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

Herausgeber: Geobotanisches Institut, Stiftung Rübel (Zürich)

Band: 73 (1980)

Artikel: Keimverhalten und frühe Entwicklungsphasen einiger Alpenpflanzen = Germinating behavior and early developmental phases in some Alpine plants

Autor: Fossati, Alessandro

Kapitel: 6: Diskussion

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-308640

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: 31.07.2025

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

6. Diskussion

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zeigen, dass bereits die ersten Lebensphasen der alpinen Pflanzen grosse Unterschiede aufweisen können. Die Untersuchungen lassen auch vermuten, dass das Verhalten der Samen, Keimlinge und Jungpflanzen in der alpinen Vegetationsstufe manchmal sehr fein abgestimmt sein kann, und zwar nicht nur auf die allgemeinen Standortsbedingungen, sondern auch auf verschiedene Mikronischen innerhalb desselben Standortes.

Einige Tendenzen im *Keimverhalten* der untersuchten Arten, die sich vor allem bei den Laborversuchen auf Fliesspapier zeigten, lassen sich teilweise auf allgemeine Standortsbedingungen zurückführen. Die Arten, die an Standorten mit *kurzer Vegetationsperiode* anzutreffen sind, wiesen meistens eine ziemlich hohe spontane Keimungsrate auf. Die sehr lange Schneebedeckung, die entsprechend wenig extremen Winterbedingungen, sowie die geringe Konkurrenz begünstigen wahrscheinlich an solchen Standorten eine grosse Produktion rasch keimender Samen. Innerhalb dieser Artengruppe konnten aber einige Unterschiede festgestellt werden, so z.B. zwischen *Cardamine alpina* und *Soldanella pusilla*. Beide Schneetälchenarten wiesen zwar eine eher hohe Keimungsrate auf, unterschieden sich aber voneinander im Keimungsverlauf: bei *Cardamine alpina* verlief die Keimung eher langsam und regelmässig, die Samen von *Soldanella pusilla* keimten dagegen zum grössten Teil schon während der ersten Wochen.
Bei Arten, die auf eine *längere Vegetationsperiode* angewiesen sind, sind dagegen grosse Unterschiede im Keimverhalten feststellbar. Hier können sogar intraspezifische Unterschiede im Keimverhalten beobachtet werden. Ein Beispiel dafür bietet *Carex sempervirens*, die in alpinen Rasen auf zwei verschiedenen Substraten vorkommt. Die Silikatindividuen, die im geschlossenen "*Nardetum*" gedeihen, bilden sehr schlecht bis nicht keimende Samen und vermehren sich praktisch nur vegetativ. Die Karbonatpflanzen vom "*Seslerietum*" produzieren dagegen in verschiedenen Jahren einmal sehr schlecht, dann wieder relativ schnell keimende Samen, eine Taktik, die sich in offenen Treppenrasen als erfolgreich erweisen kann. Intraspezifische Unterschiede in der Keimungsrate wurden auch bei *Lotus alpinus* von drei verschiedenen Substraten gefunden

(URBANSKA-WORYTKIEWICZ et al. 1979): es stellte sich heraus, dass die Keimung bei den Silikatindividuen ebenfalls schlechter war als bei den Karbonatpflanzen, am besten keimten jedoch die auf Serpentin geernteten Samen.

Ueber den direkten Einfluss der *chemischen Bodeneigenschaften* auf die Keimung bestehen unterschiedliche Meinungen. Nach ZOLLITSCH (1927), ELLENBERG (1958) und KNAPP (1967) übt der Chemismus des Substrates keine entscheidende Wirkung auf die Keimung aus. Die Untersuchungen von WILLIAMS und HARPER (1965), sowie von WILLIAMS (1969), zeigten jedoch, dass verschiedene chemische Stoffe die Keimung bestimmter Arten beeinflussen können. GIGON (1971) stellte an Samen aus den Schweizer Alpen fest, dass die Keimung sowohl auf Silikat als auch auf Karbonat stattfindet und dass eine starke Auswirkung des Substrates erst auftritt, wenn die Samenreserven verbraucht sind. In meinen Aussaaten unter kontrollierten Bedingungen im Labor war die Keimung auf beiden alpinen Böden einigermassen vergleichbar, was mit den Aussagen von GIGON (1971) übereinstimmt. Im Felde waren dagegen Unterschiede festzustellen: während sich die Silikatarten auf beiden Substraten etwa gleich verhielten, wiesen die Karbonatarten auf Silikat eine geringe Keimungsrate auf. Extrem verhielt sich in dieser Hinsicht *Hutchinsia alpina*. Diese typische Karbonatart keimte bereits im Labor viel besser auf Karbonat- als auf Silikatboden. Im Felde waren die Resultate noch extremer: auf allen Karbonatflächen keimte die Art gut, auf Silikat hingegen überhaupt nicht. Bei *Hutchinsia alpina* sind demzufolge schon in der Keimungsphase entweder eine starke spezifische Intoleranz gegenüber bestimmten Faktoren des Silikatsubstrates oder eine grosse Kalkabhängigkeit - was bei ihrer Entwicklung sicher der Fall ist (vgl. auch MELCHERS 1932, 1939) - zu vermuten.

Bei meinen Feldaussaaten konnte ich feststellen, dass die Keimungsrate auf *nacktem Boden* viel höher war als dort, wo die Pflanzendecke nicht entfernt worden war. Diese klaren Unterschiede könnten auf den Einfluss der vorhandenen Pflanzen zurückgeführt werden. Nach CAVERS und HARPER (1967) wie auch nach KNAPP (1967) kann die Vegetationsdecke durch Wurzel- und Lichtkonkurrenz eine Verminderung der Keimung gegenüber dem unbewachsenen Boden verursachen. Zudem wirken die bereits vorhandenen Individuen möglicherweise allelopathisch und zwar sowohl interspezifisch (u.a. DELEUIL 1951,McPHERSON und MüLLER 1969) als auch intraspezifisch (WEBB et al. 1967, McNAUGHTON 1968, FRIEDMAN und ORSHAN

1975). Die Mikrotopographie des Keimbettes könnte ihrerseits bereits auf den nackten Flächen durch die relativ grosse Anzahl der dort vorhandenen, untereinander unterschiedlichen Mikronischen eine fördernde Wirkung auf die Keimung ausüben (HARPER et al. 1965, HARPER und BENTON 1966).

Samen aus der alpinen Stufe werden normalerweise als langlebig betrachtet (MARK 1965, BILLINGS und MOONEY 1968). Mit Ausnahme von einigen Angaben bei BONDE (1965a, b), URBANSKA-WORYTKIEWICZ et al. (1979) und WEILENMANN (1980) sind mir keine genaueren Daten über die spontane Keimung alpiner Samen mit *zunehmendem Alter* bekannt. In der vorliegenden Arbeit konnten unterschiedliche Tendenzen beobachtet werden. Neben Arten, deren Keimungsrate im Laufe der 3-4 Jahre konstant blieb, traten andere auf, deren Keimungsrate mit der Länge der Aufbewahrungszeit entweder ab- oder zunahm. Die Ergebnisse sind leider nur unvollständig. Da die Samenbank im Boden von grosser Bedeutung ist (u.a. GRUBB 1977, HARPER 1977, GRIME 1978, RABOTNOV 1978) wären für die alpine Stufe eingehende Untersuchungen sehr interessant.

Das unterschiedliche Keimverhalten der untersuchten Arten wurde häufig durch die *Keimruhe* verursacht. In dieser Hinsicht sind die vorliegenden Ergebnisse mit denen aus den amerikanischen Rocky Mountains vergleichbar (u.a. PELTON 1956, AMEN 1965, 1967, BONDE 1965a, b). Aus dem europäischen Alpenbereich sind wenige Angaben vorhanden (u.a. BIANCO 1972, 1973, BIANCO und BULARD 1974, 1976a, b, BIANCO und PELLEGRIN 1973). Für die Schweizer Alpen sind mir neben den Untersuchungen von LüDI (1932) nur noch wenige Daten bekannt, vor allem von FAVARGER (1953), FOSSATI (1976), MüLLER (1977), URBANSKA-WORYTKIEWICZ et al. (1979), WEILENMANN (1980), so dass weitere Untersuchungen erforderlich wären. Meine Ergebnisse bestätigen, dass die Keimruhe von verschiedenen Mechanismen gesteuert wird; dementsprechend erwiesen sich für die Beseitigung der jeweiligen Sperren verschiedene Behandlungsmethoden als geeignet.

Die *mechanische Skarifikation* der Schale ergab sehr gute Resultate, welche mit denen von AMEN und BONDE (1964) sowie von BELL und AMEN (1970) vergleichbar sind. Eindrückliche Wirkungen zeigte die Methode bei *Anthyllis alpestris* bei der sowohl Keimungsrate als auch Keimungsverlauf sehr stark erhöht bzw. beschleunigt wurden. Dass die "harten Samen" der Leguminosen aus den Schweizer Alpen auf die gezielte Skarifikation vor allem am Samenrücken ausserordentlich stark reagieren, wird auch durch die Untersuchungen über *Lotus al-*

pinus (URBANSKA-WORYTKIEWICZ et al. 1979) und über *Trifolium alpinum* (WEILENMANN 1980) bestätigt. Wie HARPER und BENTON (1966) zeigten, spielen oft schon unter kontrollierten Bedingungen neben individuellen Sameneigenschaften auch Position und Kontaktfläche des Samens mit dem Substrat für die Keimung eine Rolle. In der Natur könnten die Samenschalen durch Bodenbewegungs- oder Frosteinwirkung an bestimmten Stellen beschädigt und dadurch die Keimung ermöglicht werden.

Die *chemische Skarifikation* mit Schwefelsäure wirkte unterschiedlich. Ein besonders klarer Einfluss zeigte sich bei *Geum montanum*. Ohne Vorbehandlung verlief die Keimung von *Geum montanum* gut, allerdings langsam. Es wird vermutet, dass hier eine leichte Sperre vorliegt, die entweder auf einer dicken Samenschale oder auf chemischen Inhibitoren oder aber auf dem Zusammenspiel beider Elemente beruht. PELTON (1956) berichtet von guten Resultaten der chemischen Skarifikation bei mehreren Arten in Colorado und deutet an, dass diese Behandlungsmethode der natürlichen Verdauungswirkung der epiphytischen Bodenpilze gleichgestellt werden könnte. Pilzinfektionen waren bei bestimmten Arten (z.B. *Pulsatilla sulphurea*) auch in meinen Petrischalenversuchen feststellbar. Ihre Wirkung auf die Keimung sollte jedoch weiter untersucht werden.

Die *Gibberellinsäure* (GA_3) zeigte eine gute, in gewissen Fällen sogar ausschlaggebende Wirkung auf das Keimverhalten bestimmter Arten. *Gentiana Kochiana, G. Clusii* und *Arabis coerulea* keimten unter Laborbedingungen nur nach GA_3-Behandlung. Eine positive Wirkung von GA_3 auf andere europäische *Gentiana*-Arten wird auch von KALLIO und PIIROINEN (1959) und MüLLER (1977) festgestellt. WEILENMANN (1980) konnte ihrerseits sehr gute Resultate durch die Behandlung von *Arabis coerulea* mit Gibberellinsäure erzielen. Gemäss den anatomischen Untersuchungen (vgl. auch FOSSATI 1976) stimuliert die GA_3-Zufuhr bei *Gentiana Kochiana* und *G. Clusii* zuerst das Embryowachstum und dann die Keimung. Bei *Arabis coerulea* lässt sich eine aktivierende Wirkung der GA_3 auf den offenbar inaktiven Embryo vermuten. Weitere Untersuchungen über die genaue Wirkungsweise von GA_3 sind wünschenswert.

Die Wirkung der *Stratifikation* war sehr schwach. Dies würde die Aussage von AMEN (1966) bestätigen, nach welcher sehr wenige alpine Taxa auf eine Kälteperiode vor der Keimung angewiesen sind. Allerdings berichteten bereits KINZEL (1913, 1915, 1920) und LüDI (1932) von verschiedenen "Frostkeimern". GIERS-

BACH (1937b), JAEGER (1942) und FAVARGER (1953) erzielten positive Ergebnisse durch Kältebehandlungen von *Gentiana*-Samen. Es wird angenommen, dass eine Stratifikationsperiode die Erhöhung des endogenen GA_3-Spiegels im Samen induziert (HESS 1974). Die sehr beschränkte Wirkung meiner Stratifikationsversuche ist wahrscheinlich auf die Dauer der Stratifikationszeiten von maximal 100 Tagen bei +4°C bzw. -15°C zurückzuführen, die im Vergleich zum 7-9 Monate dauernden alpinen Winter zu kurz war. Zudem sind konstante Temperaturen nur schwer mit den deutlich schwankenden Temperaturen während der Ausaperungszeit in den Alpen vergleichbar. Diese Annahme wird durch die Tatsache verstärkt, dass *Gentiana Kochiana* und *G. Clusii* im Felde auf den meisten Aussaatflächen bereits nach dem ersten Winter keimten.
VILLIERS und WAREING (1964) haben gezeigt, dass die Keimruhe einer Art gleichzeitig auf *mehreren Keimruhemechanismen* beruhen kann. Interessant ist in dieser Hinsicht *Pulsatilla sulphurea*, bei welcher eine kombinierte Behandlung mit Skarifikation und Gibberellinsäure optimale Resultate ergab. Beobachtungen der Samenanatomie (vgl. auch FOSSATI 1976) lassen vermuten, dass es sich hier um eine kombinierte Keimruhe handelt, die einerseits mit der Samenschale, andererseits mit der Embryostruktur zusammenhängen könnte.

Aehnlich wie die Keimung war auch die *Entwicklung der Pflanzen* sehr unterschiedlich. Es zeigten sich unter kontrollierten Laborbedingungen neben Taxa, die in sehr kurzer Zeit vegetativ ausgewachsen waren, auch solche, deren Entwicklung ausgesprochen langsam verlief (vgl. auch FOSSATI 1979).
Es ist interessant festzustellen, dass - ähnlich wie bei der Keimung - die meisten Arten, die in der Natur an Standorten mit *kurzer Vegetationsperiode* vorkommen, sich unter kontrollierten Laborbedingungen sehr schnell entwickelten, während Arten, die auf eine *längere Vegetationsperiode* angewiesen sind, in dieser Hinsicht grössere Variabilität aufwiesen. Im Felde verlief die Entwicklung aller Arten ausserordentlich langsam, so dass am Ende der zweiten Vegetationsperiode die Jungpflanzen noch sehr klein waren. Diese Beobachtungen können mit jenen von WAGER (1938) und BONDE (1968) verglichen werden: das Wachstumspotential ist vorhanden, kann aber infolge ungünstiger Umweltbedingungen nicht voll zum Ausdruck kommen.
Die bei *Pulsatilla sulphurea* beobachtete, einzigartige Entwicklung lässt vermuten, dass einige Alpenpflanzen nicht nur mit verlangsamtem Wachstum, sondern auch mit ganz besonderen Anpassungen an die extremen Verhältnisse der

alpinen Vegetationsstufe reagieren können. Von den untersuchten Arten ist *P. sulphurea* die einzige, deren Kotyledonen relativ hoch über der Bodenoberfläche stehen (0,5-1,5 cm). Die Blätter entwickeln sich aber nicht aus der Plumula zwischen den Kotyledonen, sondern aus einem Knoten am Hypokotyl auf Bodenhöhe. Ueber die allerersten Entwicklungsstadien von *P. sulphurea* sind keine detaillierten Literaturangaben vorhanden. ZIMMERMANN (1939) untersuchte lediglich *Pulsatilla vulgaris*, wo die Blattfolge - ganz im Gegensatz zu *Pulsatilla sulphurea* - ähnlich ist wie bei den übrigen Angiospermen. BAUMBERGER (1971) erwähnt die ersten Entwicklungsstadien der Keimlinge nicht.Ein ähnliches Entwicklungsmuster wie bei *P. sulphurea* wurde meines Wissens noch nie beschrieben. In der Literatur wird lediglich im Zusammenhang mit der normalen axialen Entwicklung über die sogenannte "epicotyl dormancy" berichtet (BARTON 1942, 1944, BARTON und CROCKER 1948), eine Verschiebung des Vegetationspunkts wurde aber nie beobachtet. Weitere Untersuchungen über *P. sulphurea* und die nahverwandte *P. alpina*, welche sich ähnlich verhält (FOSSATI 1976), sind im Gange und werden zu einem späteren Zeitpunkt veröffentlicht werden.

Eine Beziehung zwischen *Bodentyp und Entwicklung der Jungpflanzen* war bei den Laboruntersuchungen deutlich zu sehen, verhielten sich doch zwei Drittel der Arten auf den beiden Böden unterschiedlich. Da die Silikatarten besser auf Silikat, die Karbonatarten besser auf Karbonat wuchsen, lassen sich spezifische Anpassungen an einen bestimmten Bodentyp vermuten. Das Verhalten der Arten auf dem für sie ungünstigen Boden wies zwei Aspekte auf: einige Taxa zeigten schon ziemlich früh Verzögerungen in ihrer vegetativen Entwicklung und manchmal auch Mangelerscheinungen, andere entwickelten sich relativ gut, die Blütenbildung war jedoch nur auf dem bevorzugten Boden zu beobachten. Dass die chemischen Bodeneigenschaften einen grossen Einfluss auf die Entwicklung bestimmter Arten haben können, wurde schon von MELCHERS (1932, 1939) an *Hutchinsia alpina* und *H. brevicaulis* wie auch von SNAYDON und BRADSHAW (1961) an *Festuca ovina*-Sippen nachgewiesen. Es konnte dabei experimentell gezeigt werden, dass der Kalkgehalt des Bodens einen direkten Einfluss auf die Biomasseproduktion "kalkliebender" Pflanzen hat. CLARKSTON (1966) bewies, dass sich bestimmte Toleranzen gegenüber der chemischen Bodenzusammensetzung direkt im Wurzelwachstum auswirken und somit die Entwicklung besonders in der Keimlingsphase stark beeinflussen können. Was Arten aus den Schweizer Alpen

anbelangt, wurden von GIGON (1971) deutliche Unterschiede im Wachstum erwachsener, auf Silikat- und Karbonatboden verpflanzter Individuen beobachtet. Ein Drittel der von mir untersuchten Arten gedieh gleich gut auf Silikat- wie auf Karbonatboden. Es ist deshalb zu vermuten, dass das Fehlen dieser Arten in der Natur auf einem der beiden Substrate nicht direkt von der chemischen Bodenzusammensetzung, sondern eher von anderen Faktoren abhängt. Nach GIGON (1971) ist in den alpinen Rasen das Fehlen der grössten Anzahl von "*Seslerietum*"-Arten im "*Nardetum*" vor allem auf die grosse Konkurrenz um die Nährstoffe im Boden zurückzuführen. Das Ionenmilieu im Karbonatboden soll dagegen die Ursache des Fehlens der meisten "*Nardetum*"-Arten im "*Seslerietum*" sein. *Geum montanum*, eine in der Natur nur auf oberflächlich sauren Böden vorkommende Art, starb bei allen Versuchen von GIGON (1971) auf Karbonatboden, unabhängig von Stickstoff- und Konkurrenzbedingungen, ab. Interessanterweise entwickelte sich aber *Geum montanum* in meinen Untersuchungen unter kontrollierten Gewächshausbedingungen während des ersten Lebensjahres auf Karbonat mindestens so gut wie auf Silikat, woraus der Einfluss weiterer Faktoren für das Fehlen dieser Art im " *Seslerietum*" vermutet werden könnte.

Die *Sterblichkeit der Keimlinge und der Jungpflanzen* bildet einen wichtigen Aspekt meiner Untersuchungen. Unter kontrollierten Bedingungen war die Sterberate viel geringer als in Feldversuchen, was auf die günstigeren und stabileren Laborbedingungen zurückzuführen ist. Die Verluste bei den Laborversuchen wurden zum grössten Teil während der Keimlingsphase beobachtet, im Feld hingegen während der Keimlings- und Jungpflanzenphase. Mehrere Autoren (u.a. BILLINGS und MOONEY 1968, ZUBER 1968, BLISS 1971) berichteten über die hohe Sterblichkeitsrate bei Keimlingen und Jungpflanzen in der alpinen Vegetationsstufe. In meinen Felduntersuchungen betrug die Sterblichkeitsrate etwa 36% am Ende des ersten Sommers, 47% nach dem ersten Winter. Am Ende des zweiten Sommers erreichte die Sterberate aller (also auch der im zweiten Sommer gekeimten) Individuen etwa 42%. Aehnliche Angaben wurden von WAGER (1938) aus Ostgrönland und von BONDE (1968) aus den Rocky Mountains, Colorado, gemacht.
Die Sterblichkeit im Feld war offensichtlich von mehreren Faktoren beeinflusst. Das komplexe Bild, das sich aus den Versuchen ergibt, kann deswegen erst durch eingehende und gezielte Untersuchungen abgeklärt werden. Einige

Beziehungen zwischen Sterblichkeit, Substrat, Lage im Gelände, Vegetationsdichte und Jahreszeiten sollen jedoch kurz erwähnt werden.
Der *Einfluss des Substrates* auf die Sterblichkeit zeigte sich im Felde deutlich. Die Sterberate der Silikat- und Karbonatarten auf beiden Böden weist auf spezifische Bodenintoleranzen hin, die sich schon in den ersten Lebensphasen selektiv auswirken. Es wäre sehr interessant, die alpine Stufe oberhalb Davos mit anderen Gebieten zu vergleichen. Es stehen mir aber bedauerlicherweise keine Literaturangaben zur Verfügung.
Die Arten, welche mit einer *kurzen Vegetationsperiode* auskommen, wiesen an allen drei untersuchten Lagen im Gelände eine vergleichbare Sterberate auf. Bei den Arten, welche auf eine *lange Vegetationsperiode* angewiesen sind, war die Sterberate dagegen leicht unterschiedlich, d.h. die kleinsten Verluste wurden auf den Kuppenflächen beobachtet, die grössten in den Schneetälchen. Dies lässt vermuten, dass in den Schneetälchen schon während der ersten Lebensphasen der Pflanzen eine Selektion erfolgt. Nach BILLINGS und BLISS (1959) ist die Bodenfeuchtigkeit hier der limitierende Faktor.
Ein weiterer Aspekt des Bodeneinflusses zeigt die unterschiedliche Sterblichkeit auf *vegetationsbedeckter bzw. nackter Bodenoberfläche*. Die Silikatpflanzen, die normalerweise unter den ausgeglichenen Bedingungen des "*Nardetum*" vorkommen, sind möglicherweise an extremere Verhältnisse schlecht angepasst. Dadurch würde sich die hohe Sterberate auf den nackten Flächen erklären. Die ähnliche Sterberate der Karbonatpflanzen auf beiden Oberflächentypen könnte dagegen auf eine bessere Anpassung an Rohböden dieser Arten zurückgeführt werden, da sie grösstenteils in der eher offenen Vegetationsdecke des "*Seslerietum*" gedeihen. Dass auf Karbonatböden im allgemeinen extremere Bedingungen herrschen als auf Silikatböden wurde von GIGON (1971) eindeutig belegt.
Was die *saisonbedingte Sterblichkeit* anbelangt, war auf nackten Böden - mit Ausnahme der Karbonatarten auf Silikatboden - die Sterblichkeit im Sommer höher als im Winter, was auf ein temporäres Austrocknen der Flächen zurückzuführen ist. Nach BONDE (1968), welcher die Verhältnisse in der alpinen Stufe der Colorado Rocky Mountains untersuchte, ist das Austrocknen des Bodens der einzige Faktor, der die Sommersterblichkeit der Keimlinge an offenen Stellen erklärt. Die differenzierte Situation auf den vegetationsbedeckten Flächen könnte durch unterschiedliche Faktoren beeinflusst werden. In der

eher offenen Karbonatvegetation mit der höchsten Sterberate im Sommer, scheint ebenfalls der Einfluss der Bodentrockenheit - ähnlich wie auf allen nackten Flächen - ausschlaggebend zu sein. In der eher geschlossenen Silikatvegetation mit geringer Sterblichkeit im Sommer verhinderte offenbar die bestehende Pflanzendecke mit der vorhandenen Humusschicht das Austrocknen der Bodenoberfläche. Nach BONDE (1968) sind die Verluste hier auf Wasser-, Nährstoff- und Lichtkonkurrenz zurückzuführen.
Die Winterverluste in den untersuchten Flächen werden grösstenteils durch Frost und Bodenbewegungen während der Ausaperungszeit verursacht. Meine Beobachtungen stimmen diesbezüglich mit jenen von HEDBERG (1964) und MARK (1965) überein.

Neben den durch Aussenfaktoren verursachten Verlusten ist auch eine *genetisch bedingte Sterblichkeit* nicht auszuschliessen. Nach GRANT (1977) ist anzunehmen, dass sich bei der sexuellen Fortpflanzung durch Rekombination unter anderem auch Genotypen bilden, die durch die stabilisierende Selektion eliminiert werden. Die Verluste, die im Keimlings- und Jungpflanzenstadium beobachtet werden, könnten also nicht nur als Folge einer sehr empfindlichen und exponierten Lebensphase aufgefasst werden, sondern auch als Ausdruck einer Ueberproduktion genetischer Typen, die mit den jeweiligen Standortsverhältnissen nicht zusammenpassen. In der Natur ist es offensichtlich sehr schwierig, genetisch bedingte Verluste zu erfassen. Es ist allerdings anzunehmen, dass sich die selektive Elimination vor allem in den frühen Entwicklungsphasen auswirkt, da der Verlust einer gewissen Anzahl Keimlinge bzw. Jungpflanzen für eine Population weniger ins Gewicht fällt als der Verlust der gleichen Anzahl erwachsener Individuen (GRANT 1963).
Die stabilisierende Selektion kann sich nicht nur in Form von Sterblichkeit äussern, sondern auch in einem eventuellen Versagen der reproduktiven Phase: Individuen eines bestimmten Genotyps mögen ein gutes Wachstum zeigen; für die nachfolgende Generation leisten sie aber wegen einer reduzierten oder fehlenden Fruchtbarkeit keinen Beitrag, was als genetischer Tod bezeichnet wird (u.a. GRANT 1963, 1977, DOBZHANSKY et al. 1977). In den Laboruntersuchungen konnte ich feststellen, dass einige Arten während der Beobachtungszeit nur auf dem bevorzugten Boden blühten. Um irgendwelche Vermutungen zu äussern ist es allerdings zu früh, um so mehr als die Entwicklung der Alpen-

pflanzen in der Natur sehr langsam verläuft und die Blütenbildung erst nach mehreren Jahren auftritt.

Das Problem der Lebensstrategien wurde in letzter Zeit lebhaft diskutiert. Nach einer Hypothese von DOBZHANSKY (1950) wurden von McARTHUR und WILSON (1967) zwei Ausdrücke "K-Selektion" und r-Selektion" eingeführt.
Bei den Pflanzen kann die "K-Selektion" durch niedrige Samenproduktion, spärliche Keimung, tiefe, aber sehr selektive Sterberate im Keimlings- und Jungpflanzenstadium, langsame Entwicklung und grosse Konkurrenzkraft charakterisiert werden. Die "r-Selektion" umfasst dagegen hohe Samenproduktion und Keimungsrate, meistens grosse Verluste im Keimlings- und Jungpflanzenstadium, schnelle Entwicklung und relativ geringe Konkurrenzkraft (GRANT 1975).
Betrachten wir das untersuchte Material in dieser Hinsicht, so stellen wir bei den meisten Arten keine deutlichen Tendenzen fest. Damit unterstützen die Ergebnisse die Aussagen von McARTHUR und WILSON (1967) sowie von PIANKA (1970), dass die Organismen nie vollkommen "K-" bzw. "r-selektioniert" werden, sondern eine Kompromissstellung zwischen beiden Extremen einnehmen. Bei einzelnen Arten liessen jedoch die differenzierten Verhaltensmuster in den Feldversuchen eine gewisse Einteilung zu. So zeigten z.B. *Helictotrichon versicolor* und *Sesleria disticha* eine eher spärliche Samenproduktion und -keimung, die Keimlinge erwiesen sich als widerstandsfähig und erlitten nur wenige Verluste. Alle diese Elemente werden als repräsentativ für die "K-Strategie" betrachtet. Bei *Gnaphalium montanum* und *Geum montanum* waren dagegen reichliche Samenproduktion, hohe Keimungsrate und grosse Keimlingssterblichkeit - also für die "r-Strategie" typische Aspekte - zu beobachten. Vergleichen wir jetzt die natürlichen Standorte dieser Arten, so stimmen diejenigen von *Helictotrichon versicolor* und *Gnaphalium supinum* mit ihrem angedeuteten Selektionstyp überein. Bei den beiden anderen Arten besteht hingegen ein Widerspruch, da die offenbar "K-selektionierte" *Sesleria disticha* auch an konkurrenzarmen, das scheinbar eher "r-selektionierte" *Geum montanum* oft an dicht besiedelten Standorten vorkommt. Es könnte daraus gefolgert werden, dass das Verhalten während einer bestimmten Lebensphase doch nicht repräsentativ für die gesamte Lebensstrategie einer Art ist.
Das unterschiedliche Verhalten von *Geum montanum* in den Felduntersuchungen auf Silikat und auf Karbonat, wobei die "r-Strategie" auf Karbonat ausgeprägt-

ter war als auf Silikat, unterstützt die Aussagen von McARTHUR und WILSON (1967) wie auch von PIANKA (1970), dass schon kleine Aenderungen in den äusseren Bedingungen eine Verschiebung in Richtung "K-" bzw. "r-Selektion" verursachen. Da z.B. nach der Auffassung von SARUKHAN (1980) diejenigen Faktoren, die das Ueberleben der Samen begünstigen, nicht unbedingt auch günstig für das Ueberleben der Keimlinge sind, stellt sich nun die Frage, ob verschiedene Lebensphasen der Organismen auch mit verschiedenen Strategien verbunden sind. So könnte z.B. eine Pflanze in ihrer Keimungsphase "r-Strategie" (hohe Keimungsrate und anschliessend hohe Keimlingssterblichkeit), in einer nachfolgenden Phase aber "K-Strategie" (z.B. langsame Entwicklung, hohe Konkurrenzkraft) aufweisen. Da dieses Problem weitgehend unerforscht ist, sind eingehende, alle Lebensphasen umfassende Untersuchungen, unerlässlich. Vor allem sollten Fortpflanzungsstrategien wie auch altersbedingte Populationsstrukturen untersucht werden, wobei für die alpinen Pflanzen das Verhältnis zwischen der vegetativen Vermehrung und der Fortpflanzung durch Samen von grossem Interesse wäre.