allocation of biomass, energy and nutrients in plants. *Ecology* 63, 982-991.
- BAZZAZ F.A. and REEKIE E.G., 1985: The meaning and measurements of reproductive effort in plants. In: WHITE J. (ed.), *Studies on plant demography: A Festschrift for John L. Harper*. Acad.Press, London. 373-387.
- BILLINGS D.W. and MOONEY H.A., 1968: The ecology of arctic and alpine plants. *Biol. Rev.* 43, 481-529.
- BLISS L.C., 1971: Arctic and alpine plant life cycles. *Ann.Rec.Ecol.Syst.* 2, 405-438.
- BOSTOCK S.J. and BENTON R.A., 1979: The reproductive strategies of five perennial Compositae. *J.Ecol.* 67, 91-107.
- CODY M.L., 1966: A general theory of clutch size. *Evolution* 20, 174-184.
- DEEVEY E.S., 1947: Life tables for natural populations of animals. *Q.Rev.Biol.* 22, 283-314.
- 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,Zürich* 78, 89 S.
- FOSSATI A., 1980: Keimverhalten und frühe Entwicklungsphasen einiger Alpenpflanzen. *Veröff.Geobot.Inst.ETH,Stiftung Rübel,Zürich* 73, 180 S.
- GASSER M., 1986: Genetic-ecological investigations in *Biscutella levigata* L. *Veröff.Geo-bot.Inst.ETH,Stiftung Rübel,Zürich* 86, 86 S.
- HARPER J.L., 1977: *Population biology of plants*. Acad.Press, London. 892 S.
- HARPER J.L. and OGDEN J., 1970: The reproductive strategy of higher plants: I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. *J.Ecol.* 58, 681-698.
- HARTMANN H., 1957: Studien über die vegetative Fortpflanzung in den Hochalpen. *Mitt. Bot.Mus.Univ.Zürich* 48, 168 S.
- HARTMANN H., 1959: Vegetative Fortpflanzungsmöglichkeiten und deren Bedeutung bei hochalpinen Blütenpflanzen. *Die Alpen, Zeitschrift des Schweizer Alpenclub* 35, 173-184.
- HARTNETT D.C. and BAZZAZ F.A., 1985: The genet and ramet population dynamics of *Solidago canadensis* in an abandoned field. *J.Ecol.* 73, 407-413.
- JANZEN D.H., 1977: A note on optimal mate selection by plants. *Amer.Naturalist* 111, 365-371.
- KAYS S. and HARPER J.L., 1974: The regulation of plant and tiller density in a grassward. *J.Ecol.* 62, 97-105.
- LANGER R.H. M., RYLE S.M. and JEWISS O.R., 1964: The changing plant and tiller populations of timothy and meadow fescue swards: I. Plant survival and the pattern of tillering. *J.Appl.Ecol.* 1, 197-208.
- OGDEN J., 1974: The reproductive strategy of higher plants: II. The reproductive strategy of *Tussilago farfara* L. *J.Ecol.* 62, 291-324.
- POWELL J.A. and MACKIE R.A., 1966: Biological interrelationships of moths and *Yucca whipplei*. *Univ. California Publ., Entomology* 42, 59 S.

- SARUKHAN J. and 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.
- SCHÜTZ M., 1983: Keimverhalten und frühe Lebensphasen alpiner Pflanzen von Silikat- und Kalkschuttstandorten. Diplomarbeit. Geobot.Inst.ETH,Stiftung Rübel,Zürich. 123 S. (Polykopie).
- SCHÜTZ M., 1988: Genetisch-ökologische Untersuchungen an alpinen Pflanzenarten auf verschiedenen Gesteinsunterlagen: Keimungs- und Aussaatversuche. Veröff.Geobot. Inst.ETH,Stiftung Rübel,Zürich 99, 153 S.
- SILVERTON J.W., 1982: Introduction to plant population ecology. Longman, London/New York. 209 S.
- URBANSKA K.M., 1989: Reproductive effort or reproductive offer? - A revised approach to reproductive strategies of flowering plants. Bot.Helv. 99(1), 49-63.
- URBANSKA K.M. and SCHÜTZ M., 1986: Reproduction by seed in alpine plants and revegetation research above timberline. Bot.Helv. 96, 43-60.
- URBANSKA K.M., SCHÜTZ M. and GASSER M., 1988: Revegetation trials above timberline - an exercise in experimental population ecology. Ber.Geobot.Inst.ETH,Stiftung Rübel, Zürich 54, 85-110.
- WEILENMANN K., 1980: Bedeutung von Keim- und Jungpflanzenphase für alpine Taxa verschiedener Standorte. Diplomarbeit. Geobot.Inst.ETH,Stiftung Rübel,Zürich. 133 S. (Polykopie).
- WEILENMANN K., 1981: Bedeutung von Keim- und Jungpflanzenphase für alpine Taxa verschiedener Standorte. Ber.Geobot.Inst.ETH,Stiftung Rübel,Zürich 48, 68-119.
- WILLSON M.F., 1983: Plant reproductive ecology. Wiley, New York. 282 S.
- WILLSON M.F. and RATHCKE B.J., 1974: Adaptive design of the floral display in *Asclepias syriaca* L. Amer.Midland Naturalist 92, 47-57.
- WILLSON M.F. and PRICE P.W., 1977: The evolution of inflorescence size in *Asclepias* (Asclepiadaceae). Evolution 31, 495-511.
- WYATT R., 1976: Pollination and fruit-set in *Asclepias*: a reappraisal. Am.J.Bot. 63, 845-851.
- WYATT R., 1980: The reproductive biology of *Asclepias tuberosa*: I. Flower number, arrangement and fruit-set. New Phytol. 85, 119-131.
- YODA K., KIRA T., OGAWA H. and HOZUMI K., 1963: Intraspecific competition among higher plants. XI. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. J.Biol.Osaka City Univ.14, 107-129.
- ZUUR-ISLER D., 1981: Zum Keimverhalten von alpinen Pflanzen auf Serpentinböden. Diplomarbeit. Geobot.Inst.ETH,Stiftung Rübel,Zürich. 104 S. (Polykopie).
- ZUUR-ISLER D., 1982: Germinating behavior and early life phases of some species from alpine serpentine soils. Ber.Geobot.Inst.ETH,Stiftung Rübel,Zürich 49, 76-107.

Adresse der Autorin: Bettina TSCHANDER, dipl. phil. II
Beratungsgemeinschaft für Umweltfragen
Zollikerstr. 191
CH-8008 Zürich