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

Herausgeber: Geobotanisches Institut, Stiftung Rübel (Zürich)

Band: 78 (1982)

Artikel: Genetisch-ökologische Untersuchungen an "Ranunculus montanus" Willd. s.l. aus der alpinen Stufe von Davos (Graubünden) = Genetic-ecological investigations in "Ranunculus montanus" Willd. s.l. from the alpine vegetation belt of Davos (Grisons)

Autor: Dickenmann, Regula

Kapitel: 7: Standorte und Populationsstrucktur von "R. grenierianus" und "R. montanus" s.str. im Untersuchungsgebiet

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-308690

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: 01.02.2026

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

7. Standorte und Populationsstruktur von *R. grenierianus* und *R. montanus* s.str. im Untersuchungsgebiet

In der vorliegenden Arbeit wurden keine pflanzensoziologischen Untersuchungen durchgeführt. Das Untersuchungsgebiet wurde durch VETTERLI (1976, 1982) in pflanzensoziologischer Hinsicht bearbeitet. RUGGLI-WALSER (1976) untersuchte die pflanzensoziologischen Aspekte von *R. grenierianus* und *R. montanus* s.str. im Rätikon und nannte Begleitarten dieser beiden Taxa. Auf diesen Grundlagen basierend wurde für das Untersuchungsgebiet eine Vegetationstabelle mit Aufnahmen von *R. grenierianus* und *R. montanus* s. str. hergestellt (DICKENMANN 1978).

7.1. *Standortsansprüche*

7.1.1. *R. grenierianus*

R. grenierianus besiedelt in der alpinen Stufe von Davos Standorte auf Silikat mit meist gut entwickelten Böden deren pH-Bereich 4-5.5 beträgt. Dieses Taxon wurde nie auf Dolomitstandorten beobachtet, auch auf im Oberboden versauerten nicht. *R. grenierianus* erträgt lange Schneebedekkung, meidet aber eigentliche Schneetälchen. Ebenso kommt er nicht an trockenen, windexponierten Stellen vor. Am häufigsten wächst er auf frischen bis feuchten Rasen.

Die Vegetation der Versuchsfläche am Chilcherberg (Tab. 14) ist repräsentativ für Rasenstandorte von *R. grenierianus*.

Gelegentlich kommt *R. grenierianus* auch in Schutthalden vor, obwohl er Ueberschnüttung nur schlecht verträgt.

Tab. 14. Vegetationsaufnahme der Silikatversuchsfläche am Chilcherberg (2410 m ü.M.)

Nardus stricta	2	*Geum montanum*	1
Agrostis rupestris	1	*Homogyne alpina*	1
Anthoxanthum alpinum	1	*Leontodon helveticus*	1
Helictotrichon versicolor	+	*Ligusticum mutellina*	1
Poa alpina	1	*Phyteuma hemisphaericum*	+
Carex curvula	+	*Polygonum viviparum*	+
Carex sempervirens	2	*Potentilla aurea*	1
Luzula lutea	1	*Primula integrifolia*	1
Vaccinium myrtillus	+	*Ranunculus grenierianus*	1
Vaccinium gaultherioides	+	*Soldanella pulsilla*	1
Arnica montana	1	*Trifolium alpinum*	2
Campanula barbata	+	*Lotus alpinus*	+
Chrysanthemum alpinum	+	*Anemone sulphurea*	+
Euphrasia minima	+	*Sibbaldia procumbens*	+
Gentiana kochina	+	*Crepis aurea*	+

Deckungswerte (nach BRAUN-BLANQUET 1964): + = bis 1%, 1 = 1-5%, 2 = 5-25%, 3 = 25-50%, 4 = 50-75%, 5 = 75-100%

7.1.2. *R. montanus* s.str.

Die Hauptverbreitung von *R. montanus* s.str. in der alpinen Stufe von Davos liegt im Dolomitgebiet. Daneben kommt er lokal auch auf Silikatstandorten vor, falls genügend Feuchtigkeit und Basen (vor allem Calcium und Magnesium) vorhanden sind. Sein pH-Bereich umfasst Werte von pH 4.0 bis 7.5. *R. montanus* s.str. wächst vorwiegend an feuchten, ziemlich nährstoffreichen Dolomitstandorten. Er erträgt lange Schneebedeckung und gedeiht auch an im Oberboden versauerten Standorten. In Kalkschneetälchen ist er häufig zu finden, hingegen wurden *R. montanus* s.str.-Populationen nie an windexponierten, trockenen Stellen beobachtet. In den im Untersuchungsgebiet häufigen Blaugrashalden (*Seslerio-Caricetum sempervirentis*) kommt *R. montanus* s.str. nur lokal in kleinen, etwas feuchteren Nischen vor. Die Dolomit-Versuchsfläche im Schiawang (Tab. 15) liegt in einer solchen Nische. Neben Standorten mit gut entwickelten Böden besiedelt *R. montanus* s.str. Schutthalden und andere Standorte mit wenig entwickelten Böden.

Tab. 15. Vegetationsaufnahmen der Dolomitversuchsfläche am Schiawang (2330 m ü.M.)
Erklärungen zu den Deckungswerten s. Tab. 14.

Sesleria coerulea	1	*Galium anisophyllum*	1
Carex sempervirens	3	*Hieracium bifidum*	1
Carex firma	1	*Anthyllis alpestris*	1
Erica carnea	1	*Bellidiastrum michelii*	1
Polygala chamaebuxus	1	*Androsace chamaejasme*	+
Daphne striata	1	*Draba aizoides*	+
Helianthemum alpestre	2	*Ranunculus montanus* s.str.	1
Dryas octopetala	+	*Campanula scheuchzeri*	+
Carlina simplex	+	*Viola calcarata*	+
Globularia nudicaulis	1	*Homogyne alpina*	+
Polygala alpestris	1	*Soldanella alpina*	+
Gentiana verna	+	*Ligusticum mutellina*	+
Gentiana clusii	+	*Silene willdenowii*	+
Gentiana campestris	+	*Saxifraga caesia*	+
Biscutella levigata	+	*Lotus alpinus*	+
Carduus defloratus	+	*Myosotis alpestris*	+
Thymus polytrichus	+	*Sedum atratum*	+
Scabiosa lucida	1	*Sempervivum alpinum*	+
Euphrasia salisburgensis	1		

Auf saurem Silikat besiedelt er neben homogenen Rasen (Tab. 16) häufig inhomogene Standorte wie Schutthalden oder Murmeltierbauten. *R. montanus* s.str. erträgt Ueberschüttung besser als *R. grenierianus*.

Tab. 16. Vegetationsaufnahme eines Silikat-Rasens mit *R. montanus* s.str. im Dorftälli (2420 m ü.M.).
Erklärungen zu den Deckungswerten s. Tab. 14.

Deschampsia caespitosa	1	*Euphrasia minima*	+
Nardus stricta	1	*Polygonum viviparum*	1
Agrostis rupestris	1	*Leontodon helveticus*	1
Poa alpina	1	*Potentilla aurea*	1
Carex curvula	1	*Ligusticum mutellina*	1
Carex parviflora	+	*Chrysanthemum alpinum*	+
Luzula spadicea	+	*Primula integrifolia*	+
Gentiana bavarica	1	*Soldanella pusilla*	1
Plantago alpina	2	*Veronica alpina*	1
Sagina linnaei	+	*Taraxacum alpinum*	+
Sibbaldia procumbens	1	*Salix herbacea*	1
Bartsia alpina	+	*Alchemilla decumbens*	+
Campanula scheuchzeri	+	*Gnaphalium supinum*	+
Selaginella selaginoides	+	*Silene excapa*	+
Ranunculus montanus s.str.	1		

7.2. *Bodenanalysen*

Um die edaphischen Ansprüche von *R. grenierianus* und *R. montanus* s.str. besser charakterisieren zu können, wurden von 31 Standorten Bodenproben auf pH, organische Substanz, Gesamtstickstoff, Phosphat und austauschbare Kationen untersucht.

7.2.1. *Methoden*

Ende August 1981 wurden Mischproben aus 0-15 cm Tiefe gesammelt, die auf 2 mm gesiebt und im Probeteiler getrennt wurden. Für die Bestimmung der organischen Substanz und des Gesamtstickstoffes wurde die Feinerde zusätzlich gemörsert.

1. *pH-Bestimmung.* - 20 g Feinerde wurden mit 50 ml Wasser (pH_{H_2O}), resp. 50 ml 0.01 m $CaCl_2$ (pH_{CaCl_2}) versetzt, kräftig gerührt, 24 h stehen gelassen und dann mit einer Glaselektrode gemessen. Im Feld wurde der pH-Wert mit dem Hellige-Meter geschätzt.

2. *Bestimmung der organischen Substanz.* - Die organische Substanz wurde mit dem Oxidationsmittel $K_2Cr_2O_7$ nass verascht und das gebildete Cr^{3+} photometrisch bestimmt (STICHER et al. 1971).

3. *Bestimmung des Gesamtstickstoffes.* - Der Gesamtstickstoff wurde nach der Kjeldahl-Methode bestimmt (STEUBING 1965).

4. *Bestimmung des "pflanzenverfügbaren" Phosphates.* - Der lufttrockene Boden wurde während 30 Minuten in 0,5 n Natriumbikarbonat-Lösung geschüttelt und anschliessend zentrifugiert, Nach der Zugabe von 5 n Schwefelsäure wurden die Proben auf 90°C erhitzt und anschliessend eine Lösung mit Ammoniummolybdat, Kaliumantimonyltartrat und Ascorbinsäure zugegeben, Nach 10 Minuten wurde die Färbungsintensität bei 882 nm gemessen.

5. *Austauschbare Wasserstoffionen (H-Wert).* - Durch Austausch der gebundenen H^+-Ionen gegen Ba^{2+}-Ionen mit 0,5n Bariumacetat-Lösung und anschliessender Titration der freigesetzten Essigsäure mit 0,1 n Natronlauge wurde die potentielle Bodenacidität bestimmt (STICHER et al. 1971).

6. *Austauschbares Calcium, Magnesium, Kalium und Natrium (S-Wert).* - Alle adsorbierten Kationen wurden gegen Ammoniumacetat ausgetauscht. und die Kationen einzeln mit einem Atomabsorptionsspektrometer bestimmt. In Dolomitböden wurde Natriumacetat als Extraktionsmittel verwendet. Die Summierung der einzeln bestimmten Kationen ergab den S-Wert.

7. *Kationentauschkapazität (T-Wert).* - Der T-Wert wurde nicht separat bestimmt, sondern durch Addition des S- und des H-Wertes berechnet.

8. *Basensättigungsgrad (V-Wert).* - Dies ist der prozentuale Anteil des S-Wertes an der Kationentauschkapazität.

7.2.2. *Ergebnisse*

Die Böden der repräsentativen Standorte von *R. grenierianus* (Silikat) und *R. montanus* s.str. (Dolomit) unterschieden sich erwartungsgemäss deutlich voneinander in Bezug auf pH-Wert und Calcium- und Magnesium-Gehalt. Die von *R. montanus* s.str. besiedelten Silikatstandorte wiesen eine auffällige Variation auf. Die pH-Werte ($CaCl_2$; Abb. 20a) der fünf untersuchten Dolomitböden lagen um pH 7, alle innerhalb eines engen Bereichs von 0.5 pH-Einheiten. Die pH-Werte der 14 untersuchten Silikatböden lagen zwischen pH 3.8 und 4.9, also innerhalb 1.1 pH-Einheiten, während in den Silikatproben mit *R. montanus* s.str. pH-Werte von 4.1 bis 6.2 gemessen wurden.

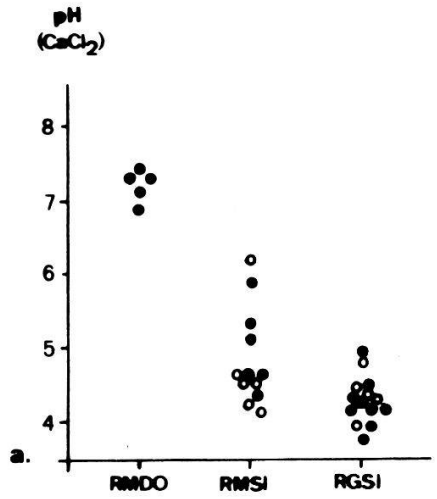
Der Calciumgehalt betrug in den Dolomitböden 16.2-33.5 mVal/100 g Feinerde, in Silikatböden mit *R. grenierianus* war er mit 0.6-7.4 mVal/100 g Feinerde bedeutend geringer, während die Silikatböden mit *R. montanus* s. str. eine sehr breite Variation zeigten (0.8-23.1 mVal/100 g Feinerde; Abb. 20e). Der Magnesiumgehalt lag in den Dolomitböden zwischen 5.5 und 13.3 mVal/100 g Feinerde. Die Silikatböden mit *R. grenierianus* waren bedeutend ärmer (0.3-3.2 mVal/100 g Feinerde). In den Silikatböden mit *R. montanus* s.str. variierte der Magnesiumgehalt von 0.2 bis 9.6 mVal/100 g Feinerde (Abb. 20f). In den Dolomitböden lag der Kaliumgehalt (Abb. 20g) zwischen 0.04 und 0.2 mVal/100 g Feinerde, war also etwas geringer als in den Silikatböden mit *R. grenierianus* (0.2-0.6 mVal/100 g Feinerde) und in den Silikatböden mit *R. montanus* s.str. (0.2-1.1 mVal/100 g Feinerde).

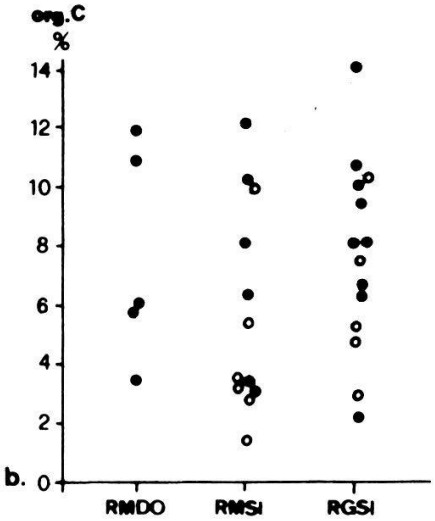
Beim Vergleich der austauschbaren Metallkationen (Ca^{2+}, Mg^{2+}, K^{+} und Na^{+}) zwischen Dolomit- und Silikatböden muss jedoch berücksichtigt werden, dass verschiedene Extraktionsmittel verwendet werden mussten, so dass zusätzliche Fehler entstanden. Da die Natrium-Werte an der Nachweisgrenze lagen und Verunreinigungen auftraten, wurden diese Werte vernachlässigt. Der S-Wert lag bei den Dolomitböden höher als bei den Silikatböden mit *R. grenierianus* (Abb. 20h), da die Calcium- und Magnesium-Werte den Hauptanteil des S-Wertes stellen. Einige Silikatböden mit *R. montanus* s.str. hatten wegen ihres hohen Calcium- und Magnesiumgehaltes zum Teil hohe S-Werte.

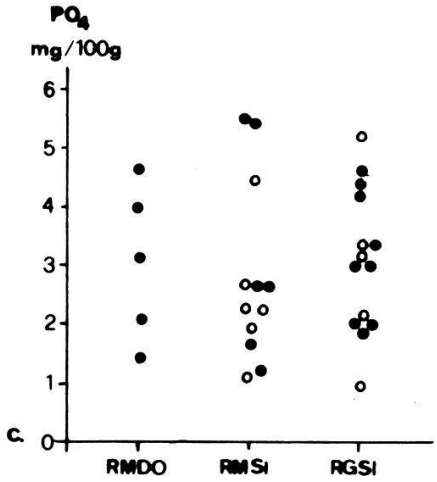
Auf die Bestimmung des H-Wertes wurde in den Dolomitböden verzichtet, da dieser erfahrungsgemäss unter 1 mVal/100 g Feinerde liegt. Der Basensättigungsgrad (V-Wert, Abb. 20k) liegt für Dolomitböden in der alpinen Stufe immer über 80% und ist somit viel höher als in den Silikatböden mit *R. grenierianus*.

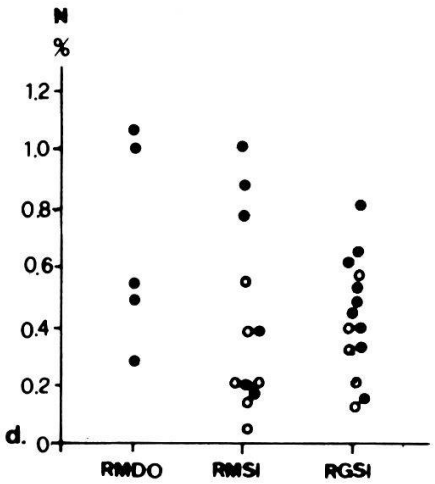
Die Gehalte an organischer Substanz (Abb. 20b), Phosphat (Abb. 20c) und Stickstoff (Abb. 20d) variierten innerhalb beider Substrate stark je nach Bodenentwicklung. Der Gehalt an organischer Substanz betrug in Dolomitböden 3.6-11.9%, in Silikatböden mit *R. grenierianus* 2.3-14.3% und in Silikatböden mit *R. montanus* s.str. 1.8-12.2%. Der Phosphatgehalt schwankte in Dolomitböden zwischen 1.4 und 4.6 mg/100 g Feinerde, in Silikatböden mit *R. grenierianus* zwischen 1.0 und 5.3 mg/100 g Feinerde und in Silikatböden mit *R. montanus* s.str. zwischen 1.1 und 5.5 mg/100 g Feinerde. Der Stickstoffgehalt lag in den Dolomitböden zwischen 0.29 und 1.05%, in den Silikatböden mit *R. grenierianus* zwischen 0.14 und 0.81% und in den Silikatböden mit *R. montanus* s.str. zwischen 0.06 und 1.01%.

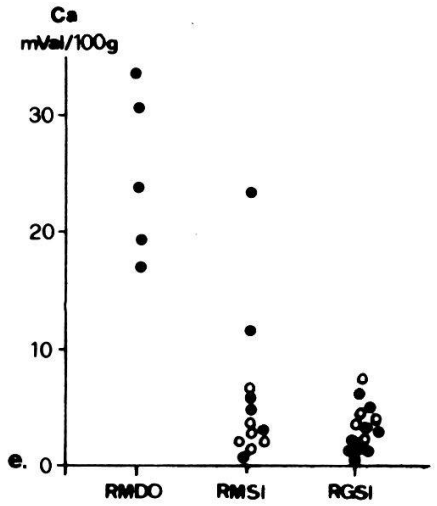
Vor allem die Silikatböden mit *R. montanus* s.str. wiesen einen sehr unterschiedlichen Entwicklungsgrad auf. Neben gut entwickelten Böden mit einer grossen Humusauflage gab es auch Rohböden. Dadurch lässt sich die grosse Variation bei allen Analyse-Werten erklären. Zwei Standorte (RMSI 9 und RMSI 12 in Tab. 17) lagen zudem im Einflussbereich von Dolomitgebieten, so dass möglicherweise basenreiches Wasser in diese Standorte floss. Die Werte dieser beiden Standorte waren durchaus vergleichbar mit denjenigen der Dolomitböden.

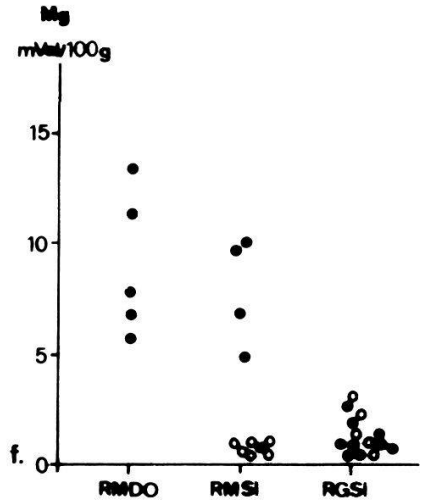

pH
(CaCl2)
8
7
6
5
4
a.
RMDO
RMSI
RGSI


org.C
%
14
12
10
8
6
4
2
0
b.
RMDO
RMSI
RGSI


PO4
mg/100g
6
5
4
3
2
1
0
c.
RMDO
RMSI
RGSI


N
%
1.2
1.0
0.8
0.6
0.4
0.2
0
d.
RMDO
RMSI
RGSI


Ca
mVal/100g
30
20
10
0
e.
RMDO
RMSI
RGSI


Mg
mVal/100g
15
10
5
0
f.
RMDO
RMSI
RGSI

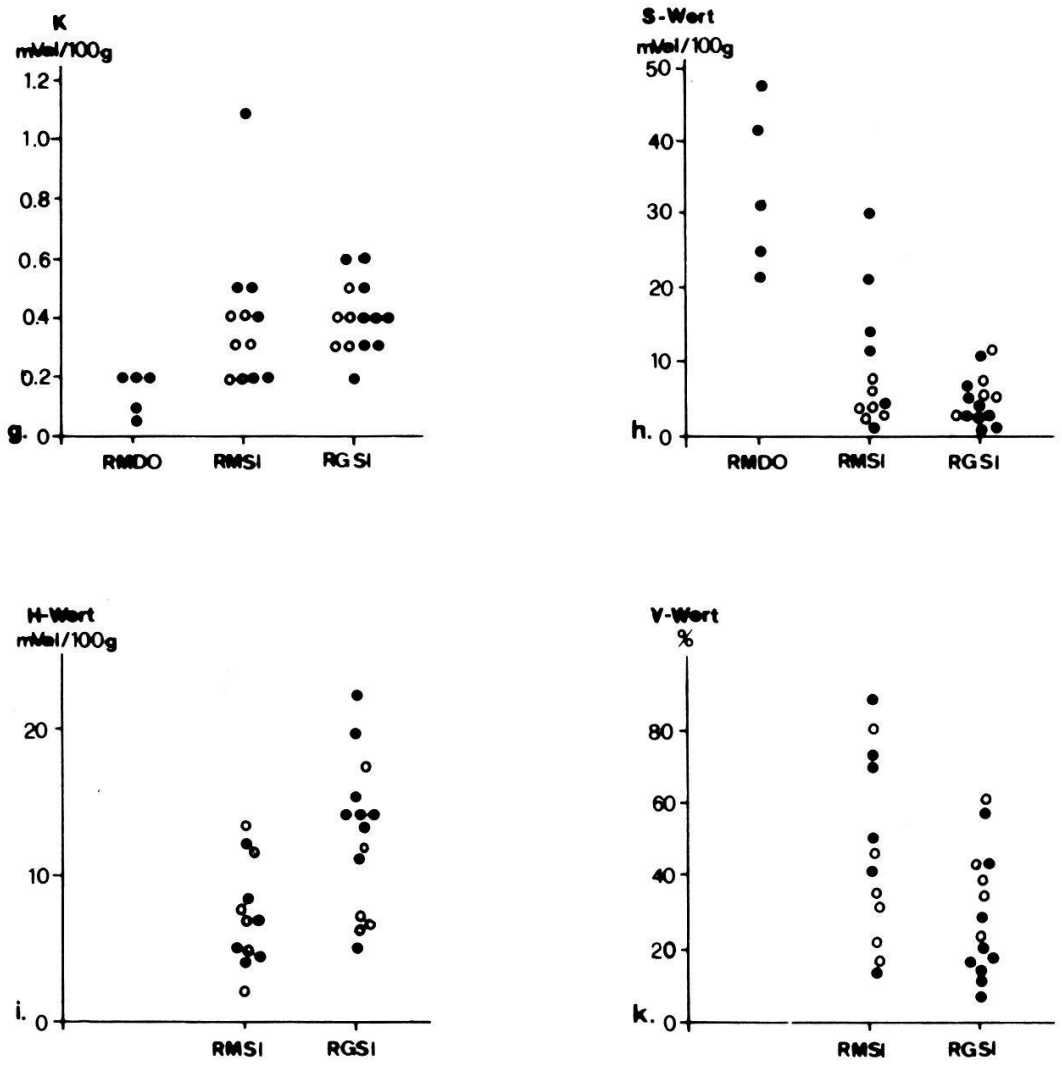


Abb. 20. Bodenanalysen von 31 *Ranunculus*-Standorten

RMDO = *R. montanus* s.str. auf Dolomit
RMSI = *R. montanus* s.str. auf Silikat
RGSI = *R. grenierianus* auf Silikat

o = Bodenproben vom Jakobshorn-Osthang
● = übrige Bodenproben

Tab. 17. Bodenanalysen

RMDO = *R. montanus* s.str. von Dolomit, RGSI = *R. grenierianus* von Silikat,
RMSI = *R. montanus* s.str. von Silikat

Nr.	pH (H_2O)	pH ($CaCl_2$)	org.C %	PO_4 mg/100g	N %	Ca mVal/100g	Mg mVal/100g	K mVal/100g	S-Wert mVal/100g	H-Wert mVal/100g	T-Wert mVal/100g	V-Wert %	Skelett *
RMDO 1	7.2	6.9	11.9	4.0	1.05	33.5	13.3	0.2	47.0	-	-	>80	++
RMDO 2	7.6	7.3	10.9	4.6	1.00	30.4	11.4	0.2	42.0	-	-	>80	++
RMDO 3	7.8	7.4	3.6	1.4	0.29	16.2	5.5	0.1	21.8	-	-	>80	++
RMDO 4	7.7	7.3	5.8	2.1	0.53	18.5	6.8	0.2	25.5	-	-	>80	++
RMDO 5	7.5	7.1	5.9	3.2	0.49	23.8	7.5	0.04	31.3	-	-	>80	(+)
RGSI 1	4.4	3.8	7.9	2.1	0.45	1.7	0.5	0.3	2.5	19.5	22.0	11	+
RGSI 2	4.5	3.9	10.6	3.0	0.54	1.7	0.6	0.5	2.8	13.6	16.4	17	++
RGSI 3	4.9	4.5	9.3	2.1	0.62	6.9	2.8	0.6	10.3	12.9	23.2	44	+
RGSI 4	4.7	4.1	14.3	3.4	0.81	2.8	1.8	0.6	5.2	22.2	27.4	19	+
RGSI 5	5.6	4.9	2.3	1.8	0.15	5.1	0.9	0.2	6.2	4.8	11.0	56	+
RGSI 6	5.2	4.2	10.0	3.0	0.60	0.6	0.3	0.3	1.2	15.1	16.3	7	+
RGSI 7	4.7	4.1	6.4	4.7	0.35	2.8	1.2	0.4	4.4	10.6	15.0	29	+
RGSI 8	5.0	4.1	7.8	4.2	0.48	1.4	0.6	0.4	2.4	13.7	16.1	15	+
RGSI 9	4.8	4.1	6.1	4.3	0.41	1.8	0.7	0.4	2.9	13.8	16.7	17	(+)
RGSI10	4.4	3.9	10.4	5.3	0.59	3.4	1.3	0.4	5.1	17.2	22.3	23	+
RGSI11	5.4	4.8	5.2	2.2	0.34	7.4	3.2	0.4	11.0	6.9	17.9	61	+
RGSI12	5.3	4.4	4.6	3.4	0.21	3.6	1.2	0.3	5.1	6.7	11.8	43	+
RGSI13	5.3	4.5	3.0	1.0	0.14	2.3	0.4	0.3	3.0	6.2	9.2	33	+
RGSI14	5.0	4.3	7.3	3.1	0.43	4.7	2.2	0.5	7.4	11.4	18.8	39	++
RMSI 1	5.3	4.6	3.3	1.8	0.21	4.3	1.0	0.4	5.7	6.7	12.4	46	+++
RMSI 2	4.7	4.1	5.5	2.7	0.38	1.4	0.4	0.3	2.1	11.2	13.3	16	+++
RMSI 3	5.3	4.5	2.6	2.2	0.13	1.9	0.2	0.2	2.3	5.0	7.3	32	++
RMSI 4	6.7	6.2	1.8	2.2	0.06	6.0	1.2	0.2	7.4	1.8	9.2	80	+++
RMSI 5	5.1	4.5	3.7	1.2	0.20	2.7	0.5	0.3	3.5	6.8	10.3	34	++
RMSI 6	5.0	4.2	9.9	4.5	0.53	2.2	1.2	0.4	3.8	13.2	17.0	22	++
RMSI 7	5.8	5.1	6.4	2.7	0.53	4.5	9.5	0.4	14.4	6.6	21.0	69	(+)
RMSI 8	5.2	4.6	12.2	5.5	1.01	5.6	4.9	1.1	11.6	11.7	23.3	50	(+)
RMSI 9	5.8	5.3	8.1	2.7	0.77	11.3	9.6	0.5	21.4	8.4	29.8	72	+
RMSI10	5.1	4.3	3.3	1.1	0.17	0.8	0.2	0.2	1.2	7.1	8.3	14	+
RMSI11	5.5	4.6	2.9	1.7	0.19	2.8	0.6	0.2	3.6	5.1	8.7	41	+
RMSI12	6.3	5.9	10.2	5.4	0.88	23.1	6.7	0.5	30.4	4.7	35.1	87	(+)

* (+) = <5%, + = 5-25%, ++ = 25-50%, +++ = >50%

Die Analyse-Werte für die Böden am Jakobshorn-Osthang (*R. grenierianus* RGSI 10-14, *R. montanus* s.str. RMSI 1-6 in Tab. 17) wiesen eine grosse Variationsbreite auf. Die Heterogenität ist bemerkenswert, da die untersuchte Gesamtfläche sehr klein war. Dabei gab es kaum Unterschiede bei den Analysen von Böden mit *R. grenierianus* und *R. montanus* s.str.

Es ist jedoch allgemein zu betonen, dass die Analyse-Werte für die Feinerde immer mit dem Skelettgehalt der Böden in Beziehung gesetzt werden müssen. Im Fall des Jakobshorns hatten alle untersuchten *R. montanus* s. str.-Böden einen mittleren bis hohen Skelettanteil, während die *R. grenierianus*-Böden einen kleinen bis mittleren Skelettanteil aufwiesen. Daher sind am Jakobshorn die Böden mit *R. montanus* s.str. im allgemeinen als nährstoffärmer als die Böden mit *R. grenierianus* zu beurteilen. Die physikalischen Eigenschaften dieser Böden wurden nicht untersucht, doch treten sicher Unterschiede auf. So sind skelettreiche Böden z.B. durchlässiger als skelettarme. Zudem handelte es sich bei den durchgeführten Analysen um einmalige Momentanwerte, denen daher keine übermässige Aussagekraft beigemessen werden darf.

7.3. *Populationsstruktur*

Bei den Untersuchungen über die Populationsstruktur wurden neben der Populationsgrösse auch die Populationsdichte und das Vorkommen von entwicklungsbedingten Varianten berücksichtigt. Beim letztgenannten Aspekt wurden drei verschiedene Kategorien unterschieden (Abb. 21): a) Keimlinge, b) nicht-reproduzierende Individuen, c) reproduzierende Individuen.

Zur Kategorie der Keimlinge gehören die eigentlichen Keimlinge, sowie die Jungpflanzen, deren Keimblätter noch grün, d.h. funktionsfähig waren. Die Kategorie nicht-reproduzierender Individuen enthielt Pflanzen der verschiedensten Altersstufen und Generationen.

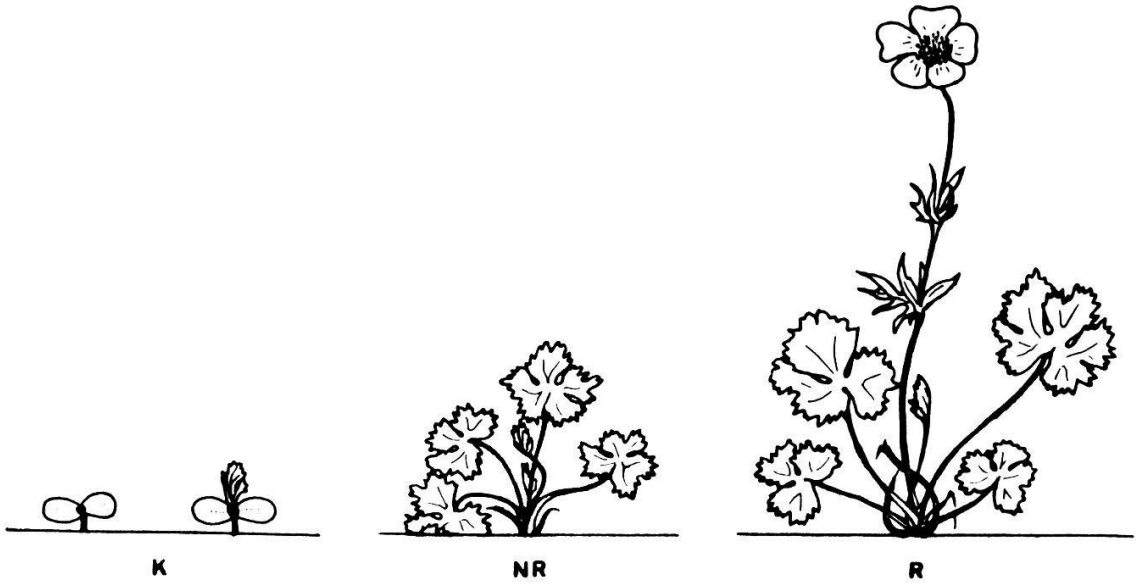


Abb. 21. Entwicklungsbedingte Varianten.

K = Keimlinge, NR = nicht-reproduzierende Individuen
R = reproduzierende Individuen

7.3.1. *R. grenierianus*

Im Untersuchungsgebiet variierte die Populationsgrösse von *R. grenierianus* stark, neben grossen Populationen wurden auch kleine beobachtet. Im allgemeinen waren die Populationen semi-kontinuierlich, d.h. es gab keine scharfe Trennung zwischen den Populationssektoren, meist variierte nur die Populationsdichte.

An günstigen Standorten wurden bis 400 Individuen pro m^2 beobachtet. *R. grenierianus* war im allgemeinen regelmässig verteilt, ohne Bevorzugung von besonderen Mikrostandorten. Die Individuen waren meist klein und deutlich voneinander getrennt. Nur an windexponierten Stellen kam *R. grenierianus* in kleinen Gruppen an windgeschützten, feuchteren Mikrostandorten vor. Der prozentuale Anteil der entwicklungsbedingten Varianten (Keimlinge, nicht-reproduzierende und reproduzierende Individuen) variierte zwischen den Populationen stark, ebenso traten innerhalb von Populationen von Jahr zu Jahr Schwankungen auf. Im allgemeinen stellten die

nicht-reproduzierenden Individuen jedoch den grössten Anteil. Die Zahl der Keimlinge schwankte von Jahr zu Jahr und auch innerhalb der Vegetationsperiode. Viele der im Frühjahr vorkommenden Keimlinge und Jungpflanzen starben im Laufe des Sommers ab. Die reproduzierenden Individuen hatten im allgemeinen eine Blüte, die sich meist kurz nach der Schneeschmelze entwickelte. Die Samen reiften meist aus. An günstigen Standorten blühten viele Individuen im September zum zweiten Mal. Unter günstigen Klimabedingungen reiften auch diese Samen. Die Samen von *R. grenierianus* benötigen eine Keimruhe, die auf die geringe Entwicklung des Embryos zurückzuführen ist (FOSSATI 1980). Es ist anzunehmen, dass die nach der Schneeschmelze auftretenden Keimlinge verschiedene Samengenerationen repräsentieren. In den dichten Rasen wurden Keimlinge häufig an kleinen, offenen Stellen (z.B. Trittstellen) beobachtet, was auf eine mögliche Dichteabhängigkeit der Keimung deutet. Zum Teil konnte auch eine gruppenweise Verteilung der Keimlinge in der Nähe von reproduzierenden Individuen beobachtet werden. In diesen Fällen fielen wahrscheinlich die ganzen Fruchtstände im Herbst zu Boden. Die Samenverbreitung geschieht aber auch durch Tiere (MüLLER 1977). Im Untersuchungsgebiet wurde beobachtet, dass viele Fruchtstände abgefressen wurden.

In Schutthalden, wo *R. grenierianus* allerdings nur selten und in kleinen Populationen vorkommt, können gelegentlich Rhizomteile abgespalten werden, aus denen neue Individuen entstehen. Diese vegetative Vermehrung ist jedoch von geringer Bedeutung.

7.3.2. *R. montanus* s.str.

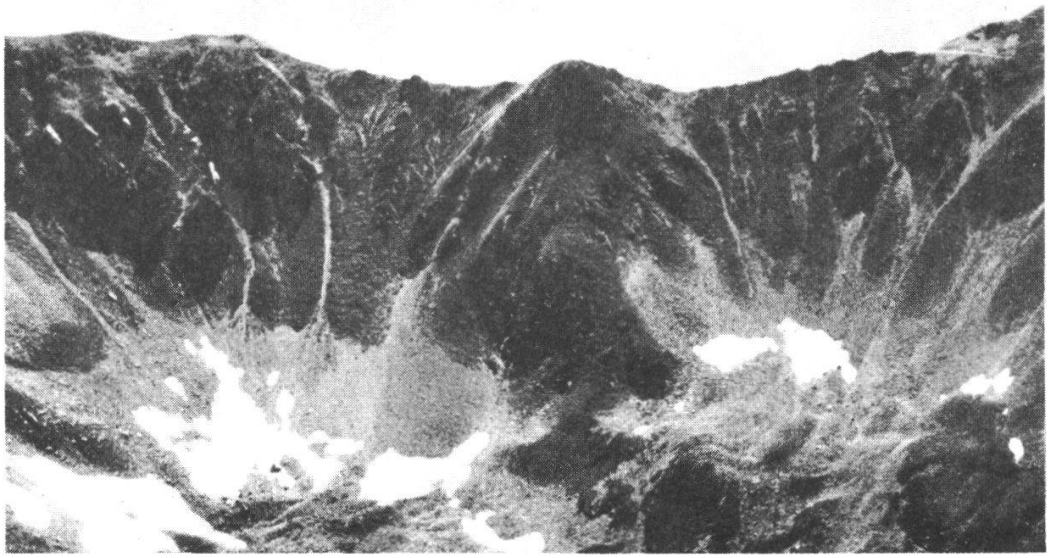
Die Populationsgrösse von *R. montanus* s.str. wurde durch die Nischengrösse limitiert. Im Untersuchungsgebiet waren grosse Teile des Dolomitgebietes für *R. montanus* s.str. zu trocken, daher waren die Populationen überwiegend klein und im Gegensatz zu *R. grenierianus*-Populationen deutlich voneinander getrennt. Die Populationsdichte variierte stark. In feuchten Mulden (Schneetälchen) kamen bis 350 Individuen pro m^2 vor, während die Dichte an Grenzstandorten (z.B. trockenen Seslerieten) unter einem Individuum pro m^2 lag. An günstigen Standorten mit hohen Populationsdichten waren die Pflanzen meist regelmässig verteilt ohne offensichtliche Bevor-

zugung von Mikrostandorten. An inhomogenen Standorten wuchs *R. montanus* s.str. hingegen oft gruppenweise in günstigeren Mikronischen. Es konnten keine deutlichen Unterschiede im demographischen Verhalten von *R. montanus* s.str. auf Dolomit- und Silikatstandorten festgestellt werden.

Der prozentuale Anteil der entwicklungsbedingten Varianten war bei *R. montanus* s.str. wie bei *R. grenierianus* sowohl zwischen den Populationen wie auch innerhalb von Populationen von Jahr zu Jahr verschieden. Meist stellten die nicht-reproduzierenden Individuen den grössten Anteil. Die reproduzierenden Pflanzen blühten nach der Schneeschmelze, es entwickelte sich meist ein einblütiger Blütenstiel und die Samen erlangten die Reife. Häufig blühten die Pflanzen im September zum zweiten Mal. Unter günstigen Klimabedingungen reiften auch diese Samen. Die Samen von *R. montanus* s. str. benötigen ebenfalls eine Keimruhe und es ist zu vermuten, dass die Keimlinge verschiedene Samengenerationen repräsentieren. Nach der Schneeschmelze im Frühling gab es meist viele Keimlinge, von denen jedoch nur wenige den Sommer überlebten. Die Keimung wurde offenbar von der Vegetationsdichte beeinflusst, da auf offenen Stellen mehr Keimlinge auftraten als in geschlossenen Rasen. Wie bei *R. grenierianus* konnte eine gruppenweise Verteilung von Keimlingen beobachtet werden. Diese Gruppen stammten wahrscheinlich von der gleichen Pflanze, deren ganzer Fruchtstand zu Boden gedrückt worden war. Auch bei *R. montanus* s.str. wurden Frassschäden festgestellt.

In Schutthalden, insbesondere am Jakobshorn, konnte neben der dominanten sexuellen Fortpflanzung gelegentlich auch eine vegetative Vermehrung beobachtet werden. Bei den grossen Individuen mit weit verzweigtem Rhizom wurden durch Ueberschüttung Rhizomteile abgespalten, aus denen neue Individuen entstanden.

7.4. *Verbreitungsmuster von R. grenierianus und R. montanus s.str. am Jakobshorn*



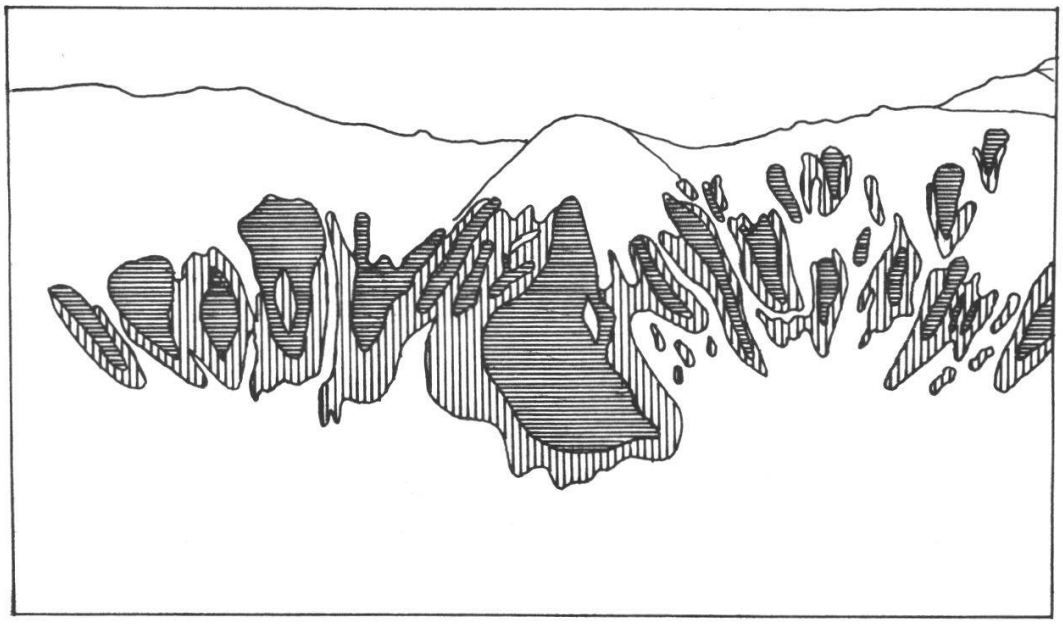


Abb. 22. Das Jakobshorngebiet. a. Luftbild des ONO-Hanges, b. Schema des Mikrodifferenzierungsmusters. (Aus DICKENMANN 1980).

R. grenierianus *R. montanus* s.str.

Am Osthang des Jakobshorns (2590 m) wurde ein interessantes Verbreitungsmuster von *R. grenierianus* und *R. montanus* s.str. gefunden (DICKENMANN 1980). Das Jakobshorn ist ein reines Silikatgebiet. *R. montanus* s.str. kam nur am Osthang zwischen 2520 und 2590 m ü.M. vor. Der limitierende Einfluss der Nischengrösse auf die Population kam am Jakobshorn spektakulär zum Vorschein. Das Verbreitungsmuster von *R. grenierianus* und *R. montanus* s.str. folgte genau dem Mikrorelief. *R. grenierianus* besiedelte die kleinen Kuppen mit homogenen Rasen, während *R. montanus* s.str. in den dazwischenliegenden feuchteren Mulden und Schuttstellen mit offener Vegetation vorkam (Abb. 22, 23). Es wurden nie triploide Pflanzen gefunden.

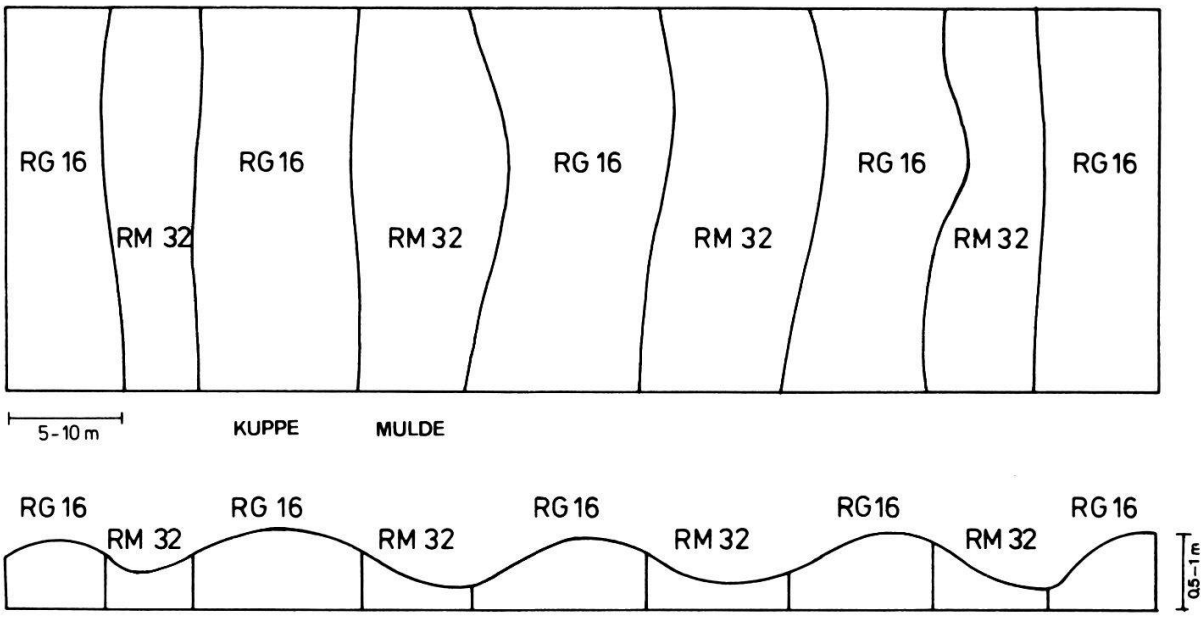


Abb. 23. Mikrodifferenzierungsmuster am Jakobshorn. (Aus DICKENMANN 1980). RG16 = *R. grenierianus*, RM32 = *R. montanus* s.str.

7.4.1. *Charakterisierung der Nischen von R. grenierianus und R. montanus s.str. am Jakobshorn*

Die Neigung des ONO-Hanges des Jakobshornes betrug ca. 40-65% und nahm von oben nach unten ab.

R. grenierianus wuchs in stabilisierten Nischen mit dichter, homogener Rasenvegetation. Es handelte sich um kleine Kuppen, die im Durchschnitt ca. 0.5 - 1 m höher lagen als die dazwischenliegenden Mulden mit *R. montanus* s.str. Die Böden waren gut entwickelt mit einer kleinen Rohhumusauflage und darunterliegendem Mullhorizont mit geringem bis mittlerem Skelettanteil. Die Bodenanalysen wurden bereits in Kapitel 6.2. dargestellt. Die Vegetation war ein geschlossener, alpiner Silikatrasen (Tab. 18). Die interspezifische Konkurrenz um Licht, Nährstoffe und Wasser schien recht hoch zu sein. Ueberschüttungen traten nur selten auf.

R. montanus s.str. wuchs in nur teilweise stabilisierten Schuttflächen, die häufig durch grössere Steine überschüttet wurden. Bei den Böden handelt es sich teilweise um Schuttrohböden mit wenig organischer Substanz,

Tab. 18. Vegetationsaufnahmen einer *R. grenierianus*- und einer *R. montanus* s.str.-Nische am Jakobshorn

Erklärungen zu den Deckungswerten s. Tab. 14.

R. grenierianus	
Deschampsia flexuosa	1
Nardus stricta	1
Helictotrichon versicolor	2
Anthoxanthum alpinum	2
Festuca halleri	1
Agrostis rupestris	1
Luzula lutea	1
Juncus trifidus	+
Vaccinium gaultherioides	1
Vaccinium myrtillus	+
Salix retusa	2
Loiseleuria procumbens	+
Vaccinium vitis-idaea	+
Empetrum harmaphroditum	+
Rhododendron ferrugineum	+
Veronica bellidioides	+
Campanula scheuchzeri	+
Geum montanum	+
Cirsium spinosissimum	+
Gentiana kochiana	+
Gentiana campestre	+
Soldanella pusilla	1
Leontodon helveticus	1
Homogyne alpina	1
Ligusticum mutellina	1
Senecio carniolicus	+
Campanula barbata	+
Ranunculus grenierianus	1
Selaginella selaginoides	+
Polygonum viviparum	+
Potentilla aurea	+
Pulsatilla sulphurea	+
Euphrasia minima	1
Hieracium glanduliferum	+
Gnaphalium supinum	+
Phyteuma hemisphaericum	
R. montanus s.str.	
Agrostis schraderiana	+
Festuca halleri	+
Deschampsia flexuosa	+
Anthoxanthum odoratum	+
Luzula spadicea	+
Luzula lutea	+
Potentilla aurea	+
Homogyne alpina	+
Chrysanthemum alpinum	+
Senecio carniolicus	+
Soldanella pusilla	+
Cirsium spinosissimum	+
Gentiana punctata	+
Veronica bellidioides	+
Doronicum clusii	+
Gnaphalium supinum	+
Leontodon helveticus	+
Hieracium glanduliferum	+
Euphrasia minima	+
Ranunculus montanus s.str.	1

zum Teil aber auch um stabilere, gut entwickelte Böden, die unter den groben Steinen einen 10-15 cm dicken Mullhorizont aufwiesen. Die Mulden mit *R. montanus* s.str. trockneten nur selten aus, da von oben ständig etwas Wasser nachfloss.

In den *R. montanus* s.str.-Nischen konnten sich nur wenige andere Pflanzenarten entwickeln, die Ueberschüttung ebenfalls ertrugen (Tab. 18). Der Deckungsgrad der Vegetation betrug meist weniger als 20%, zum Teil kam *R. montanus* s.str. in Reinbeständen vor. Wegen der geringen Konkurrenz stand den einzelnen *R. montanus* s.str.-Individuen ein grösserer Wurzelraum zur Verfügung als den *R. grenierianus*-Pflanzen in den dichten Rasen. Zudem konnten *R. montanus* s.str. wegen der höheren Bodenfeuchtigkeit in den Mulden mehr transpirieren und somit Nährstoffe aufnehmen als *R. grenierianus*. Diese Faktoren kompensieren den allgemein höheren Skelettanteil der Böden in den *R. montanus* s.str.-Nischen.

7.4.2. *Demographische Untersuchungen am Jakobshorn-Osthang*

Um die Populationsstrukturen von *R. grenierianus* und *R. montanus* s.str. am Jakobshorn besser erfassen zu können, wurden Dauerflächen angelegt.

Methoden. - Mitte Juli 1979 wurden zwölf Flächen von je 1 m^2 mit Armiereisen markiert, sechs in den homogenen Rasen mit *R. grenierianus* und sechs in den Mulden mit offener Vegetation und *R. montanus* s.str. Alle Individuen von *R. grenierianus* und *R. montanus* s.str. wurden eingemessen und ihr genauer Standort notiert. Während den Vegetationsperioden 1979-1981 wurden die Flächen meist monatlich kontrolliert. Drei entwicklungsbedingte Varianten, nämlich Keimlinge, nicht-reproduzierende und reproduzierende Individuen wurden unterschieden (vgl. Abb. 20). Neben der Blattzahl und der Blattfläche bei nicht-reproduzierenden und reproduzierenden Individuen wurde bei den reproduzierenden Pflanzen auch die Blütenzahl und die Samenentwicklung notiert.

Zur Erfassung der Blattfläche wurden Länge und Breite der Blätter gemessen (Abb. 24). Die Rechtecksfläche (lxb) ist etwas grösser als die effektive Blattfläche. Zweck dieses Verfahrens war das Erhalten von Vergleichswerten, deshalb wurde diese einfache, nicht destruktive Methode verwendet.

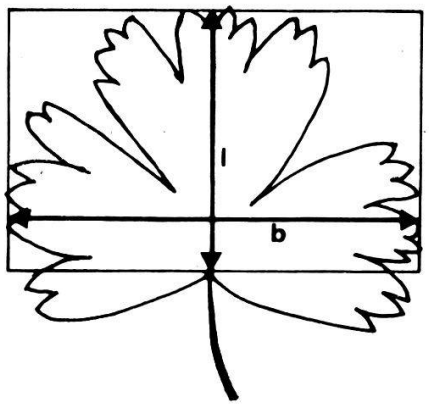


Abb. 24. Methode zur Erfassung der Blattfläche.

Ergebnisse. - *R. grenierianus*. - Die Populationsstruktur von *R. grenierianus* in den untersuchten Flächen war mit seinen übrigen Standorten vergleichbar. Die Pflanzen waren in den homogenen Rasen meist regelmässig verteilt. Die Populationsdichte war in allen Quadraten ziemlich hoch. Nicht-reproduzierende Individuen kamen am häufigsten vor (Tab. 19, Abb. 26). Das Verhältnis von nicht-reproduzierenden Individuen zu reproduzierenden betrug 2.8:1. Im Juli wurden meist viele Keimlinge beobachtet, die teilweise in Gruppen auftraten. Die Mehrzahl dieser Keimlinge starb jedoch bis September wieder ab. Von den insgesamt 306 Keimlingen im Juli 1979 waren im September 1979 bereits 249 abgestorben, bis September 1980 waren weitere 22 abgestorben, bei Versuchsende im September 1981 lebten noch 35 Individuen (14%), von denen 16 im Sommer 1981 geblüht und Samen produziert hatten (Abb. 25).

Im allgemeinen waren die Pflanzen kleinwüchsig mit durchschnittlich 3-4 grünen Blättern (Abb. 26). Die reproduzierenden Individuen bildeten meist einen kurzen, unverzweigten Blütenstiel mit einer Blüte. 1979 und 1981 blühte etwa ein Viertel der reproduzierenden Pflanzen im September ein zweites Mal. Pro Kontrollfläche starben etwa 3-5 von durchschnittlich 90 reproduzierenden und nicht-reproduzierenden Pflanzen pro Jahr. Während des Versuches starben insgesamt 58 solche Pflanzen ab. Die Verluste an diesen Pflanzen erfolgten meist im Winter, während die Keimlinge in ihrer frühen Lebensphase während der Vegetationsperiode abstarben. Die Jungpflanzen erlitten über den Winter nur wenig Verluste.

Tab. 19. Anzahl Keimlinge, nicht-reproduzierende und reproduzierende Individuen innerhalb der Dauerquadrate Ende Juli 1979

R. grenierianus					*R. montanus* s.str.				
Quadrat	K	NR	R	total	Quadrat	K	NR	R	total
1	53	47	14	114	7	84	12	24	109
2	44	31	12	87	8	108	15	18	141
3	65	53	19	137	9	92	13	12	117
4	28	88	16	132	10	27	11	15	53
5	59	112	46	207	11	139	27	31	197
6	57	76	35	168	12	38	6	7	51
total	306	407	142	845	total	488	84	97	668
$\bar{x}$	51	68	24	141	$\bar{x}$	81	14	16	111

K = Keimlinge, NR = nicht reproduzierende Pflanzen, R = reproduzierende Pflanzen

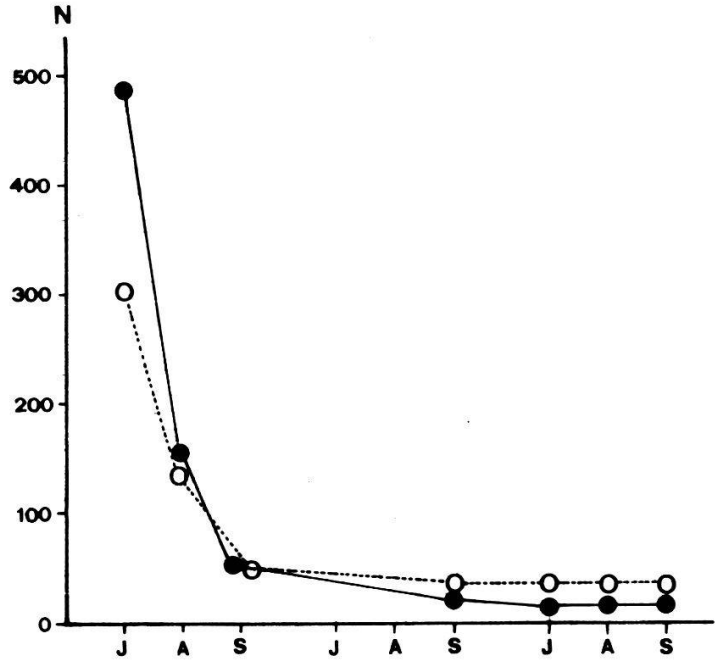


Abb. 25. Ueberlebensrate der Keimlinge vom Juli 1979

o *R. grenierianus* ● *R. montanus* s.str.

J = Juli, A = August, S = September

R. montanus s.str. - *R. montanus* s.str. zeigte eine Populationsstruktur, die im Untersuchungsgebiet nur für einige inhomogene Schuttstandorte typisch war. Die Pflanzen waren meist gruppenweise unregelmässig in der offenen Schuttvegetation verteilt. Die Gesamtindividuenzahl lag tiefer als bei *R. grenierianus* (Abb. 27). Auch die Variation von Kontrollfläche zu Kontrollfläche war viel grösser, was sich teilweise durch die Instabilität und Inhomogenität der Nischen erklären liess. Ende Juli 1979 waren die Keimlinge zahlenmässig dominant, reproduzierende und nicht-reproduzierende Individuen gab es viel weniger. Das Verhältnis von nicht-reproduzierenden zu reproduzierenden Pflanzen betrug 1:1.1 (Tab. 19). Im Laufe der Vegetationsperiode änderten sich die Verhältnisse, da viele Keimlinge abstarben und die Ueberlebenden sich zu nicht-reproduzierenden Jungpflanzen entwickelten. Mit wenigen Ausnahmen traten alle Keimlinge im Frühjahr kurz nach der Schneeschmelze auf. Die Häufigkeit der Keimlinge, aber auch ihre Sterblichkeit war grösser als bei *R. grenierianus*. Von den insgesamt 488 Keimlingen im Juli 1979 starben 429 bereits im Laufe desselben Sommers ab, bei Versuchsende im September 1981 lebten nur noch 19 (4%), von denen nur zwei im Sommer 1981 geblüht und Samen produziert hatten (Abb. 25).

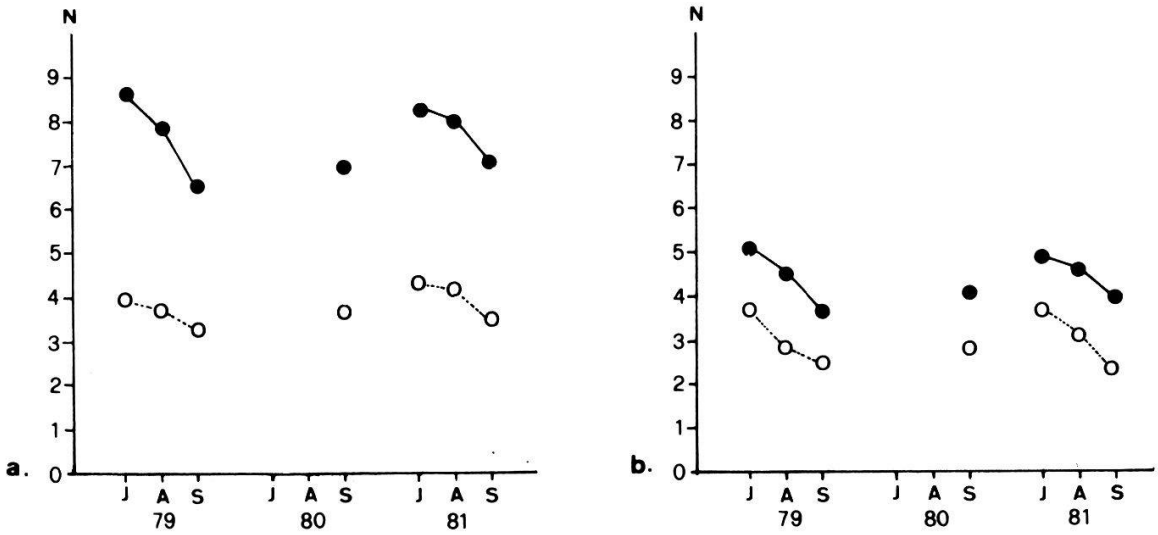


Abb. 26. Anzahl grüne Blätter (N) pro Pflanze

a. reproduzierende Individuen
b. nicht-reproduzierende Individuen

o *R. grenierianus* ● *R. montanus* s.str.
J = Juli, A = August, S = September

QUADRAT 1

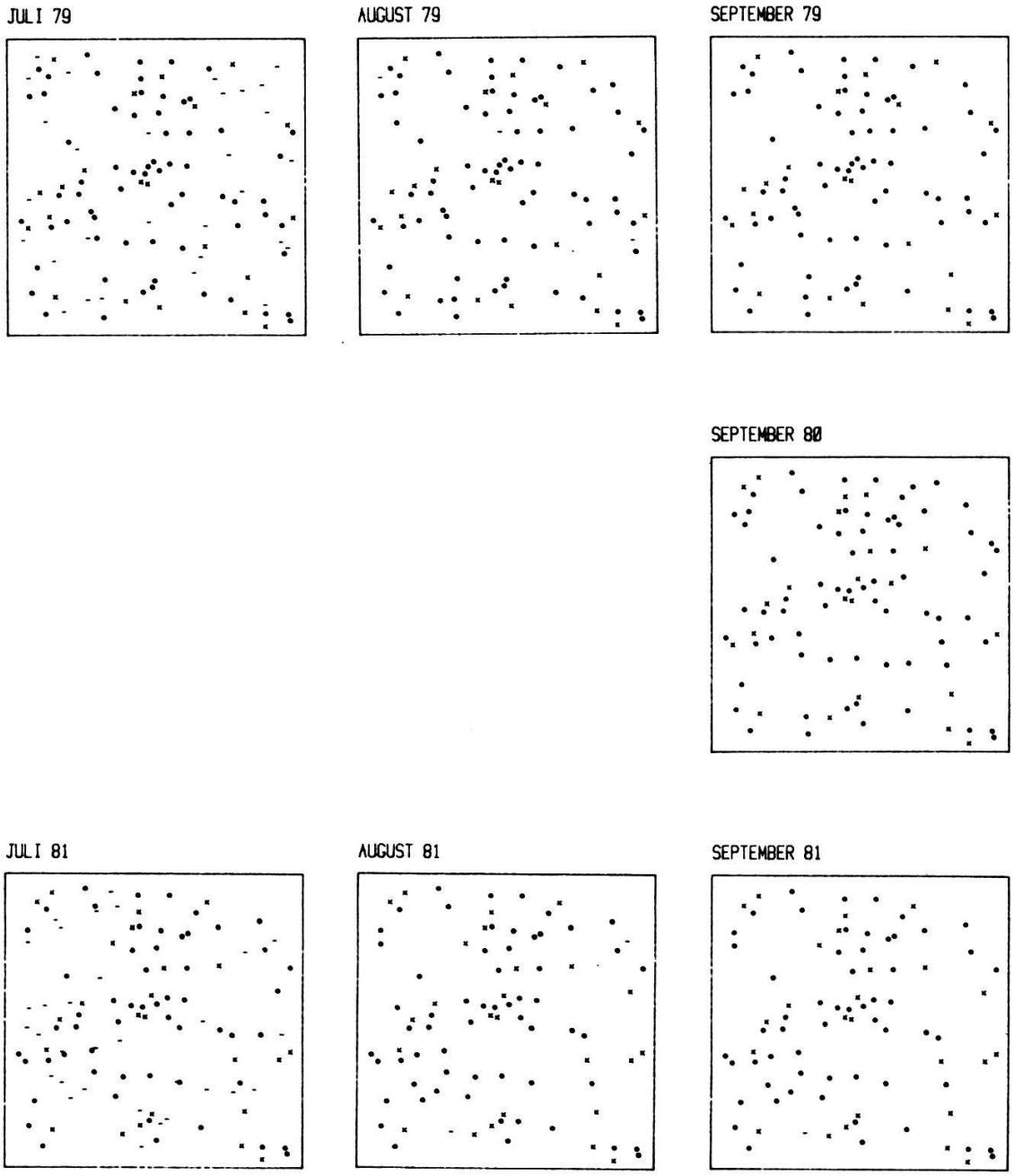


Abb. 27. Beispiel einer Kontrollfläche mit *R. grenierianus* am Jakobshorn.

- Keimlinge
· nicht-reproduzierende Individuen
x reproduzierende Individuen

QUADRAT 7

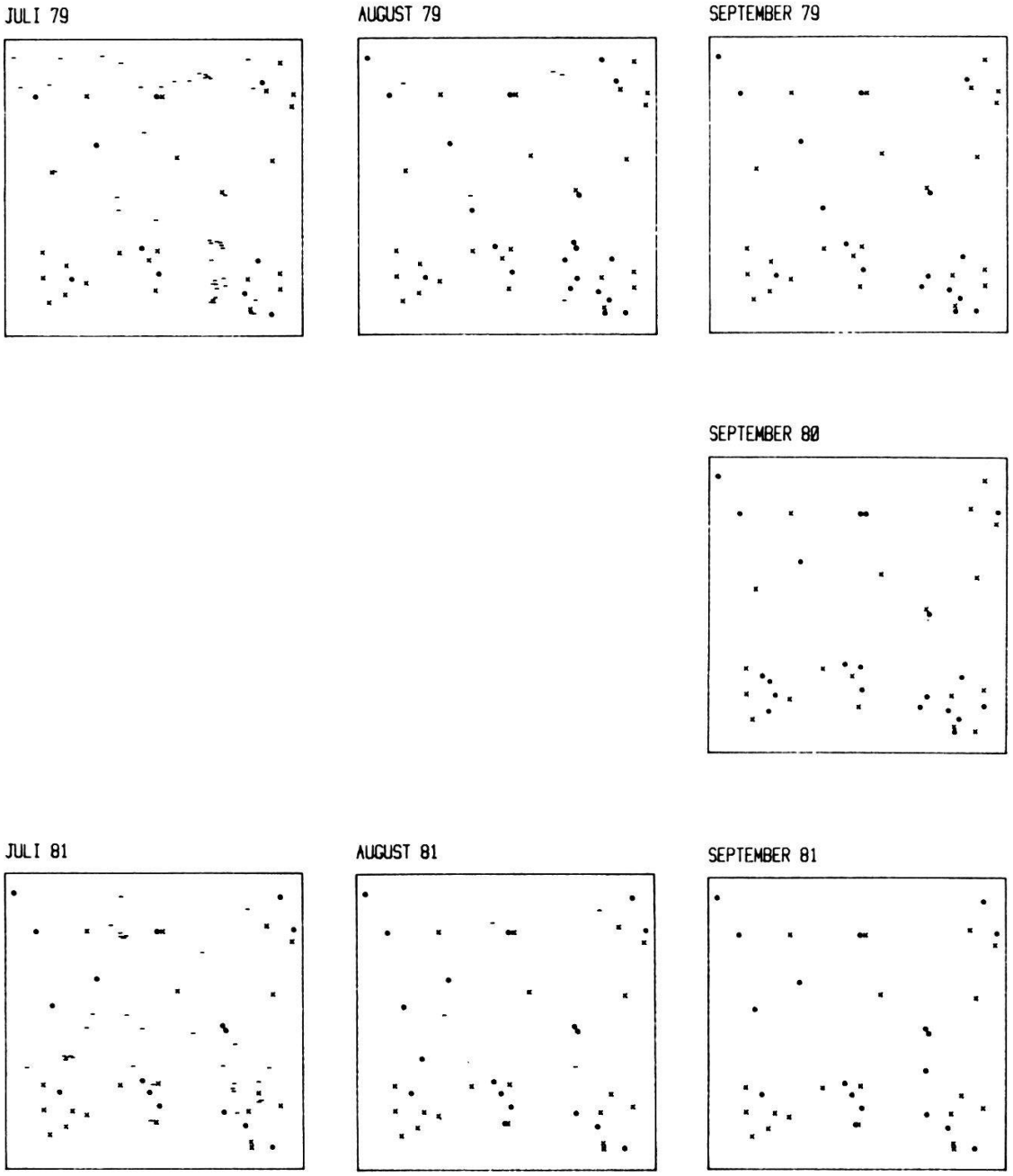


Abb. 28. Beispiel einer Kontrollfläche mit *R. montanus* s.str. am Jakobshorn.

- Keimlinge
· nicht-reproduzierende Individuen
x reproduzierende Individuen

Während des Versuchs starben insgesamt 28 reproduzierende und nicht-reproduzierende Pflanzen ab. Im Gegensatz zu den Keimlingen, die grösstenteils während der Vegetationsperiode in ihrer frühen Lebensphase abstarben, erfolgten die Verluste an reproduzierenden Pflanzen im Winter. In dieser Hinsicht verhielt sich *R. montanus* s.str. ähnlich wie *R. grenierianus*.

Die reproduzierenden Pflanzen waren meist gross, hatten 7-12 grosse Blätter (Abb. 26a) und lange, teilweise verzweigte Blütenstiele. 1979 und 1981 blühten 27 (34%) der reproduzierenden Pflanzen im September ein zweites Mal, also prozentual etwas mehr als bei *R. grenierianus*. Die nicht-reproduzierenden Individuen hatten weniger, aber ebenfalls grosse Blätter (Abb. 26b). In sechs Fällen konnte eine klonale Vermehrung beobachtet werden, indem neben grossen Pflanzen durch Rhizomabspaltung sechs neue Rosetten entstanden.

Der Vergleich der mittleren Blattfläche der nicht-reproduzierenden und reproduzierenden Pflanzen vom Juli 1979 (Abb. 29) zeigt einerseits, dass bei beiden Arten die mittlere Blattfläche der reproduzierenden Individuen grösser ist als bei den nicht-reproduzierenden. Das lässt sich vor allem damit erklären, dass die Klasse der nicht-reproduzierenden Pflanzen Individuen von verschiedenem Alter enthält. Die reproduzierenden Individuen hingegen sind meist vitale Adultpflanzen.

Der Vergleich zwischen den Arten zeigt, dass die mittlere Blattfläche bei *R. montanus* s.str. fast dreimal so gross ist wie bei *R. grenierianus* (Abb. 29). Multipliziert man die mittlere Blattfläche jedoch mit der durchschnittlichen Individuenzahl pro Quadratmeter, ergeben sich auf die Dauerquadrate bezogen andere Verhältnisse. Die mittlere Blattfläche in den Quadraten mit *R. grenierianus* ist dann sogar leicht höher als in den Quadraten mit *R. montanus* s.str. (Abb. 30).

Der Vergleich der Dauerquadrate von *R. grenierianus* und *R. montanus* s.str. ergibt verschiedene interessante Aspekte. Die beiden Taxa verhielten sich in diesen speziellen ökologischen Nischen trotz der engen Verwandtschaft etwas unterschiedlich in Bezug auf Fortpflanzungs- und Lebensstrategien, wobei sich vor allem das Verhalten von *R. montanus* s.str. durch eine grosse Flexibilität auszeichnete. Bei beiden Taxa gab es im Frühjahr

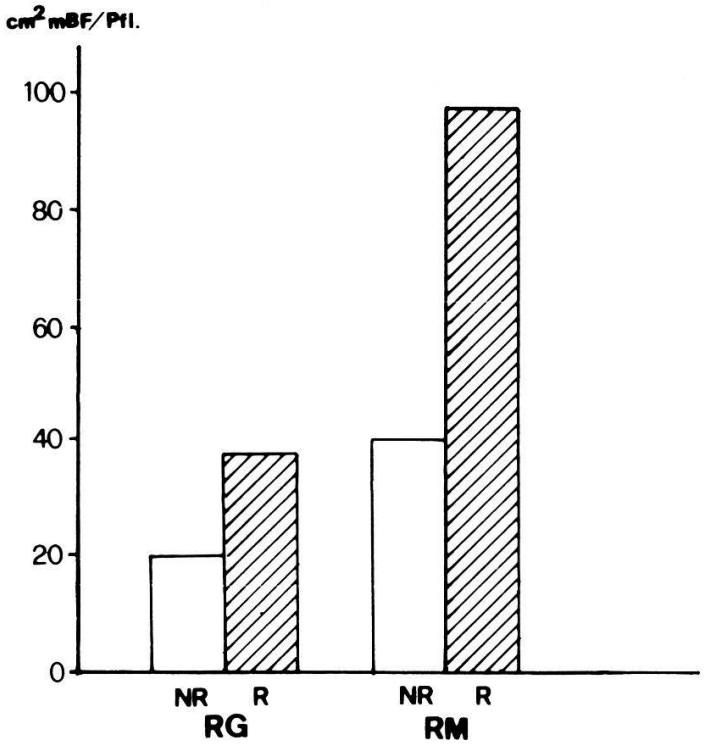


Abb. 29. Mittlere Blattfläche pro Pflanze im Juli 1979.

RG = *R. grenierianus* RM = *R. montanus* s.str.
NR = nicht-reproduzierende Pflanzen
R = reproduzierende Pflanzen

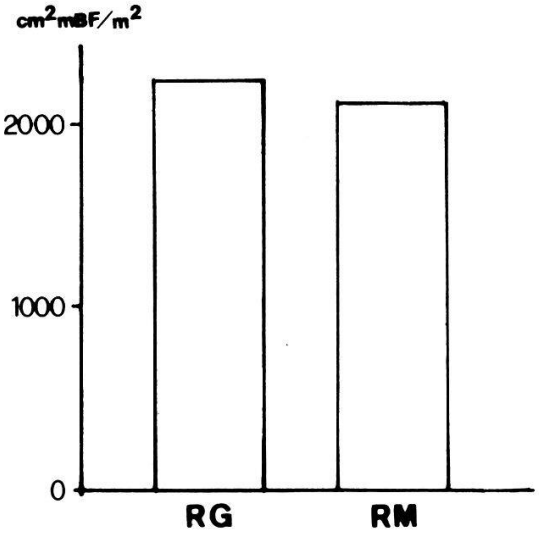


Abb. 30. Mittlere Blattfläche pro Dauerquadrat (1 m^2) im Juli 1979.

RG = *R. grenierianus* RM = *R. montanus* s.str.

viele Keimlinge, bei *R. grenierianus* etwas weniger als bei *R. montanus* s.str. Die Sterberate, die bei beiden Taxa hoch war, war bei *R. montanus* s.str. noch höher als bei *R. grenierianus*, so dass gesamthaft gesehen sich mehr neue *R. grenierianus*- als *R. montanus* s.str.-Keimlinge etablieren konnten. Die grössere Sterberate bei *R. montanus* s.str. wurde teilweise durch klonales Wachstum kompensiert, das sonst bei diesem Taxon eher eine Ausnahme war. Der Selektionsdruck auf *R. montanus* s.str. war am Jakobshorn - ausserhalb seines Hauptverbreitungsgebietes - sehr stark. Die meisten neuen Rekombinationstypen wurden also offenbar eliminiert, während "etablierte" Genotypen durch das klonale Wachstum gefördert wurden. Der Gen-Pool von *R. montanus* s.str. am Jakobshorn schien also beschränkt zu sein. Bei *R. grenierianus* konnte die für dieses Taxon repräsentative Fortpflanzungsstrategie beobachtet werden, da seine Nische mehr oder weniger seine üblichen Standortsansprüche erfüllte.

8. Diskussion

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zeigen, wie wichtig edaphische Faktoren für die Lebensstrategien alpiner Taxa sind. Ein Einfluss des Substrates wurde manchmal als direkt, manchmal als indirekt wirkend erkannt.
Das allgemeine Verbreitungsmuster von *R. montanus* s.l. scheint direkt durch den Substrat-Typ beeinflusst zu sein. Silikatböden in der alpinen Stufe bei Davos wurden hauptsächlich von *R. grenierianus* besiedelt, daneben gelegentlich auch von *R. montanus* s.str.. Dolomitböden wurden jedoch ausschliesslich von *R. montanus* s.str. besiedelt. Ein ähnliches Verhaltensmuster wurde bei *Lotus alpinus* beobachtet (URBANSKA und SCHWANK 1980). Tetraploide *L. alpinus* wurden auf Silikat und Dolomit gefunden, während die Diploiden vor allem auf Silikat und nur ausnahmsweise auf Dolomit vorkamen. Bei *L. alpinus* kam die diploide Sippe nur in höheren Lagen vor. Ein solcher Einfluss der Höhe über Meer wurde bei *R. montanus* s.l. nicht beobachtet.

Der Einfluss edaphischer Faktoren kommt viel feiner zum Vorschein, wenn das demographische Verhalten der *R. montanus*-Gruppe berücksichtigt wird.