

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

Herausgeber: Geobotanisches Institut, Stiftung Rübel (Zürich)

Band: 99 (1988)

Artikel: Genetisch-ökologische Untersuchungen an alpinen Pflanzenarten auf verschiedenen Gesteinsunterlagen : Keimungs- und Aussaatversuche = Genetic-ecological studies in alpine plants from various substrata : germination trials and sowing experiments

Autor: Schütz, Martin

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-308907>

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: 31.01.2026

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

**Genetisch-ökologische Untersuchungen
an alpinen Pflanzenarten
auf verschiedenen Gesteinsunterlagen:
Keimungs- und Aussaatversuche**

Genetic-ecological studies in alpine plants
from various substrata:
germination trials and sowing experiments

von Martin SCHÜTZ

1988

INHALT

VORWORT	5
1. EINLEITUNG	7
2. DAS UNTERSUCHUNGSGEBIET	21
2.1. Das Klima im Sommer 1982 - 1986	23
2.2. Schutthalden im Untersuchungsgebiet	25
3. MATERIAL UND METHODEN	29
3.1. Ernte und Aufbewahren des Samenmaterials, sammeln von Pflanzenmaterial	29
3.2. Keimung und Jungpflanzenentwicklung unter kontrollierten Bedingungen	35
3.2.1. Versuche ohne Vorbehandlung	35
3.2.2. Versuche mit Vorbehandlung	35
3.2.3. Jungpflanzentwicklung	37
3.2.4. Auswertung und Codierung	37
3.3. Keimung und Jungpflanzenentwicklung im Felde	38
3.3.1. Aussaaten auf Karbonat	40
3.3.2. Aussaaten auf Silikat	42
3.3.3. Auswertung und Definitionen	43
4. ERGEBNISSE	44
4.1. Keimung und Jungpflanzenentwicklung unter kontrollierten Bedingungen	44
4.1.1. Versuche ohne Vorbehandlung	45
4.1.1.1. Erntejahr und Keimverhalten	51
4.1.1.2. Lagerung von Samenmaterial und Keimverhalten	52
4.1.1.3. Keimverhalten von alpinen Samen aus dem Versuchsgarten in Zürich	56
4.1.1.4. Zur Jungpflanzenentwicklung im Gewächshaus	58

4.1.2. Versuche mit Vorbehandlung	63
4.1.2.1. Einfluss der Skarifikation auf das Keimverhalten	63
4.1.2.2. Einfluss von Gibberellinsäure (GA ₃) auf das Keimverhalten	67
4.1.2.3. Wirkung von einer kombinierten Vorbehandlung (Skarifikation und Gibberellin) auf das Keimverhalten	76
4.2. Keimung und Jungpflanzenentwicklung im Felde	79
4.2.1. Aussaaten auf Karbonat	79
4.2.1.1. Gesamt-Auswertung	79
4.2.1.2. Verhalten einzelner Arten	83
4.2.1.3. Verhaltensmuster im Felde	112
4.2.2. Aussaaten auf Silikat	117
5. DISKUSSION	121
ZUSAMMENFASSUNG - SUMMARY - RESUME	136
LITERATURVERZEICHNIS	140
ANHANG FARBTAFELN	149
TABELLEN- UND FIGURENINDEX	153

VORWORT

Die vorliegende Arbeit entstand in den Jahren 1984 - 1987 am Geobotanischen Institut ETH, Stiftung Rübel.

Zu grossem Dank verpflichtet bin ich Frau Prof. Dr. K. M. Urbanska. Unermüdlich war sie zur Hilfe und zur Diskussion bereit. Besonderer Dank gebührt Herrn Prof. Dr. E. Landolt, welcher die Arbeit kritisch begleitete. Bedanken möchte ich mich auch bei Frau A. Honegger für die Korrektur des Manuskriptes.

Den Mitgliedern der alpinen Gruppe, die in Clavadel zu einer angenehmen Atmosphäre beitrugen und stets zur Hilfe bei der Feldarbeit bereit waren, möchte ich herzlich danken.

Organisatorische und technische Probleme am Institut konnten durch Frau A. Hegi und Herr R. Graf immer bereinigt werden. Herr R. Graf half auch bei der photographischen Dokumentation. Um die Pflege der Pflanzen im Versuchsgarten und Gewächshaus kümmerten sich Herr H.P. Ackermann und Herr M. Fotsch. Ihnen allen sei herzlich gedankt.

Für die finanzielle Unterstützung danke ich dem Schweizerischen Nationalfonds und der Stiftung Rübel.

1. EINLEITUNG

Fortpflanzung durch Samen und klonales Wachstum bei höheren Pflanzen. Fortpflanzung bei höheren Pflanzen umfasst sowohl sexuelle wie auch asexuelle Bildung von Nachkommen. Sie erfolgt einerseits durch Samen, andererseits durch verschiedene vegetative Prozesse. Jeder dieser Prozesse hat spezifische Folgen für die genetische Struktur und die demographischen Parameter der Population (WILLIAMS 1975). Wichtig scheint die biologische Funktion der Fortpflanzungseinheiten; ob diese sexuell oder asexuell gebildet werden, ist weniger massgebend (URBANSKA 1984).

Von Fortpflanzung kann erst dann gesprochen werden, wenn die Tochter- von der Mutterpflanze getrennt ist und als *physiologisch unabhängig* betrachtet werden kann (vgl. URBANSKA 1985). Bei der Fortpflanzung durch Samen ist dieser Vorgang klar erkennbar, vegetative Fortpflanzung ist jedoch sehr komplex. Bei Pflanzen, die spezialisierte Propagulen bilden, z.B. Brutzwiebeln bei *Polygonum viviparum* (vgl. z.B. URBANSKA 1985) oder Turionen bei *Spirodela polyrrhiza* (vgl. z.B. LANDOLT 1986) ist die Bildung von Nachkommen eindeutig festzustellen; falls jedoch die vegetative Fortpflanzung durch Fragmentation von Klonen erfolgt, ist die Unterscheidung zwischen klonalem Wachstum und eigentlicher Bildung von Nachkommen, vor allem im Felde, oft schwierig zu machen.

Neuere Ergebnisse zeigen, dass die voneinander getrennten Klonteile ein individuelles Verhaltensmuster aufweisen (HARTNETT und BAZZAZ 1985, URBANSKA et al. 1987); deshalb ist die Fragmentation von Klonen als ein Prozess der vegetativen Fortpflanzung zu betrachten. Beim klonalen Wachstum dehnt sich ein Genotyp räumlich aus, z.B. durch Bildung eines Horstes, die klonal gewachsenen Teile bilden aber *zusammen* eine physiologische Einheit. In der vorliegenden Arbeit wird der Begriff "Fortpflanzung" nach der Definition in URBANSKA (1985) verwendet.

Die Bildung von Fortpflanzungseinheiten wird durch die Konkurrenz von Nachbarpflanzen beeinflusst (HARPER 1961, 1967, WEINER 1982). So wurde z.B. bei *Biscutella levigata* von Dolomit ein Zusammenhang zwischen Vegetationsdichte und Samenertrag beobachtet (GASSER 1986): Der Samenertrag war auf Schutt am grössten, bei lückiger Vegetation kleiner und bei dichtem Bewuchs am geringsten. DOUGLAS (1981) konnte bei *Mimulus primuloides* in tiefen Lagen ein geringeres klonales Wachstum beobachten, welches durch Konkurrenz verursacht wurde. In mittlerer Lage wurde eine Zunahme des klonalen Wachstums beobachtet, da die Vegetation lückiger wurde. Allerdings ging bei *Mimulus primuloides* in hohen Lagen das klonale Wachstum wegen schlechteren klimatischen Bedingungen wieder zurück. In allen Höhenlagen wurden aber prozentual mehr Ressourcen zugunsten der vegetativen Fortpflanzung eingesetzt als zur Samenproduktion.

Mehrere Autoren behaupten, dass bei Pflanzen, die sich sowohl vegetativ wie auch durch Samen vermehren können, bei dichter Vegetation die Zuteilung von Ressourcen zugunsten der Fortpflanzung durch Samen verschoben wird, während bei kleinerer Vegetationsdichte mehr Energie zur vegetativen Fortpflanzung eingesetzt wird, weil diese lokal mit wenig Risiken verbunden ist (siehe z.B. ABRAHAMSON 1975, WILLIAMS 1975). In dichter Vegetation werden, verglichen mit einem Klon auf offener Fläche, weniger Blüten und Samen produziert, und zwar deshalb, weil die Bildung von vegetativen Strukturen eingeschränkt wird und so weniger blütentragende Stengel gebildet werden können. Die Anzahl Blüten pro Stengel bleibt konstant (SMITH 1983 a).

Wieviel Energie wenden Pflanzen für die Fortpflanzung auf, bzw. wie verteilen sie die Ressourcen, falls sie die Möglichkeit haben, sich sowohl vegetativ wie auch durch Samen zu vermehren? Auf offenen und gestörten Flächen ist die Sterblichkeit ausgewachsener Pflanzen gross, deshalb sollte mehr Energie zur Fortpflanzung verwendet werden als auf ungestörten, dicht bewachsenen Flächen, wo Keimlinge und Jungpflanzen kaum aufkommen können. Pflanzen von offenen Flächen ist es mangels

Konkurrenz möglich mehr Ressourcen ins Fortpflanzungssystem zu investieren (Mc ARTHUR und WILSON 1967, LEE und BAZZAZ 1982). Einjährige Pflanzen müssen ebenfalls mehr Ressourcen zur Fortpflanzung durch Samen verwenden als mehrjährige (HARPER 1967, BAZZAZ und REEKIE 1985), weil das die einzige Überlebensstrategie der Populationen ist.

Oft wurde versucht die Ressourcenverteilung energetisch zu bestimmen (siehe z.B. MOONEY und BILLINGS 1960, STRUIK 1965, HARPER und ODGEN 1970, ODGEN 1974, SCHAFFER 1974, SCHAFFER und SCHAFFER 1979, ARMSTRONG 1982). Die Definition eines geeigneten Masses ist problematisch. Die Biomasse als Mass für die Ressourcenverteilung kann zu Fehlern führen, weil Organe von mehrjährigen Pflanzen oft mehrere Funktionen haben (URBANSKA 1984). Die Biomasse muss auch nicht korreliert sein mit Kalorien- oder Nährstoffinvestition (ABRAHAMSON 1980). Oft sind die verfügbaren Literaturangaben eher schwierig zu interpretieren, weil kein Unterschied zwischen klonalem Wachstum und der eigentlichen Fortpflanzung definiert und die Terminologie sehr arbiträr verwendet wird. Deshalb werden hier nur zwei Beispiele zitiert.

Bei *Tussilago farfara* werden zwischen 3 und 8 % der Nettoproduktion zur Bildung von Samen aufgewendet, für das klonale Wachstum 3 bis 23 % (ODGEN 1974). Die edaphischen Bedingungen und die Vegetationsdichte haben einen geringeren Einfluss auf die Samenproduktion als auf das klonale Wachstum. Bei einjährigen *Compositae* werden 20 bis 30 %, im Durchschnitt 21 % der Nettoproduktion, für die Fortpflanzung aufgewendet (HARPER und ODGEN 1970), allerdings wird alles in die Bildung von Samen investiert. In diesen beiden Beispielen ist der Aufwand für die Fortpflanzung also etwa gleich gross.

Obwohl bei ausdauernden Pflanzen die Investition in die Produktion von Samen klein scheint, können die Kosten trotzdem diejenigen des klonalen Wachstums übersteigen, da sowohl Samenfrass wie auch die hohe

Keimlingssterblichkeit ihren Tribut fordern (CALLAGHAN und EMANUELSON 1985). Ausserdem keimen viele Samen nie und werden im Boden abgebaut.

Die sexuelle oder asexuelle Fortpflanzung durch Samen umfasst nicht nur Samenbildung sondern auch deren Verbreitung und Keimung sowie die Etablierung der Keimlinge; jede dieser Phasen ist mit grossen Risiken verbunden. So wird beispielsweise die Samenbildung oft direkt durch Pollenproduktion und Bestäubung beeinflusst. Nicht nur sexuelle, sondern auch pseudogame Arten sind von Pollenproduktion und Bestäubung abhängig, da bei den letztgenannten der Embryo zwar durch Parthenogenese entsteht, das Endosperm jedoch aus dem befruchteten Polkern (NOGLER 1984). Nur die autonom agamospermen Pflanzen, wie z.B. *Antennaria stolonifera* sind nicht von der Pollenproduktion abhängig (URBANSKA 1974, 1984).

Die Blüten- und in der Folge auch die Samenbildung werden stark von Umweltfaktoren beeinflusst. Dieser Einfluss ist deutlich erkennbar bei der Samenproduktion in ariden Gebieten, wo einjährige Pflanzen sensibel auf die Verteilung und Menge der Niederschläge reagieren. Je mehr Niederschlag fällt, desto höher ist die Anzahl der gebildeten Samen (KLENOW und RAYNAL 1983). Weitere wichtige Umweltfaktoren sind z.B. Tageslänge, Temperatur und Nährstoffangebot. Die Kosten zur Samenproduktion sind für die Mutterpflanze hoch (URBANSKA und SCHÜTZ 1986). So weisen z.B. bei vielen zweihäusigen Arten weibliche Individuen die grössere Sterblichkeit auf als männliche, und im Jahr, welches auf die Fruktifikation folgt, ist ihr Wachstum beschränkt (MEAGHER und ANTONOVICS 1982). Allerdings kann die Selektion in Populationen auch die weiblichen Pflanzen bevorzugen, z.B. bei *Rumex acetosa* und *Rumex thyrsiflorus*, wo in der Keimlings- und Jungpflanzenphase mehr männliche Individuen eliminiert werden (ZARZYCKI und RYCHLEWSKI 1972). Bei *Lotus corniculatus* wird die Blüten- und Samenbildung wie auch die Anzahl Aborte bei jungen Früchten, durch die Ressourcen reguliert, welche der Mutterpflanze zur

Verfügung stehen. Die Anzahl Samen pro Schote und die Samengrösse sind ebenfalls korreliert mit dem Angebot an Ressourcen, allerdings nicht signifikant (STEPHENSON 1984). Allgemein kann also gesagt werden, dass die Samenproduktion einerseits direkt durch klimatische Faktoren, andererseits indirekt durch die Fitness der Mutterpflanze beeinflusst wird (vgl. URBANSKA und SCHÜTZ 1986).

Die Dichte der Populationsstruktur beeinflusst die Bestäubung positiv, fördert aber gleichzeitig Schädlinge (HEITHAUS et al. 1982). Die Samenproduktion kann beeinflusst werden durch Knospenfrass, Zerstörung der Pollensäcke oder Frass der Samenanlage (BREEDLOVE und EHRLICH 1968, 1972). Auch nach der erfolgreichen Samenentwicklung wird oft ein grosser Prozentsatz der Samen durch Herbivoren vernichtet (HEITHAUS et al. 1982).

Arten, welche in Dauer- oder Klimaxgesellschaften vorkommen, bilden genetisch bedingt, oft grössere Samen als Arten, die typische Pioniere sind (SMITH 1983b, FOSTER und JANSON 1985). Keimlinge und Jungpflanzen von Arten mit kleinen Samen können sich bei zweijährigen Unkräutern nur auf vegetationsfreien Flächen etablieren. Arten, die grössere Samen produzieren, reagieren weniger empfindlich auf die Dichte der Vegetation (GROSS 1982). Gebirgssippen bilden im Vergleich zu verwandten Tieflandsippen im allgemeinen ebenfalls grössere Samen (LANDOLT 1967). Je grösser die Samen sind, desto höher ist die Wahrscheinlichkeit, dass eine erfolgreiche Keimung und Etablierung eintritt (WERNER 1977, 1979). Eine Korrelation zwischen Samengrösse und Umwelt ist wahrscheinlich (SOLBRIG 1980). Es scheint aber, dass ein Kompromiss zwischen Anzahl und Grösse der Samen und Fitness der Mutterpflanze entscheidend für den Fortbestand einer Population ist (SMITH 1975). Die obigen Angaben zeigen wie komplex eine erfolgreiche Fortpflanzung durch Samen ist und wie stark sie mit dem gesamten Ökosystem vernetzt ist.

Viele Autoren sind der Auffassung, dass die Fortpflanzung durch Samen bei ungünstigen klimatischen Bedingungen zugunsten der vegetativen

Fortpflanzung abnimmt (BILLINGS und MOONEY 1968, BLISS 1971), wobei auch hier häufig zwischen klonalem Wachstum und eigentlicher Fortpflanzung nicht unterschieden wird. Auf offenen Flächen und bei lückiger Vegetation ist aber bei alpinen Arten die Fortpflanzung durch Samen erfolgreich (FOSSATI 1980, CALLAGHAN und EMANUELSON 1985, GASSER 1986). Auch im hohen Norden pflanzen sich die zahlreichen Angiospermen erfolgreich durch Samen fort (MURRAY 1987).

Die Palette von Bedingungen, welche die Keimung und die Etablierung eines Keimlings fördern und/oder ermöglichen, wird "safe-site" genannt (HARPER et al. 1970, COOK 1979). Die Grösse und die Gestalt eines Samens können das Aussehen einer artspezifischen "safe-site" bestimmen. Viele andere Parameter kommen dazu: Mikrotopographie des Geländes, Feinerdegehalt, Nährstoffangebot, Boden- und Luftfeuchtigkeit, Lichtintensität und Temperatur (HARPER 1977, COOK 1979). Nachbarpflanzen haben ebenfalls einen Einfluss auf die "safe-site" (McCONNAUGHAY und BAZZAZ 1987), dieser muss jedoch nicht immer negativ sein. Die Bedingungen, welche für die Etablierung entscheidend sind, variieren von Art zu Art. Optimale Keimbedingungen und optimale Etablierungsbedingungen können ebenfalls verschieden sein. Die Artzusammensetzung und die Arthäufigkeit in einem Habitat werden durch das Mosaik der "safe-sites" bestimmt (HARPER et al. 1965, HARPER und BENTON 1966, SHELDON 1974). Es scheint uns, dass "safe-sites" nicht nur die für die Samenkeimung und die Etablierung der Pflanzen nötigen Elemente beinhalten müssen, sondern auch Risiken ausschliessen sollen. Ökosystem-spezifische Gefahren müssen deshalb ebenfalls in ein "safe-site" - Konzept miteinbezogen werden (URBANSKA und SCHÜTZ 1986).

Keimruhe. Bei der Fortpflanzung durch Samen muss der Keimruhe besondere Aufmerksamkeit geschenkt werden. Durch die Definition, dass Keimruhe dann vorhanden ist, wenn der Same trotz günstigen Bedingungen nicht keimt, ergeben sich zwei Keimruhetyphen: *Primäre* und *sekundäre*

Keimruhe (EVENARI 1956). Bei der primären Keimruhe wird die Keimung wegen der Samenstruktur oder wegen chemischen Mechanismen verhindert. Bei der sekundären Keimruhe wird durch ungünstige äussere Bedingungen eine Keimruhe ausgelöst. VILLIERS (1972) bezieht einen weiteren Fall ein: Die Quieszenz. Wegen ungünstigen Umweltbedingungen wird dabei die Keimung vorübergehend unterdrückt. HARPER (1977) spricht von "innate", "induced" und "enforced" dormancy (*angeborene, induzierte und aufgezwungene* Keimruhe).

Die Keimruhe hat eine grosse Bedeutung für die Populationsdynamik und die genetische Variabilität in der Population. Nach Ansicht von mehreren Autoren zeigen erfolgreiche Arten, die in einem Habitat weit verbreitet und häufig sind, meist eine ausgeprägte Keimruhe (AMEN 1966, GRIME et al. 1981, AMRITPHALE et al. 1984). Da sich die Selektion häufig am stärksten bei Keimlingen und Jungpflanzen auswirkt, bestimmen nach Ansicht vieler Autoren unterschiedliche Überlebensraten der Keimlinge die Häufigkeit einer Art, bzw. bei der Unfähigkeit der Keimlinge sich zu etablieren, deren Verbreitungsgrenze (z.B. BLISS 1971, HAWTHORN und CAVERS 1976, COOK 1979).

Die Keimung erfolgt oft lichtabhängig (vgl z.B. GRIME et al. 1981). Samen, die an der Erdoberfläche liegen, sind häufig bevorteilt gegenüber solchen, die von Material überdeckt sind, auch dann, wenn die begrabenen Samen potentiell eine dicke Bodenschicht durchstossen könnten (NAYLOR 1985). Kleine Samen, die leichter in tiefe Bodenschichten geschwemmt werden können, zeigen deshalb meist eine ausgeprägte Keimruhe und eine lange Lebensdauer (KOLLER 1972, LEWIS 1973). Samen von Arten, die in geschlossener Vegetation wachsen, zeigen oft eine Abhängigkeit der Keimung von der Zusammensetzung des Lichtes. Da der hellrote Spektralbereich durch die Blattschicht der vorhandenen Vegetation ausgefiltert wird, erfolgt die Keimung nur bei einem hellroten Lichtanteil. Die Lichtzusammensetzung zeigt an, ob eine Lücke in der Vegetation entstanden und deshalb die Etablierungschance des Keimlings vergrössert ist

(SMITH 1973, KING 1975, ANGEVINE 1979). Vor allem Pflanzen aus den Familien der *Compositae* und *Cyperaceae* scheinen selten bei Dunkelheit zu keimen (GRIME et al. 1981).

Auch grosse Temperaturschwankungen können bei vielen Arten die Keimruhe brechen. Da Temperaturunterschiede auf offenen Flächen grösser sind als in geschlossenen Beständen, kann auch so ein für die Etablierung günstiger Zeitpunkt ausgenutzt werden (THOMPSON und GRIME 1983). Allerdings dürften, z.B. am Ende der Vegetationsperiode, die Temperaturverhältnisse oft auch eine Keimruhe auslösen (BASKIN und BASKIN 1971).

Bei vielen Arten lässt sich eine bessere Keimung nach einer Lagerung der Samen nachweisen, vor allem bei Holzpflanzen und Einjährigen (GRIME et al. 1981). Eine Nachreifezeit ist dann nötig, wenn der Embryo klein oder noch nicht ausdifferenziert oder wenn er physiologisch inaktiv ist. Samen von *Carex flava* weisen z.B. eine 5- bis 9- monatige angeborene Keimruhe auf. In dieser Zeit werden bei schwankenden Temperaturen im Endosperm vorhandene Lipide in Stärke umgewandelt (SCHMID 1984).

Oft ist auch die für Flüssigkeit und Gase undurchlässige Samenschale für die Keimruhe verantwortlich. HARPER et al. (1970) zeigen, dass eine Selektion bezüglich Langlebigkeit der Samen oft mit einer Verkleinerung des Samens und mit einer Verdickung der Samenschale einhergeht. Zahlreiche *Leguminosae* bilden sogenannt harte Samen mit einer undurchlässigen Samenschale aus (vgl. z.B. GRIME et al. 1981).

Da für die Etablierung der Jungpflanze eine möglichst lange Vegetationsperiode von Vorteil ist, ist eine schnelle Keimung nach Ende des Winters erwünscht. Eine angeborene Keimruhe kann deshalb auch durch eine Kälteperiode rückgängig gemacht werden (BASKIN und BASKIN 1971).

Gerade in der alpinen oder in der subarktischen/arktischen Tundra ist die Vegetationsperiode besonders kurz. In diesen Ökosystemen wird aber die Keimung nicht durch eine Kälteperiode sondern erst durch relativ hohe

Temperaturen ausgelöst (MOONEY und BILLINGS 1961, AMEN und BONDE 1964, SAYERS und WARD 1966), d.h., die Samen können erst im Sommer, der auf die Dispersion folgt, keimen. Oft ist nicht eine angeborene Keimruhe dafür verantwortlich, dass die Samen nicht keimen, sondern eine aufgezwungene, z.B. aufgrund von tiefen Temperaturen oder mangels Wasser (AMEN 1966). Die angeborene und vor allem die induzierte Keimruhe werden gegen Ende der Vegetationsperiode von der aufgezwungenen Keimruhe überlagert und sind unter Feldbedingungen schwer nachweisbar. Unter Laborbedingungen können Faktoren, welche eine aufgezwungene Keimruhe bewirken, z.B. Wassermangel oder Lichtintensität, ausgeschaltet werden. Eine angeborene oder induzierte Keimruhe kann deshalb gut beobachtet werden. Oft scheint bei alpinen Taxa die angeborene Keimruhe unter Laborbedingungen für eine niedrige Keimungsrate verantwortlich zu sein, da die induzierte Keimruhe in der alpinen Stufe, insbesondere an trockenen Standorten, wahrscheinlich weniger verbreitet ist. Bedeutender dürfte dieser Keimruhetyp an Nassstandorten und bei einjährigen Arten sein (KARSSON 1980/81).

Keimverhalten und Jungpflanzenentwicklung bei alpinen Pflanzen. Bei Arten, die in der alpinen Stufe vorkommen, treten verschiedene Keimruhetypen auf. Die Undurchlässigkeit der Samenschale für Flüssigkeiten und/oder Gase ist weit verbreitet, z.B. bei sämtlichen *Leguminosae* (FOSSATI 1976, 1980, URBANSKA et al. 1979, URBANSKA und SCHÜTZ 1986, WEILENMANN 1980, 1981, ZUUR - ISLER 1981, 1982, SCHÜTZ 1983). Eine Beschädigung der Samenschale führt in diesem Fall zu schneller Keimung.

Ein weiterer häufiger Fall ist der, dass der Embryo bei der Trennung der Samen von der Mutterpflanze noch nicht voll ausgebildet oder noch sehr klein und vom Endosperm umhüllt ist. Eine Behandlung mit Gibberellinsäure kann dann die Keimruhe durchbrechen oder die Keimungsrate erhöhen

(z.B. KALLIO und PIIRONEN 1959, MÜLLER 1977, FOSSATI 1980, DICKENMANN 1982).

Oft sind diese beiden Keimruhetypen kombiniert vorhanden. Bei vielen Arten bringt deshalb eine kombinierte Samenvorbehandlung die grössten Keimungserfolge (z.B. WEILENMANN 1980, SCHÜTZ 1983).

Allerdings kann manchmal die Keimruhe mit den oben beschriebenen Vorbehandlungsmethoden nicht gebrochen werden, z.B. bei *Ligusticum mutellina* und *Ligusticum mutellinoides* (WEILENMANN 1980, SCHÜTZ 1983). Samen von diesen beiden Arten dürften erst nach mindestens zwei Jahren im Boden keimen (STEBLER und SCHRÖTER 1889).

Die *Leguminosae*, die alle einen ähnlichen Keimruhetyp aufweisen, sind, was das Verhalten einer ganzen Familie betrifft, eine Ausnahme. Andere Familien weisen meist verschiedene Keimverhaltenstypen auf. So kommen zum Beispiel in der Familie der *Caryophyllaceae* einige Arten ohne Keimruhe vor; andere Arten weisen aber eine totale Keimruhe auf, sei es wegen einer undurchlässigen Samenschale und/oder wegen einem inaktiven oder rudimentären Embryo (URBANSKA und SCHÜTZ 1986). Oft variiert das Keimverhalten auch von Jahr zu Jahr, von Population zu Population und sogar auf derselben Pflanze (FOSSATI 1980, WEILENMANN 1980). Diese Angaben aus dem europäischen Alpenbereich sind vergleichbar mit Ergebnissen aus den Rocky Mountains (PELTON 1956, AMEN 1965, 1967, BONDE 1965a,b).

Eine erfolgreiche Keimung bedeutet noch lange nicht, dass der neue Genotyp sich auch etablieren und in die Population eingliedern kann. Darum ist es wichtig, nicht nur das Keimverhalten zu untersuchen, sondern auch die Jungpflanzenentwicklung zu studieren. Bei Arten, die auf verschiedenen Substraten vorkommen, konnten durch die Beobachtung der Keimung und Jungpflanzenentwicklung edaphische Rassen nachgewiesen werden, z.B. bei *Ranunculus montanus*, *Biscutella levigata* und *Lotus alpinus* (FOSSATI 1980, WEILENMANN 1980, DICKENMANN 1982, GASSER 1986). Die gleichen Beobachtungen konnten bei dem sich apomiktisch fortpflanzenden

Taraxacum alpinum gemacht werden (SCHÜTZ und URBANSKA 1985). Wichtig ist die Untersuchung der Jungpflanzenentwicklung auch bei Verwendung von Pflanzenhormonen zur Verbesserung der Keimung, da die Keimung zwar stimuliert, Keimlinge und Jungpflanzen jedoch oft stark geschädigt werden (Kap. 4.1.2.2, S. 73).

Günstige Keimungsbedingungen sind in der alpinen Stufe der Rocky Mountains nur für kurze Zeit unmittelbar nach der Schneeschmelze vorhanden. Während des grössten Teils der restlichen Vegetationsperiode wird die Keimung mangels Feuchtigkeit verhindert (BILLINGS und MOONEY 1968). Auch in den Schweizer Alpen keimen Samen gehäuft wenige Tage nach der Schneeschmelze (FOSSATI 1980, SCHÜTZ 1983, GASSER 1986). Die Überlebensraten von früh keimenden Pflanzen sind höher, da die Jungpflanzen während der ganzen folgenden Vegetationsperiode Zeit haben, sich zu etablieren. Keimlinge, die erst im Spätsommer keimen, dürften grösstenteils den Winter nicht überleben. Die Sterberaten von Jungpflanzen sind in der alpinen Stufe ausgesprochen hoch. Während im Sommer die Pflanzen nur selten Trockenheit ausgesetzt sind, nimmt die Sterblichkeit gegen Herbst und im Winter massiv zu. Die Frostwirkung, die zur Entwurzelung der Pflanzen führen, bzw. Keimlinge und Jungpflanzen beschädigen kann und die physiologische Austrocknung des Bodens sind dafür verantwortlich (BLISS 1971, MILES 1973).

Die Keimlingssterblichkeit widerspiegelt häufig Selektionsvorgänge. Sie ist oft hoch, weil die Selektion von ganz jungen Pflanzen für die Population Vorteile bietet, da Ressourcen gespart werden und die überlebensfähigen Pflanzen nicht durch schlecht angepasste konkurrenziert werden können. Deshalb treten Adaptationen, z.B. in der alpinen Vegetationsstufe, häufig schon in der Keimungs- und frühen Lebensphase auf. Für alpine Ökosysteme sind zum Teil andere Faktoren entscheidend als zum Beispiel für subalpine Ökosysteme. Eine hierarchische Ordnung der Risiken, die durch eine "safe-site" oberhalb der Waldgrenze minimiert werden müssen, sind mit abnehmender Bedeutung: Frost und Eisnadelbildung, Windeinfluss,

Bodenfluss, Temperaturschwankungen an der Erdoberfläche und Beweidung (URBANSKA und SCHÜTZ 1986).

Auf alpinen Schutthalden kommt zu den allgemein harten Lebensbedingungen noch die Beweglichkeit des Schuttes dazu, der einer Besiedlung durch Pflanzen im Wege steht. Auch auf Ruhschutt können Bewegungen der obersten Schuttschichten durch Regen oder Tritt ausgelöst werden. Die Feinerdeverteilung ist ein weiterer wichtiger Faktor für die Besiedlung. Die Feinerde dient sowohl als Nährsubstrat wie auch der Wasserversorgung. Feinerde, die durch Wind verbreitet wird und sich auf einer Schutthalde ansammelt, wird durch Wasser rasch in die Tiefe geschwemmt.

Besonders an der Spitze von Schuttkegeln kann mit dem Regenwasser, das durch die Steinschlagrinnen von oberhalb der Felsen gelegenen Orten kommt, eine beträchtliche Menge Feinerde abgelagert werden. Auch der Fuss der Schuttkegel ist im allgemeinen feinerdereicher als der Rest des Kegelmantels, da durch versickerndes Wasser dauernd ein talwärts gerichteter Feinerdetransport stattfindet. Diese Regionen können dadurch auch mehr Wasser zurückhalten. So unterscheidet sich die Vegetation hier oft vom Rest des Schuttkegels durch hohen Wuchs und üppig entwickelte Blätter. *Doronicum grandiflorum* und *Cirsium spinosissimum* sind zwei typische Vertreter dieses Standortes. Beide Arten kombinieren offenbar die Fortpflanzung durch Samen mit einem starken klonalen Wachstum und vegetativer Fortpflanzung (SOMSON 1984, TSCHANDER, in Vorb.).

Schuttpflanzen besitzen spezielle Wuchsformen, welche vor Beschädigung und Verschüttung schützen (RAUNKIAER 1910, SCHRÖTER 1926, SOMSON 1984). Das Wurzelwerk ist bei Schuttpflanzen oft sehr umfangreich (HESS 1909, WEAVER 1919). Die Entwicklung von langen Wurzeln wurde bereits bei Keimlingen und Jungpflanzen beobachtet (URBANSKA 1986). Dadurch kann sich die Pflanze gut verankern und auch weit auseinanderliegende Feinerdehäufchen nutzen. Wegen dieses ausgedehnten Wurzelwerkes leiden Schuttpflanzen offenbar selten unter Wasserstress (PISEK et al 1935, GAMS 1942, ZOETTL 1951). Viele

Schuttarten bilden auffallend kahle, saftige Blätter, während Sukkulenz und stärkere Behaarung weniger häufig sind.

Die Möglichkeit des klonalen Wachstums und der vegetativen Fortpflanzung gewinnt an Bedeutung, wenn die Produktivität aus irgendeinem Grund gering ist (MOONEY und BILLINGS 1961), in den Alpen also mit zunehmender Meereshöhe. Bei lückenhafter Vegetation, z.B. auf Schutt oder auf vom Menschen geschaffenen Flächen wie Skipisten, ist die Bedeutung der Ausbreitung durch Samen grösser als in dichten Rasenflächen (FOSSATI 1980, GASSER 1986). Einige Angaben lassen vermuten, dass eine Art bei Veränderungen der äusseren Bedingungen auch ihre Strategie ändern kann (Mc ARTHUR und WILSON 1967, PIANKA 1970). Allerdings gibt SÖYRINKI (1954) mehrere Schuttarten an, denen die Möglichkeit für ein klonales Wachstum fehlt, z.B. *Crepis terglouensis*, *Hutchinsia alpina*, *Linaria alpina* und *Moehringia ciliata*. Für alpine Pflanzenarten könnte deshalb sowohl die eine wie auch die andere Fortpflanzungsstrategie, bzw. die Kombination beider, eine Möglichkeit sein, sich zu behaupten.

Daten über die Fortpflanzungsstrategien von alpinen Pflanzen und insbesondere über die Fortpflanzung durch Samen bei Schuttpflanzen sind von grosser Bedeutung im Hinblick auf die biologische Erosionsbekämpfung. Seit den olympischen Spielen in Innsbruck 1964 wird in immer grösserem Massstab planiert. Allein im Tirol sind über der Waldgrenze beinahe 2000 ha Land teilweise irreversibel geschädigt. In der Gemeinde Axams sind zum Beispiel 11,8 % der Almflächen planiert (CERNUSCA 1984). Ähnlich sind die Verhältnisse in den grossen Schweizer Tourismuszentren Flims-Laax (MOSIMANN und LUDER 1980) oder Davos (MEISTERHANS 1977, 1988).

Veränderungen der Vegetation, Abnahme der Artenzahl, bzw. Schwächung einzelner Pflanzen, können selbst auf nicht planierten Skipisten nachgewiesen werden (HOFER 1981, SCHAUER 1981, MEISTERHANS- KRONENBERG und KRÜSI 1986). Noch viel drastischer präsentiert sich die Situation

auf grossflächig planierten Flächen. An zentraler Stelle steht dabei die Zerstörung des gewachsenen Bodens. Die Humusaufgabe geht meist vollständig verloren und damit die dort gespeicherten Nährstoffreserven. Feinerdehorizonte werden zerstört, der Tongehalt im Boden nimmt ab und damit auch die Fähigkeit zur Nährstoff- und Wasserspeicherung. Auch unberührte Nachbarflächen werden durch Abtrag tangiert. Die Vegetation wird praktisch vollständig zerstört und eine Wiederbesiedlung wird erschwert oder verunmöglicht, weil mögliche Standorte zerstört und das Mikroklima stark verändert ist (MOSIMANN 1981, 1983, HÜNERWALD und RÜSCH 1982, SCHWARZENBACH 1982).

Da die Umweltbedingungen in der alpinen Stufe zu den härtesten überhaupt gehören, können Ansaaterfolge nur dann erwartet werden, wenn Samen von Pflanzen verwendet werden, die aus alpinen Ökosystemen stammen (URBANSKA 1986). Leider werden bei den heute üblichen kommerziellen Wiederbegrünungsverfahren Samen von Arten verwendet, die zwar in grosser Zahl und zu günstigen Konditionen auf dem Markt erhältlich, aber nicht standortgerecht sind. Diese Arten sind weder an das niedrige Nährstoffangebot, noch an die tiefen Temperaturen und die kurze Vegetationszeit angepasst. Durch hohe Düngergaben und intensive Pflege können zwar kurzfristige Erfolge erzielt werden (CERNUSCA 1984), auf lange Sicht bleiben jedoch kommerziell angesäte Flächen meist vegetationslos, vor allem in hohen alpinen Lagen. Nur standortgerechte, einheimische Arten sind fähig, sich dort zu etablieren.

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit dem Keimverhalten und der Jungpflanzenentwicklung von alpinen Arten. Ihr Ziel ist, nicht nur Lebensstrategien hochalpiner Taxa besser zu erfassen, sondern auch anwendungsorientierte Aspekte der biologischen Erosionsbekämpfung oberhalb der Waldgrenze zu erforschen.

2. DAS UNTERSUCHUNGSGEBIET

Die Gegend von Davos liegt in den östlichen Zentralalpen. Das engere Untersuchungsgebiet befindet sich oberhalb von Davos in der alpinen Stufe auf über 2300 m.ü.M. auf beiden Seiten des Landwassertals (Fig.1).

Das Klima kann aufgrund der Klimadiagramme von Davos und Schatzalp (WALTER und LIETH 1960/67) und vom Weissfluhjoch (GIGON 1971) charakterisiert werden. Das Diagramm vom Weissfluhjoch widerspiegelt am Besten die Bedingungen in unserem engeren Untersuchungsgebiet. Die Jahresmitteltemperaturen dürften zwischen -1 und -3° C liegen. Jährlich fallen um die 1200 mm Niederschlag mit einem Maximum in den Sommermonaten. Allgemein ist das Klima deutlich kontinental getönt. Auf dem Weissfluhjoch (2540 m) fällt z.B. deutlich weniger Niederschlag als in Klosters (1207 m) im nach Nordwesten offenen Prättigau.

Die Geologie um Davos ist sehr komplex. Vor allem die Gebirgskette, die das Gebiet von Davos nach Norden abschliesst, ist geologisch vielfältig (CADISCH et al. 1929 und in CADISCH 1953): Grünhorn und Gotschna liegen im Bereich der Aroser Schuppenzone und der Tschirpen-Decke mit Gneisen, Radiolarit, Dolomit und verschiedenen Kalken. Das engere Untersuchungsgebiet Strela-Schiahorn liegt an der Grenze der kristallinen Silvretta-Decke und der Aroser Dolomiten-Decke. Totalhorn und Schwarzhorn sind durch Ophiolite charakterisiert. Die Davos nach Südwesten abgrenzende Gebirgskette, Jakobshorn-Rhinerhorn, besteht ausschliesslich aus Silikatgesteinen. Die Silikatgesteine südwestlich und nordöstlich von Davos dürften in Bezug auf den Basengehalt unterschiedlich sein, was allerdings durch geologische Untersuchungen bestätigt werden müsste.

Die Flora im Untersuchungsgebiet wurde schon von SCHRÖTER (1926) beschrieben. Sehr hilfreich sind Angaben zur Flora von Davos in SCHIBLER (1935/36), welcher kurz vor dem Abschluss der Arbeit verstarb. Erste Angaben zur Vegetation von Graubünden machte BRAUN- BLAN-

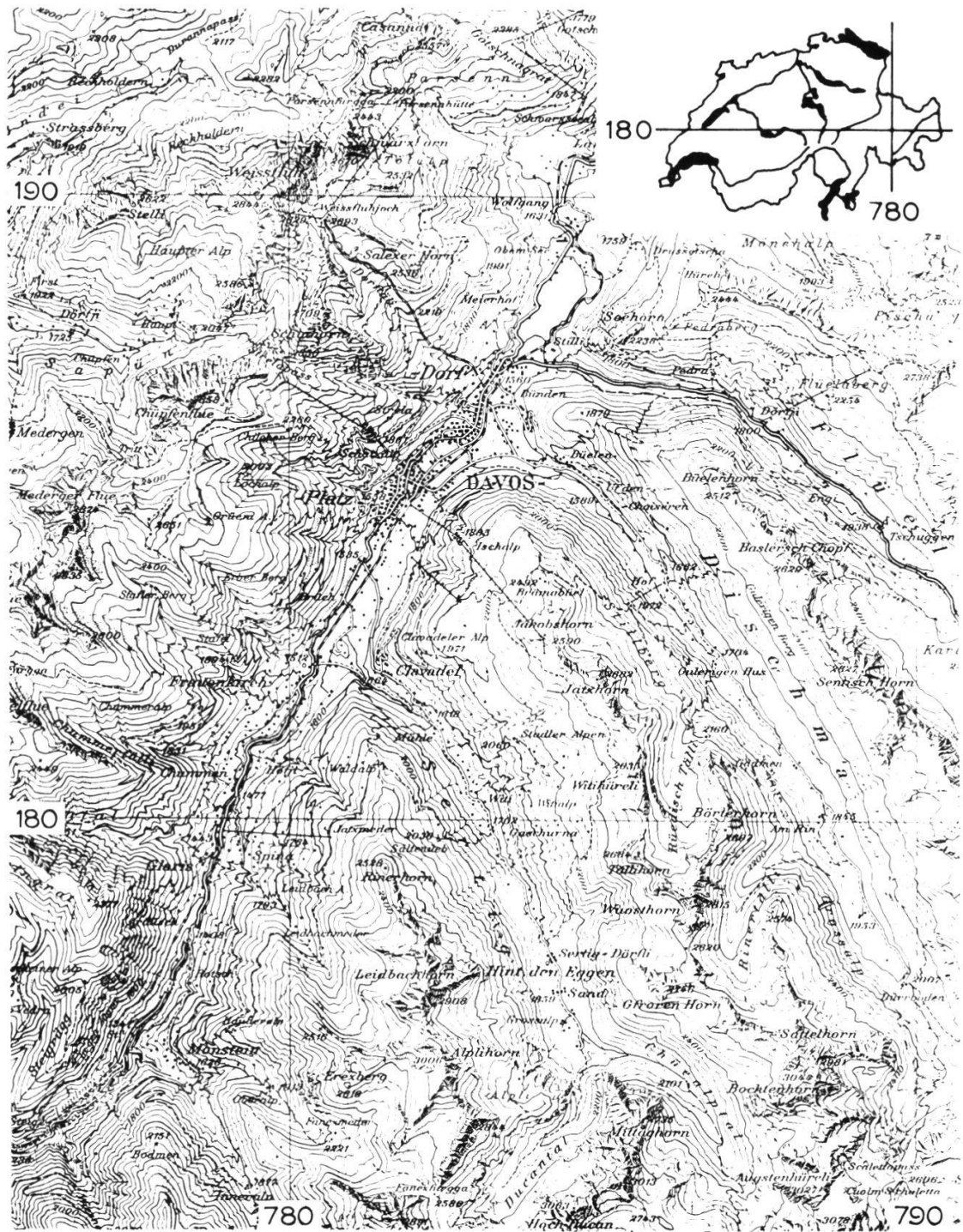


Fig.1. Lage des Untersuchungsgebietes (Reproduziert mit Bewilligung des Bundesamtes für Landestopographie vom 5. 11. 1987).
Location of the study area (Reproduced by permission of the Swiss Federal Office of Topography, 5. 11. 1987)

QUET (1948-1949). Neuere Arbeiten befassten sich mit alpinen Rasengesellschaften auf Silikat (VETTERLI 1982) und mit der Vegetationskartierung des Gebietes Parsenn und Dischma vom Talboden bis in die alpine Stufe (ZUMBÜHL 1986). Arbeiten über Pionierstandorte, insbesondere Schutthalden, liegen bis jetzt nicht vor.

2.1 DAS KLIMA IM SOMMER 1982 - 86

Samenmaterial, welches in der vorliegenden Arbeit untersucht wurde, ist in den Jahren 1982 bis 1986 geerntet worden. Keimungsversuche im Labor zeigten grosse Unterschiede im Verhalten der einzelnen Arten, deren Samen während mehreren Jahren denselben Populationen entnommen wurden. Deshalb sollen im Folgenden kurz die Klimadaten vom Weissfluhjoch der Sommer dieser Jahre aufgelistet werden (Schweizerische Meteorologische Zentralanstalt 1982-1986). Angaben zur Länge der Vegetationsperioden (Tab.1) beziehen sich auf die schneefreie Zeit auf den Versuchsflächen.

Tab.1. Länge der Vegetationsperioden 1982-1986 (in Wochen).
Duration of the vegetative periods in 1982-1986 (in weeks).

Jahr	1982	1983	1984	1985	1986
Anzahl Wochen	12	10	7	16	14

1982: Der Juli war sehr warm und brachte einen Temperaturüberschuss von 2,5⁰ C (Mitteltemperatur: 4,4⁰ C). Niederschlag fiel in durchschnittlichen Mengen. Der August brachte keine Temperaturabweichungen vom langjährigen Mittel, Niederschlag fiel aber intensiv. Der September brachte einen

Wärmeüberschuss von 2-3⁰ (Mitteltemperatur: 2⁰ C) und war eher niederschlagsarm.

Insgesamt waren die drei Sommermonate überdurchschnittlich warm. Total fielen 456,8 mm Niederschlag. Die längste Trockenperiode dauerte 13 Tage. Die Vegetationsperiode dauerte etwa drei Monate.

1983: Der Juli war der wärmste Sommermonat seit der Jahrhundertwende. In Davos wurde eine Rekordtemperatur von 29,0⁰ gemessen. Niederschläge fielen sehr spärlich. Auch der August brachte einen Wärmeüberschuss und war sehr trocken. Der September war ebenfalls sehr warm, die Niederschlagsmenge lag jedoch über dem Durchschnitt.

Global betrachtet war der Sommer 1983 sehr warm und eher niederschlagsarm. Auf dem Weissfluhjoch fielen aber doch regelmässig Niederschläge, so dass die längste Trockenperiode nur 6 Tage dauerte. Am 12. September setzten Schneefälle ein. Die schneefreie Zeit dauerte etwa 10 Wochen.

1984: Der Sommer 1984 war eher kühl. Die Niederschläge waren unregelmässig verteilt; der Juli und August sehr trocken, der September mit 300% der üblichen Niederschlagsmenge ausgesprochen nass. Am 5. September fiel im Bündnerland Schnee bis in die Niederungen. Das war das früheste Schneefalldatum seit 120 Jahren, wobei der Schnee bis etwa Mitte Oktober liegen blieb. Die Vegetationsperiode war nur 6-7 Wochen lang.

1985: Die Temperaturen lagen im Juli und im September über der Norm. Der August war durchschnittlich warm. Total fielen auf dem Weissfluhjoch in diesem Sommer 493,6 mm Niederschlag, mehr als 1982. Trotzdem dauerte die längste Trockenperiode 14 Tage. Die Vegetationsperiode dauerte von Anfang Juli bis Anfang November.

1986: Die Temperaturen lagen im ganzen Sommer 1-2⁰ über der Norm. Während im Juli und August mittlere Niederschlagsmengen fielen, war der September auf dem Weissfluhjoch sehr trocken. Da aber die Niederschläge regelmässig verteilt waren, dauerte die längste Trockenperiode nur 7 Tage. Bis Mitte Oktober fiel in der alpinen Stufe kein bleibender Schnee.

Mit Ausnahme des Sommers 1984 waren alle anderen überdurchschnittlich warm. 1982 und 1985 waren zwei niederschlagsreiche Jahre. Die Niederschläge fielen aber unregelmässig und deshalb traten lange Trockenperioden auf. 1983 und 1986 fiel eher wenig Niederschlag. Dieser war aber regelmässig über den ganzen Sommer verteilt.

2.2 Schutthalden im Untersuchungsgebiet

Im Gebiet von Davos dürften etwa 20 % der Fläche von Schutthalden eingenommen werden (ZUMBÜHL 1986). Sie sind entweder natürlich, wobei aktive und halbstabilisierte Schutthalden unterschieden werden können (Fig.2) oder aber vom Menschen geschaffen (Fig.3). Dabei kann man Skipistenplanierungen und Schuttflächen, die durch die Bautätigkeit entstanden sind, unterscheiden. Die *natürlichen Schutthalden* sind besonders prägend oberhalb der Waldgrenze im Karbonatgebiet. Im engeren Untersuchungsgebiet sind sie deshalb auffälliger im Strela-Schiahorngebiet, als auf dem Jakobshorn. Das Dolomitgebiet Strela-Schiahorn wird oberhalb von 2350 m zu einem grossen Teil von Felsformationen und Schutthalden gebildet. Grosse aktive, kaum bewachsene Schutthalden sind teilweise am Schiawang und vor allem am Nordhang gut ausgebildet. Halbstabilisierte Schutthalden mit lockerem Pflanzenbewuchs sind südlich und südöstlich exponiert am Schiawang vorhanden. Auf dem Jakobshorn liegen grössere natürliche Schutthalden an der Nord- und Nordwestflanke und am östlichen Abhang ins Dischma.

Die *vom Menschen geschaffenen Schuttflächen* sind lokal von Bedeutung. Im Gegensatz zu den natürlichen Schutthalden sind sie im Gebiet Jakobshorn grösser und auffälliger als im Strela-Schiahorngebiet, wo sie vor allem in der unteren alpinen Stufe liegen.

Auf der Strela sind Planierungen entlang des Skiliftes Strelagrät vorhanden

(Fig.3). Auffällig sind sie nur oberhalb von 2350 m. Beim Bau der Verbindungsbahn ins Parsennggebiet sind neue Schuttflächen entstanden. Weitere vom Menschen geschaffenen Schutthalden sind entlang des Weges von der Strelabergstation zum Restaurant vorhanden. Bedeutender sind die Planierungen am Rande des engeren Untersuchungsgebietes im Haupter Tälli nordwestlich des Schiahorns. Die Planierungen auf der Strela sind älteren Datums und wurden vermutlich 1967 angelegt (MEISTERHANS 1977, 1988). Es scheint, dass schon Versuche unternommen wurden, um die Flächen zu regenerieren.

Im Vergleich zu den natürlichen Schutthalden nehmen die vom Menschen geschaffenen Flächen auf der Strela nur eine begrenzte Fläche ein. Die Skipiste wurde dem Gelände besser angepasst als die Pisten auf dem Jakobshorn. Auch oberhalb von 2350 m ist teilweise lückige Vegetation vorhanden, während die Skipisten auf dem Jakobshorn praktisch frei von standortgerechten Pflanzen sind.

Auf dem Jakobshorn sind sowohl am Nordhang wie auch am Südwest- und Westhang bedeutende Flächen in Mitleidenschaft gezogen worden. Die Planierungen stammen vermutlich aus dem Jahre 1970 (MEISTERHANS 1977).

1. Die Planierung der Nordabfahrt vom Jakobshorn in Richtung Usser Isch (Fig.4).
2. Planierungen im oberen Teil des Jatzhorn-Skiliftes und des Liftes von der Clavadeler Alp.
3. Rund um das Bergrestaurant Jakobshorn und entlang des Weges zur Bergstation des Jatzhorn-Skiliftes.

Diese vom Menschen geschaffenen Flächen nehmen auf dem Jakobshorn eine beinahe so grosse Fläche ein wie die natürlichen Schutthalden. Sie heben sich durch ihre Grösse, die fehlende Mikrotopographie und die nicht vorhandene Pflanzendecke stark von der Umgebung ab. Die Planierungen auf der Nord-

abfahrt und auf der Clavadeler Alp wurden wiederholt kommerziell begrünt, allerdings mit wenig Erfolg (MEISTERHANS 1977).



Fig.2. Aktive und halbstabilisierte Schutthalde am Schiawang.
Active and half-stabilized scree slope at Schiawang.



Fig.3. Planierte Skipiste auf der Strela.
Graded ski run at Strela.



Fig.4. Halbstabilisierte Schutthalde und planierte Skipiste auf dem Jakobshorn.
Half-stabilized scree slope and graded ski run at Jakobshorn.

3. MATERIAL UND METHODEN

3.1 ERNTE UND AUFBEWAHREN DES SAMENMATERIALS, SAMMELN VON PFLANZENMATERIAL

Die Samen der untersuchten Arten stammen von zwei verschiedenen Substraten, von Karbonat und von Silikat. Das Sammelgebiet erstreckt sich an der nordwestlichen Talflanke vom Gotschnagrat bis zum Chörbsch Horn, an der südöstlichen Talflanke vom Jakobshorn über das Sertig- bis ins Ducantal. Die Artbestimmung und die Namensgebung erfolgte nach HESS et al. (1967-1972). Jeweils von Anfang September bis Mitte Oktober wurden Populationsproben von reifen Samen und Früchten gesammelt, getrocknet und im getrockneten Zustand bis zur Verwendung im Kühlschrank bei 4° C aufbewahrt.

Von **Karbonat** wurden von folgenden Arten und aus folgenden Populationen Samen entnommen (Koordinaten nach Landeskarte 1:25000 Blatt 1197 und 1217):

Sesleria coerulea: Schiawang (780 650/187 400), 2360 m.ü.M., Rasen, Erntejahr: 1983, 1986.

Trisetum distichophyllum: Ducantal (784 650/175 650), 2160 m.ü.M., Schutthalde, Erntejahr: 1983, 1985.

Silene willdenowii: Schiawang (781 400/187 450), 2300 m.ü.M., Schutthalde, Erntejahr: 1983, 1985, 1986.

Gypsophila repens: Ducantal (784 650/175 650), 2160 m.ü.M., Schutthalde, Erntejahr: 1983, 1986.

Sagina linnaei: Schiawang (780 800/ 187 700), 2460 m.ü.M., Schneetälchen, Erntejahr: 1983.

Cerastium latifolium: Felsenweg (780 125/188 050), 2360 m.ü.M., Schutthalde, Erntejahr: 1983.

- Moehringia ciliata*: Schiawang (780 650/187 550), 2340 m.ü.M., Schutthalde, Erntejahr: 1982, 1985.
- Kernera saxatilis*: Schiawang (780 450/187 350), 2340 m.ü.M., Fels, Wegrand, Erntejahr: 1982, 1985.
- Hutchinsia alpina*: Haupter Tälli (779 900/187 600), 2360 m.ü.M., Schutthalde, Erntejahr: 1982.
- Strelapass (779 900/187 000), 2360 m.ü.M., Wegrand, Schutt, Erntejahr: 1985, 1986.
- Biscutella levigata*: Schiahorn (781 250/187 700), 2320 m.ü.M., Schutthalde, Erntejahr: 1983, 1985, 1986.
- Arabis alpina*: Schiawang (780 850/187 700), 2460 m.ü.M., Schutthalde, Erntejahr: 1982, 1983.
- Strelapass (779 850/187 050), 2360 m.ü.M., Wegrand, Schutt, Erntejahr: 1985, 1986.
- Dryas octopetala*: Schiawang (780 650/187 400), 2360 m.ü.M., Rasen, Erntejahr: 1983, 1985, 1986.
- Trifolium nivale*: Strela (779 750/186 950), 2400 m.ü.M., Rasen, Erntejahr: 1985.
- Trifolium thallii*: Strela (779 400/187 150), 2520 m.ü.M., windexponierter Rasen, Erntejahr: 1985.
- Lotus alpinus*: Ducantal (784 050/175 050), 2280 m.ü.M., Rasen, Erntejahr: 1983, 1985.
- Anthyllis alpestris*: Schiawang (780 650/187 400), 2360 m.ü.M., Rasen, Erntejahr: 1983, 1985, 1986.
- Oxytropis campestris*: Sertig (784 600/176 650), 1880 m.ü.M., Weide, Bachufer, Erntejahr: 1985, 1986.
- Oxytropis jacquinii*: Grünhorn (783 100/192 450), 2320 m.ü.M., Weide, Wegrand, Erntejahr: 1983.
- Chüpfenflue (778 450/186 150), 2400 m.ü.M., Weide, Erntejahr: 1985.
- Sertig (784 600/176 650), 1880 m.ü.M., Weide, Bachufer, Erntejahr: 1986.

Gentiana clusii: Strela (779 850/186 950), 2380 m.ü.M., Rasen, Erntejahr: 1985.

Linaria alpina: Weissfluh (779 850/189 950), 2760 m.ü.M., Schutthalde, Erntejahr: 1982.

Ducantal (784 650/175 650), 2160 m.ü.M., Schutthalde, Erntejahr: 1986.

Campanula cochleariifolia: Schiawang (780 450/187 350), 2340 m.ü.M., Fels, Wegrund, Erntejahr: 1982, 1985.

Ducantal (784 650/175 650), 2160 m.ü.M., Schutthalde, Erntejahr: 1986.

Cirsium spinosissimum: Schiahorn (780 300/179 550), 2440 m.ü.M., Schutthalde, Erntejahr: 1982, 1983.

Doronicum grandiflorum: Weissfluh (779 850/189 950), 2760 m.ü.M., Schutthalde, Erntejahr: 1982.

Vorder-Latschüel (778 650/186 500), 2440 m.ü.M., Schutthalde, Erntejahr: 1983.

Alpli (782 900/176 300), 2600 m.ü.M., Schutthalde, Erntejahr: 1985.

Achillea atrata: Felsenweg (780 125/188 050), 2360 m.ü.M., Schutthalde, Erntejahr: 1982, 1983.

Ducantal (784 650/175 650), 2160 m.ü.M., Schutthalde, Erntejahr: 1985.

Leontodon hyoseroides: Ducantal (784 100/ 174 350), 2180 m.ü.M., Schutt, Wegrund, Erntejahr: 1985.

Leontodon montanus: Vorder-Latschüel (778 650/186 500), 2440 m.ü.M., Schutthalde, Erntejahr: 1982, 1985, 1986.

Taraxacum alpinum: Weissfluh (779 850/189 950), 2760 m.ü.M., Schutthalde, Erntejahr: 1982.

Alpli (782 900/176 300), 2600 m.ü.M., Schutthalde, Erntejahr: 1985.

Crepis jacquinii: Schiawang (780 300/187 350), 2340 m.ü.M., Rasen, Erntejahr: 1983.

Crepis terglouensis: Vorder-Latschüel (778 650/186 500), 2440 m.ü.M., Schutthalde, Erntejahr: 1982.

Hieracium villosum: Strela (779 850/186 950), 2380 m.ü.M., Rasen,
Erntejahr: 1985, 1986.

Von *Silikat* (z.T. basenhaltig) wurden von folgenden Arten und aus
folgenden Populationen Samenproben entnommen (Koordinaten nach
Landeskarte 1 : 25000 Blatt 1197 und 1217):

Agrostis rupestris: Vorder-Latschüel (779 500/186 450), 2420 m.ü.M.,
Weide, Wegrund, Erntejahr: 1982, 1983, 1985, 1986.

Sesleria disticha: Casanna (781 550/192 350), 2500 m.ü.M., Rasen,
Erntejahr: 1985.

Salez Horn (782 400/188 950), 2300 m.ü.M., Rasen, Erntejahr:
1986.

Helictotrichon versicolor: Chilcher Berg, Erntejahr: 1978.

Chörbsch Horn (778 050/184 950), 2480 m.ü.M., Schutthalde,
Erntejahr: 1985, 1986.

Trisetum distichophyllum: Strela (778 850/186 750), 2540 m.ü.M.,
Schutthalde, Erntejahr: 1985.

Trisetum spicatum: Chörbsch Horn (777 900/184 800), 2500 m.ü.M.,
Wegrund, Erntejahr: 1985, 1986.

Poa laxa: Wannengrat (778 500/185 800), 2450 m.ü.M., Schutthalde,
Erntejahr: 1983.

Luzula multiflora: Jakobshorn (783 450/183 100), 2340 m.ü.M., Rasen,
Weide, Erntejahr: 1983.

Luzula spadicea: Wannengrat (778 500/185 800), 2450 m.ü.M., Schutthalde,
Erntejahr: 1983, 1985, 1986.

Cerastium uniflorum: Wannengrat (778 500/185 800), 2450 m.ü.M.,
Schutthalde, Erntejahr: 1983, 1985.

Hutchinsia alpina: Schafläger (780 800/188 400), 2440 m.ü.M., Erntejahr:
1982.

Casanna (781 150/191 850), 2460 m.ü.M., Schutt, Wegrund, Erntejahr:
1985.

Potentilla aurea: Jakobshorn (784 550/182 300), 2440 m.ü.M., Rasen,
Erntejahr: 1983, 1986.

Geum montanum: Jakobshorn (783 400/183 050), 2340 m.ü.M., Rasen,
Weide, Erntejahr: 1985.

Trifolium badium: Felsenweg (780 200/188 250), 2380 m.ü.M., Schutthalde,
Erntejahr: 1985.

Trifolium alpinum: Salezer Horn (782 200/188 650), 2340 m.ü.M., Rasen,
Erntejahr: 1983.

Vorder-Latschüel (779 600/186 450), 2420 m.ü.M., Rasen, Weide,
Erntejahr: 1985.

Lotus alpinus: Vorder-Latschüel (779 100/186 500), 2460 m.ü.M., Fels,
Erntejahr: 1983.

Streela (779 100/186 950), 2560 m.ü.M., Rasen, Erntejahr: 1985.

Astragalus alpinus: Grüenturm (781 300/188 150), 2320 m.ü.M., Rasen,
Weide, Erntejahr: 1986.

Oxytropis campestris: Grüenturm (781 150/188 150), 2400 m.ü.M., Fels,
Erntejahr: 1982, 1983, 1985.

Oxytropis jacquinii: Schafläger (788 850/188 400), 2440 m.ü.M.,
Schutthalde, Erntejahr: 1985.

Epilobium alpinum: Haupter Tälli (780 300/188 500), 2380 m.ü.M.,
Schutthalde, Erntejahr: 1982, 1983, 1986.

Gentiana kochiana: Strela (779 200/186 550), 2480 m.ü.M., Rasen,
Erntejahr: 1985.

Veronica alpina: Chörbsch Horn (777 600/184 800), 2620 m.ü.M.,
Schutthalde, Erntejahr: 1983.

Linaria alpina: Salezer Horn (782 250/188 750), 2340 m.ü.M., Schutthalde,
Erntejahr: 1982.

Jakobshorn (784 150/182 850), 2540 m.ü.M., Schutthalde, Erntejahr:
1986.

Phyteuma hemisphaericum: Vorder-Latschüel (779 600/186 400), 2400
m.ü.M., Rasen, Weide, Erntejahr: 1986.

Cirsium spinosissimum: Vorder-Latschüel (779 100/186 400), 2420 m.ü.M., Schutthalde, Erntejahr: 1982.

Felsenweg (780 200/188 250), 2380 m.ü.M., Schutthalde, Erntejahr: 1983.

Doronicum clusii: Salezer Horn (782 250/188 750), 2340 m.ü.M., Rasen, Weide, Erntejahr: 1982, 1985.

Chörbsch Horn (777 900/184 900), 2620 m.ü.M., Schutthalde, Erntejahr: 1983.

Senecio carniolicus: Chörbsch Horn (777 900/184 900), 2620 m.ü.M., Fels, Erntejahr: 1982, 1983.

Jakobshorn (784 650/182 250), 2560 m.ü.M., Fels, Erntejahr: 1985, 1986.

Leontodon helveticus: Wannengrat (778 850/185 700), 2480 m.ü.M., Rasen, Erntejahr: 1985, 1986.

Taraxacum alpinum: Salezer Horn (782 250/188 750), 2340 m.ü.M., Schutthalde, Erntejahr: 1982.

Haupter Tälli (780 300/188 500), 2380 m.ü.M., Schutthalde, Erntejahr: 1985.

Hieracium alpinum: Jakobshorn (784 550/182 300), 2440 m.ü.M., Rasen, Erntejahr: 1983.

Wannengrat (778 500/185 700), 2480 m.ü.M., Rasen, Erntejahr: 1985, 1986.

Individuen von mehreren Arten wurden zur Samenproduktion aus den natürlichen Populationen in den Versuchsgarten nach Zürich gebracht und unter konkurrenzfreien Bedingungen kultiviert. Die Pflanzen wurden während langen Schönwetterperioden begossen und mit schattenspendenden Rolladen abgedeckt. Im Winter wurden sie mit Treibhausglas geschützt.

3.2 KEIMUNG UND JUNGPFANZENENTWICKLUNG UNTER KONTROLLIERTEN BEDINGUNGEN

Für die Versuche wurden Petrischalen von 10 cm Durchmesser verwendet. Auf eine Schicht feuchten Filterpapiers wurden pro Petrischale 50 Samen verteilt. Nur gut ausgebildete Samen, deren Qualität unter dem Binokular geprüft wurde, fanden Verwendung. Die Petrischalen wurden anschliessend in die Klimakammer überführt, in der während allen Versuchen folgende Bedingungen herrschten:

Trockentemperatur:	Tag 20° C, Nacht 10° C
Feuchttemperatur :	Tag 17,3° C, Nacht 8,7° C
Feuchtigkeit :	80 %
Licht :	16 Stunden

Neue Keimlinge wurden mindestens zweimal pro Woche protokolliert und die Samen wenn notwendig mit Leitungswasser versorgt. Die Versuchsdauer betrug 100 Tage.

3.2.1 Versuche ohne Vorbehandlung

Von allen Arten, die in Kapitel 3.1 aufgeführt sind, wurden Versuche ohne Vorbehandlung durchgeführt. Wo keine andere Zeitangabe vermerkt ist, wurde immer 2 bis 3 Monate altes Samenmaterial verwendet.

3.2.2 Versuche mit Vorbehandlung

Samen von Arten, die nicht oder nur schlecht keimten, wurden mit verschiedenen Methoden vorbehandelt, um die Keimruhe zu brechen oder die Keimungsrate zu erhöhen. Pro Serie wurden 50 Samen verwendet. Die

Bedingungen in der Klimakammer blieben dieselben wie bei den Serien ohne Vorbehandlung. Folgende Vorbehandlungsmethoden wurden angewandt:

Mechanische Skarifikation: Bei der Skarifikation mit Glaspapier wurden die Samen solange zwischen zwei Schichten Glaspapier gerieben, bis die Samenschale Risse bekam. Diese Methode wurde bei Samen von *Caryophyllaceae* und *Leguminosae* verwendet.

Bei der Skarifikation mit einer Rasierklinge wurde die Testa in der Nähe der Radicula angeritzt. Die Samen von *Gramineae* und *Compositae* wurden nach dieser Methode behandelt.

Vor der Aussaat wurden die Samen unter dem Binokular geprüft, um eine eventuelle Verletzung des Embryos zu erkennen.

Gibberellinsäure (GA₃): Die Samen wurden in der Klimakammer mit in Wasser gelöster Gibberellinsäure (GA₃ Fluka 48880) vorinkubiert. In jede Petrischale wurden 10 ml Gibberellinsäurelösung gegeben. Die Samen wurden während drei Tagen inkubiert. Anschliessend wurde die Lösung abgesogen und die Samen wie diejenigen der anderen Serien mit Leitungswasser versorgt.

Wo nichts anderes vermerkt ist, wurde eine 10⁻³ molare Lösung verwendet. Bei Samen von *Linaria alpina* wurde eine 5 x 10⁻³ M Gibberellinlösung verwendet. Die Lösung wurde nach 3 Tagen erneuert. Die gesamte Inkubationszeit betrug also 6 Tage.

Kombinierte Faktoren (Skarifikation und Gibberellinsäure): Die Samen wurden mit Glaspapier oder mit der Klinge skarifiziert und anschliessend mit 10⁻³ M Gibberellinsäurelösung inkubiert. Nach drei Tagen wurde die Lösung durch Leitungswasser ersetzt.


3.2.3 Jungpflanzenentwicklung

Für die Beobachtung der Jungpflanzenentwicklung wurden Keimlinge aus den Petrischalen in ROOTRAINER (Spencer-Lemaire, Edmonton, Alberta) umgepflanzt. Ein Gemisch von 70 % Torf, 12 % Braunerde, 6 % Sand und 10 % Perlite wurde verwendet. Die ROOTRAINER wurden dicht gepackt in Eternitschalen gestellt und die verbliebenen Zwischenräume mit der Erdmischung aufgefüllt. Anschliessend wurden sie ins Gewächshaus überführt und regelmässig mit Leitungswasser versorgt. Nach 10, 20, 50 und 100 Tagen wurden durchschnittlich entwickelte Individuen als Beleg gepresst. Die Reproduktionen entstanden durch Fotokopie und Retouchierung der Belegexemplare.

3.2.4 Auswertung und Codierung

Bei Prüfung auf Signifikanz wurde bei paarweise verbundenen Datenserien der Wilcoxon-Vorzeichen-Rangsummentest verwendet, bei unabhängigen Daten der W-Test nach RIEDWYL (1978).

Als Mass für den Keimungsverlauf wurde der Wert t_{75} eingeführt. Dieser Wert bezeichnet den Tag, an welchem 75 % der Samen gekeimt hatten, die am Versuchsende nach 100 Tagen insgesamt gekeimt haben. Beispiel: Keimungsrate nach 100 Tagen = 80 %, $t_{75} = 22$ Tage heisst, dass am 22. Tag nach Versuchsbeginn bereits 60 % der Samen gekeimt hatten.

 = In graphischen Darstellungen: Die Werte von beiden Punkten sind identisch

3.3 KEIMUNG UND JUNGPFANZENENTWICKLUNG IM FELDE

Die Feldversuche wurden auf Dolomit und auf Silikat durchgeführt. Auf beiden Substraten wurden sowohl auf natürlichen, halbstabilisierten Schutthalden wie auch auf planierten Skipisten Flächen angelegt. Frühlingsaussaaten wurden zwischen dem 11. und 18. Juli 1984 gemacht. Eine Spätsommerausaat im September 1984 war wegen des frühen Wintereinbruchs nicht möglich. Frisches Samenmaterial stand erst wieder im September 1985 zur Verfügung. Deshalb wurden Spätsommeraussaaten am 8. und 9. September 1985 durchgeführt. Das Verhalten von skarifizierten Samen wurde bei Einzelaussaaten im Juli 1986 nochmals überprüft.

Vor dem Säen wurde auf jede Fläche 120 g organischer Volldünger (6 % N, 4% P, 4 % K) ausgebracht. Pro Art, Fläche und Aussaat wurden je nach Vorrat 50 - 200 Samen ausgesät.

Pro Substrat und Aussaattermin wurden fünf Flächen angelegt:

1. Flächen mit Einzelaussaat: Auf den Schutthalden wurden Flächen angelegt, auf denen die Samen nach Art und Vorbehandlung getrennt, ausgesät wurden. Abgegrenzt wurden die Flächen mit zusammengeschraubten Aluminiumblechen, die 10 cm in den Boden eingelassen wurden (Fig.5). Die Grösse der Flächen betrug 1 m². Innerhalb der Fläche erfolgte eine weitere Unterteilung mit Kunststoff-Folie. Die Teilflächen hatten eine Grösse von 33 x 100 cm.
2. Offene (ungeschützte) Flächen mit Mischsaat auf der Schutthalde: Das Samenmaterial wurde auf diesen Flächen (Grösse 1 m²) durchmischt ausgesät. Abgegrenzt wurden diese Flächen ebenfalls mit verschraubten Aluminiumblechen (Fig.5).
3. Offene Flächen mit Mischsaat auf der planierten Skipiste: siehe 2.

4. Mit CURLEX geschützte Flächen auf der Schutthalde: Auf diesen Flächen wurde das Samenmaterial ebenfalls durchmischt ausgebracht. Die Aussaaten wurden mit biologisch abbaubaren Holzfaserdecken (CURLEX Blankets, American Excelsior, Arlington, Texas) gesichert, die mit Metallklammern im Boden verankert wurden (Fig.6). Die Grösse der Flächen betrug $1,08 \text{ m}^2$.
5. Mit CURLEX geschützte Flächen auf der planierten Skipiste: siehe 4.

Die Flächen wurden zweimal monatlich in den Sommermonaten Juli, August und September auf Vorkommen von neuen Keimlingen, Überleben und Entwicklung der Pflanzen kontrolliert. Auf den mit CURLEX geschützten Flächen war ein Auszählen wegen der dichten Holzfaserstruktur während der 1. Vegetationsperiode nach der Aussaat nicht möglich.

Belegexemplare wurden erst im Sommer 1987 gesammelt und stammen von den Versuchsflächen auf der Schutthalde. Sie wurden zur Reproduktion fotokopiert und wenn notwendig retouchiert.

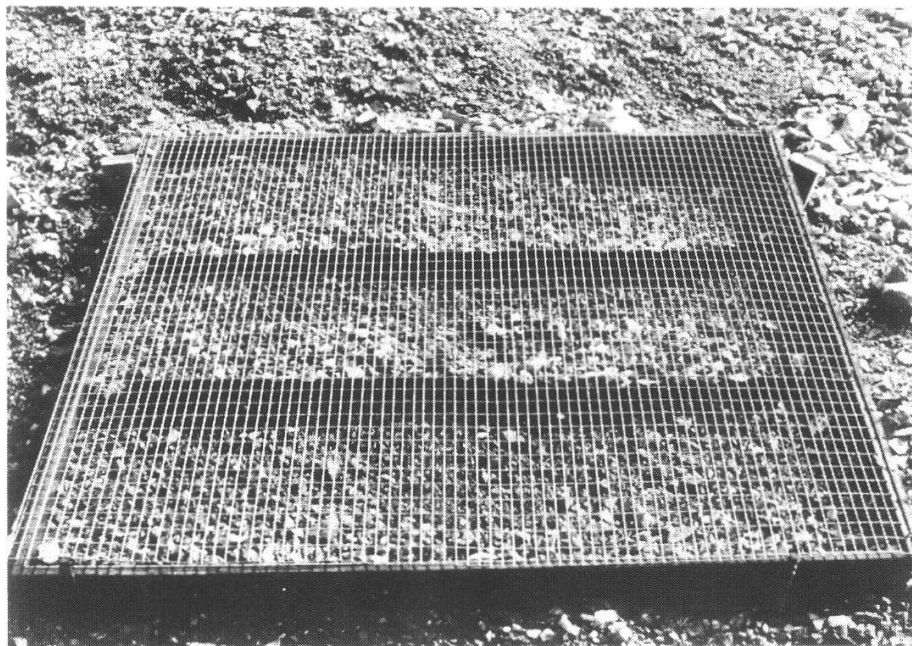


Fig.5. Offene (ungeschützte) Fläche auf aktiver Schutthalde.
Open (unprotected) plot on active scree slope.

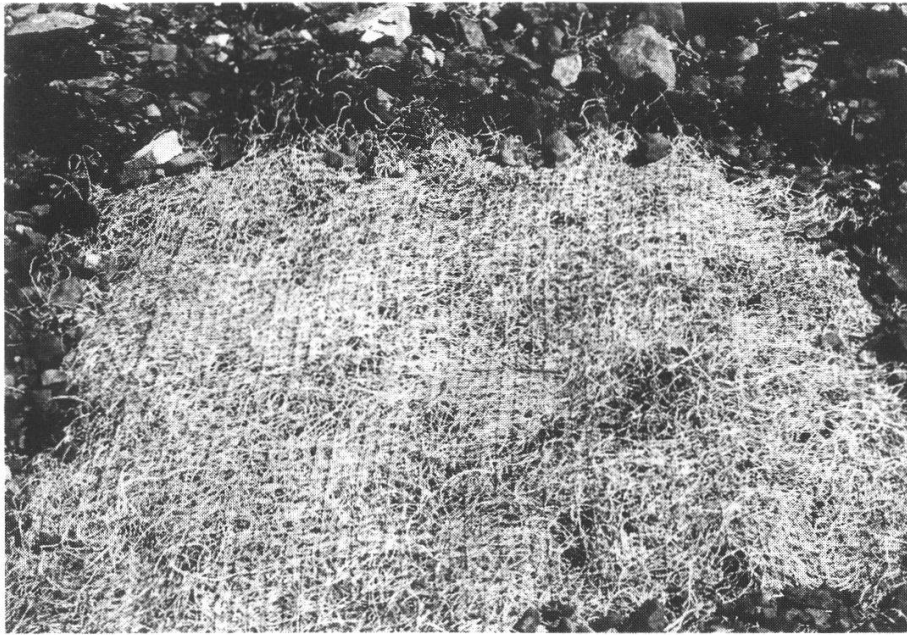


Fig.6. Mit CURLEX geschützte Fläche auf halbstabilisierter Schutthalde.
Plots protected with CURLEX on a half-stabilized scree slope.

3.3.1 Aussaaten auf Karbonat

Die Flächen auf der Schutthalde wurden am Schiawang angelegt (Koord. 780 675/187 600, 2440 m.ü.M.), die Flächen auf der planierten Skipiste auf dem Strelapass (Koord. 779 650/187 025, 2400 m.ü.M.). Alle Flächen sind gegen Südosten gerichtet (Fig.1).

Die Zusammensetzung des Saatgutes ist für die Frühsommersaat Juli 1984 in Tab.2, für die Spätsommersaat September 1985 in Tab.3 aufgelistet. Ergänzend wurden im Juli 1986 Proben von *Silene willdenowii*, *Anthyllis alpestris* und *Oxytropis jacquinii* ausgesät. In Einzelaussaaten wurden sowohl skarifizierte, wie auch unbehandelte Samen geprüft.

Tab.2. Aussaat Juli 1984 auf Dolomit. OB = Ohne Behandlung, Sp = Ohne Spelzen, Sk = mechanische Skarifikation, GA₃ = Vorbehandlung mit Gibberellin.

Seeds sown in July 1984. OB = no seed pretreatment, Sp = without glumes, Sk = mechanical scarification, GA₃ = pretreatment with gibberellin.

Art	Erntejahr	Samenvorbehandlung
Sesleria coerulea	1983	OB, Sp
Luzula multiflora	1983	OB
Silene willdenowii	1983	OB, Sk
Gypsophila repens	1983	OB
Sagina linnaei	1983	OB
Biscutella levigata	1983	OB
Arabis alpina	1983	OB, GA ₃
Dryas octopetala	1983	OB
Lotus alpinus	1983	Sk
Oxytropis jacquinii	1983	OB, Sk
Anthyllis alpestris	1983	OB, Sk
Achillea atrata	1983	OB

Tab.3. Aussaat September 1985 auf Dolomit. OB = Ohne Behandlung, Sp = Ohne Spelzen, Sk = mechanische Skarifikation.

Seeds sown in September 1985. OB = no seed pretreatment, Sp = without glumes, Sk = mechanical scarification.

Art	Erntejahr	Samenvorbehandlung
Sesleria coerulea	1983	OB, Sp
Trisetum distichophyllum	1985	OB, Sp
Silene willdenowii	1985	OB, Sk
Moehringia ciliata	1985	OB
Hutchinsia alpina	1985	OB
Biscutella levigata	1985	OB
Arabis alpina	1985	OB
Dryas octopetala	1985	OB
Lotus alpinus	1985	OB
Oxytropis jacquinii	1985	OB, Sk
Anthyllis alpestris	1985	OB, Sk
Achillea atrata	1985	OB
Leontodon hyoseroides	1985	OB
Taraxacum alpinum	1985	OB
Hieracium villosum	1985	OB

Tab.4. Aussaat Juli 1984 auf Silikat. OB = Ohne Behandlung, Sp = Ohne Spelzen, Sk = mechanische Skarifikation.
Seeds sown in July 1984 on silicate. OB = no seed pretreatment, Sp = without glumes, Sk = mechanical scarification.

Art	Erntejahr	Samenvorbehandlung
Agrostis rupestris	1983	OB
Helictotrichon versicolor	1978	OB, Sp
Luzula multiflora	1983	OB
Luzula spadicea	1983	OB
Potentilla aurea	1983	OB
Trifolium alpinum	1983	Sk
Lotus alpinus	1983	OB, Sk
Oxytropis campestris	1983	Sk
Epilobium alpinum	1983	OB
Veronica alpina	1983	OB
Senecio carniolicus	1983	OB
Hieracium alpinum	1983	OB

Tab.5. Aussaat September 1985 auf Silikat. OB = Ohne Behandlung, Sp = Ohne Spelzen, Sk = mechanische Skarifikation.
Seeds sown in September 1985 on silicate. OB = no seed pretreatment, Sp = without glumes, Sk = mechanical scarification.

Art	Erntejahr	Samenvorbehandlung
Agrostis rupestris	1985	OB
Helictotrichon versicolor	1978	OB, Sp
Trisetum spicatum	1985	OB
Hutchinsia alpina	1985	OB
Geum reptans	1985	OB
Trifolium alpinum	1985	OB, Sk
Lotus alpinus	1985	OB, Sk
Oxytropis campestris	1985	OB, Sk
Doronicum clusii	1985	OB
Chrysanthemum alpinum	1985	OB
Leontodon helveticus	1985	OB
Taraxacum alpinum	1985	OB
Hieracium alpinum	1985	OB

3.3.2 Aussaaten auf Silikat

Die Flächen auf der Schutthalde wurden am Süd-West-Hang des Jatzhorns angelegt (Koord. 784 650/182 200, 2560 m.ü.M.), die anderen Flächen auf der Skipiste Jatzhorn in nordwestlicher Ausrichtung (784 075/182 475, 2450 m.ü.M., Fig.1.). Die Zusammensetzung des Saatgutes ist für die Frühlössommeraussaat Juli 1984 in Tab.4, für die Spätsössommeraussaat September 1985 in Tab.5 aufgelistet.

3.3.3 Auswertung und Definitionen

Bei Prüfung auf Signifikanz wurde bei den paarweise verbundenen Datenserien der Wilcoxon-Vorzeichen-Rangsummentest verwendet (RIEDWYL 1978), bei unabhängigen Daten der W-Test.

Keimung %	=	Anzahl gekeimter Samen in % der Anzahl ausgesäter Samen
Sterblichkeit %	=	Anzahl abgestorbener Keimlinge und Jungpflanzen in % der Anzahl gekeimter Samen
Überleben %	=	Anzahl vorhandener Individuen in % der potentiell möglichen Anzahl Individuen. Beispiel: 100 Samen ausgesät und Überleben 28 % heisst, dass von potentiell möglichen 100 Individuen, 28 zur Zeit der Kontrolle auf der Fläche vorhanden sind.

4. ERGEBNISSE

In der vorliegenden Arbeit wurde nicht nur das Keimverhalten untersucht, sondern immer auch die Entwicklung der Jungpflanzen verfolgt. Beide Lebensphasen, die Keimung und die Entwicklung der Jungpflanzen, werden sowohl in den Laborversuchen wie auch in den Feldversuchen nacheinander beschrieben.

4.1 KEIMUNG UND JUNGPFANZENENTWICKLUNG UNTER KONTROLLIERTEN BEDINGUNGEN

Die Versuche im Labor wurden unter standardisierten, klimatischen Bedingungen durchgeführt (vgl. Kap.3.2, S. 37). Pro Serie wurden aus dem vorhandenen Samenpool immer 50 Samen getestet. Zur Abschätzung der Fehlergrenzen wurden von sechs Arten Proben von 6 x 50 Samen untersucht (Tab.6). Ausgewählt wurden zwei Arten mit schlecht keimenden Samen (*Oxytropis campestris*, *Lotus alpinus*), zwei mit mittelmässig keimenden (*Silene willdenowii*, *Achillea atrata*) und zwei mit gut keimenden Samen (*Agrostis rupestris*, *Hieracium alpinum*). Im allgemeinen waren Abweichungen vom Mittelwert während den ersten 30 Tagen ab Versuchsbeginn grösser als gegen Versuchsende nach 100 Tagen. Die grössten Differenzen zwischen den Minimum- und Maximumwerten betrugen nach 100 Tagen nur 14 %. Bei Keimungsraten von Standardserien mit 50 Samen, die um mehr als 14 % voneinander abweichen, kann deshalb mit grosser Sicherheit auf ein unterschiedliches Keimverhalten geschlossen werden.

Tab.6. Keimung bei Testserien mit 6 x 50 Samen: Angabe von Mittelwert(x) und Differenz der Minimum- und Maximumwerte(Max-Min).
Germination in series with 6 x 50 seeds: mean value (x) and difference maximum - minimum (Max-Min) indicated.

Art		Keimung in % nach Tagen				
		10	20	30	50	100
Oxytropis campestris	x	4,0	7,7	11,7	14,0	18,3
	Max-Min	8	12	10	8	10
Lotus alpinus	x	10,7	11,7	15,3	18,3	20,0
	Max-Min	12	12	6	8	10
Silene willdenowii	x	6,0	29,7	35,3	44,0	45,7
	Max-Min	16	22	14	10	8
Achillea atrata	x	32,7	56,3	59,7	62,3	67,7
	Max-Min	22	22	16	16	14
Agrostis rupestris	x	71,0	84,7	88,0	89,3	90,0
	Max-Min	20	12	10	10	8
Hieracium alpinum	x	72,3	88,0	93,3	93,7	94,0
	Max-Min	16	10	14	14	14

4.1.1 Versuche ohne Vorbehandlung

Die Basis für Vergleiche zwischen dem Keimverhalten einzelner Arten bildet zwei bis drei Monate altes Samenmaterial. Ohne Berücksichtigung des Erntejahres, des Substrates und der Population, welcher die Samen entnommen wurden, lassen sich einige Verhaltensmuster differenzieren. Einerseits bilden Arten, deren Samen keine oder nur eine teilweise Keimruhe aufweisen die Gruppe der guten und schnellen Keimer, andererseits Arten mit ausgeprägter Keimruhe eine Gruppe von langsam und schlecht keimenden Arten (Fig.7). Samen, die gut aber langsam keimten, konnten in einigen Serien bei *Achillea atrata* und *Dryas octopetala* beobachtet werden. In der Gruppe der Arten mit **gut und schnell keimenden** Samen, keimte Material von *Epilobium alpinum* eindeutig am besten. Bei Proben aus drei verschiedenen Jahren keimten immer alle Samen (Fig.7). Samen von

Biscutella levigata und *Achillea atrata* keimten ebenfalls sehr gut. *Agrostis rupestris*, *Luzula spadicea*, *Taraxacum alpinum*, *Leontodon montanus* und *Senecio carniolicus* markieren das breite Feld der Arten, deren Samen sich in der Gruppe der guten und schnellen Keimer durchschnittlich verhielten. Die Samen von *Silene willdenowii* keimten am wenigsten gut. Frische Samen

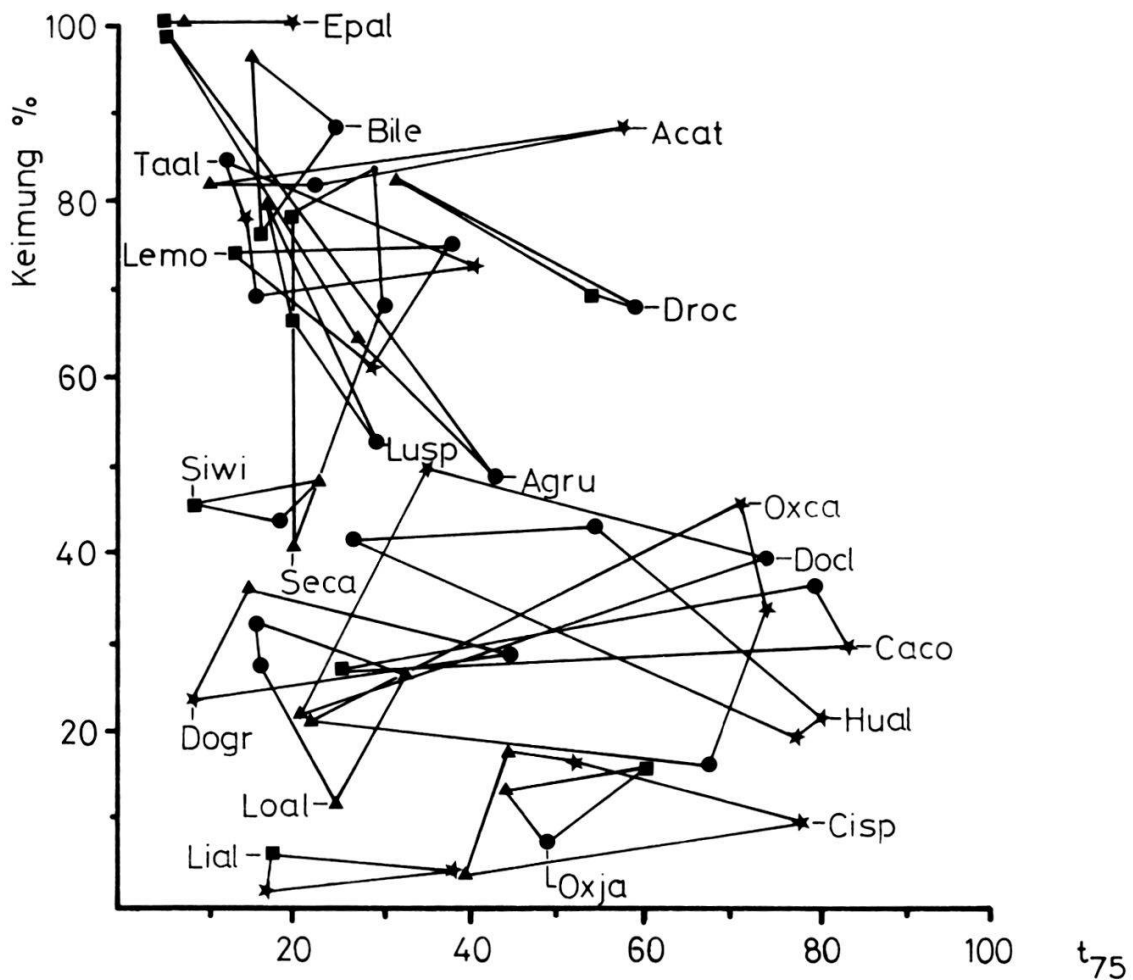


Fig.7. Keimverhalten von unbehandeltem, drei Monate altem Samenmaterial unter kontrollierten Bedingungen. Gesammelt 1982 (★), 1983 (▲), 1985 (●), 1986 (■).
Germinating behaviour of not pretreated, three-month-old seeds under controlled conditions. Seed material collected in 1982 (★), 1983 (▲), 1985 (●), 1986 (■).

Acat	<i>Achillea atrata</i>	Hual	<i>Hutchinsia alpina</i>
Agru	<i>Agrostis rupestris</i>	Lemo	<i>Leontodon montanus</i>
Bile	<i>Biscutella levigata</i>	Lial	<i>Linaria alpina</i>
Caco	<i>Campanula cochleariifolia</i>	Loal	<i>Lotus alpinus</i>
Cisp	<i>Cirsium spinosissimum</i>	Lusp	<i>Luzula spadicea</i>
Docl	<i>Doronicum clusii</i>	Oxca	<i>Oxytropis campestris</i>
Dogr	<i>Doronicum grandiflorum</i>	Oxja	<i>Oxytropis jacquinii</i>
Droc	<i>Dryas octopetala</i>	Seca	<i>Senecio carniolicus</i>
Epal	<i>Epilobium alpinum</i>	Siwi	<i>Silene willdenowii</i>
		Taal	<i>Taraxacum alpinum</i>

von *Achillea atrata* und *Dryas octopetala* schliesslich keimten oft langsamer als diejenigen von anderen Arten, während bei sechs Monate alten Samen ein deutlich beschleunigter Keimungsverlauf beobachtet wurde.

Zusätzlich zu den in Fig.7 abgebildeten Arten gehören in diese Gruppe noch *Trisetum spicatum*, *Gypsophila repens* (Fig.8), *Hieracium alpinum* (Tab.9, Fig.10) und *Leontodon helveticus* (Tab.9). Allerdings sind von diesen Arten nur Daten von zwei Versuchsserien vorhanden. Das Keimverhalten von *Achillea atrata* des Erntejahres 1983 ist ein typisches Beispiel für das Verhalten der gut und schnell keimenden Arten (Fig.8). Am Ende der Versuchszeit von 100 Tagen hatten 82 % der Samen gekeimt. Der t_{75} -Wert lag bei 11 Tagen, d.h., dass am 11. Tag nach Versuchsbeginn bereits 62 % der Samen gekeimt hatten. Bis zum 30. Tag stieg die Keimungsrate weiter an auf 80 %. Anschliessend keimte nur noch ein einziger Same.

Die Samen von Arten der zweiten Gruppe keimten deutlich schlechter und im allgemeinen auch langsamer als jene der ersten Gruppe. Ein typisches Keimverhalten für Arten dieser Gruppe der **Schlecht- und Langsamkeimer** wurde bei *Hutchinsia alpina*, *Oxytropis campestris*, *Campanula cochleariifolia* und bei *Doronicum clusii* beobachtet (Fig.7). Samen von *Doronicum grandiflorum* des Erntejahres 1985 verhielten sich ebenfalls typisch für zur zweiten Gruppe gehörende Arten. Die ersten Samen keimten 16 Tage nach Versuchsbeginn. Nach 100 Tagen hatten erst 28% der Samen gekeimt. Der t_{75} -Wert lag bei 44 Tagen, d.h., dass bis zum 44. Tag 21 % der Samen gekeimt hatten. Zwischen dem 16. und 50. Tag ab Versuchsbeginn keimten regelmässig Samen, aber in geringer Zahl. Ab dem 50. Tag bis zum Versuchsende nach 100 Tagen keimten dann nur noch weitere 4% der Samen. Samen von *Oxytropis jacquinii* und *Cirsium spinosissimum* keimten sehr schlecht und langsam. Überdurchschnittlich schnell keimten in dieser Gruppe dagegen Samen von *Lotus alpinus*, *Linaria alpina* und *Doronicum grandiflorum*. *Doronicum clusii* und *Doronicum grandiflorum* änderten ihr

Keimverhalten während einer Lagerung (Tab.9). Frische Samen dieser Arten verhielten sich typisch für die Gruppe der Schlecht- und Langsamkeimer. Samen, die 6 bis 15 Monate alt waren, keimten jedoch schnell und gut und gehörten in diesem Stadium in die erste Gruppe.

In diese zweite Gruppe gehören noch viele andere Arten, deren Samen oft überhaupt nicht keimten und deren t_{75} -Wert deshalb nicht definiert ist: z.B. *Cerastium latifolium*, *Cerastium uniflorum* und *Moehringia ciliata* (Tab.10), *Arabis alpina* (Fig.8), *Phyteuma hemisphaericum* (Tab.11), sowie *Sesleria disticha*, *Gentiana clusii* und *Gentiana kochiana*. Dazu zählen auch noch alle anderen nicht in Fig.7 abgebildeten Leguminosen-Arten, die untersucht wurden (Kap.4.1.2.1).

Die schnell und gut keimenden Arten keimten durchschnittlich zu 74,2 %. Der t_{75} -Wert lag dabei bei 25,8 Tagen. Bei den langsam und schlecht keimenden Arten lagen die Mittelwerte bei 30,6 % und bei 45,4 Tagen.

Die ersten Samen von Arten, deren t_{75} -Wert bei 30 Tagen oder darunter lag, keimten in der Regel schon während der ersten 3 bis 10 Tagen nach Versuchsbeginn. Die Keimungsraten stiegen sprunghaft innerhalb weniger Tage an, sowohl bei *Epilobium alpinum*, wie auch bei *Doronicum grandiflorum* oder *Lotus alpinus*. Die ersten Samen von *Lotus alpinus* von 1985 keimten beispielsweise am 6. Tag. Vom 6. bis zum 20. Tag stieg die Keimungsrate auf 24 %. Bis zum 100. Tag keimten dann bloss noch weitere 4% der Samen.

Die ersten Samen von Arten, deren t_{75} -Wert über 30 Tagen lag, keimten oft auch schon zwischen dem 3. und 10. Tag nach Versuchsbeginn, z.B. Samen von *Achillea atrata*, *Dryas octopetala* oder *Hutchinsia alpina*. Ebenso oft keimten die ersten Samen aber erst zwischen dem 10. und 30. Tag, z.B. bei *Doronicum clusii* oder *Campanula cochleariifolia*. Die Keimungsraten erhöhten sich anschliessend nie sprunghaft. Vom Keimungsbeginn bis zum Versuchsende nach 100 Tagen keimten in regelmässigen Zeitabständen

Samen. Samen von *Achillea atrata* von 1982 erreichten beispielsweise nach 10 Tagen eine Keimungsrate von 10 %, nach 20 Tagen von 18 %, nach 50 Tagen von 62 % und nach 100 Tagen von 88 %. Samen von *Hutchinsia alpina* von 1982 erreichten folgende Keimungsraten: 0 % nach 10 Tagen, 8 % nach 20 Tagen, 12 % nach 30 Tagen, 14 % nach 50 Tagen und 22 % nach 100 Tagen.

Das Keimverhalten von *Agrostis rupestris*, *Luzula spadicea* und *Dryas octopetala* bedarf einer genaueren Betrachtung (Fig.7). Von allen drei Arten wurden die Samen während mehreren Jahren immer der gleichen Population entnommen. Die beinahe lineare Anordnung der Beobachtungspunkte in einer Ausrichtung von schlecht/langsam keimend zu gut/schnell keimend, lässt eine Korrelation zwischen Keimungsrate und Keimungsverlauf vermuten. Das Keimverhalten von Samen zweier anderer Arten, *Biscutella levigata* und *Leontodon montanus* ergeben ein anderes Bild. Das Samenmaterial wurde auch hier immer der gleichen Population entnommen. Die Beobachtungspunkte der beiden Arten liegen zwar in einem eng umgrenzten Bereich, sind aber nicht von schlecht/langsam nach gut/schnell keimend ausgerichtet.

Interessant im Hinblick auf die Feldversuche (Kap.4.2, S. 86) sind Vergleiche zwischen dem Keimverhalten von *Silene willdenowii* und *Biscutella levigata*, *Achillea atrata* und *Gypsophila repens* sowie zwischen *Dryas octopetala* und *Arabis alpina*, deshalb werden sie im Folgenden kurz charakterisiert. Die Unterschiede im Keimverhalten zwischen *Silene willdenowii* und *Biscutella levigata* waren gross (Fig.7). Samen von *Biscutella levigata* zeigten unter Laborbedingungen keine Keimruhe, während jene von *Silene willdenowii* eine partielle Keimruhe aufwiesen (Kap.4.1.2.3). Bei unbehandelten Serien keimten die ersten Samen beider Arten 3 bis 5 Tage nach Versuchsbeginn. Nach 30 Tagen hatten schon fast alle Samen gekeimt. Von je 150 getesteten Samen keimten bei *Biscutella levigata* nach dem 30. Tag noch 7, bei *Silene willdenowii* noch 5. Die Unterschiede im Keimverhalten von *Dryas octopetala* und *Arabis alpina* waren ebenfalls eklatant

(Fig.8, Fig.9). Während die Samen von *Dryas octopetala* spontan keimten, wiesen Samen von *Arabis alpina* nach der Ernte eine totale, angeborene Keimruhe auf. Der Keimruhetyp war ähnlich wie der von *Silene willdenowii* (Kap.4.1.2.3, S. 82). Die ersten Samen von *Dryas octopetala* keimten schon 5 Tage nach Versuchsbeginn. Bis zum 50. Tag stieg die Keimungsrate kontinuierlich an. Mit Ausnahme der Samen des Erntejahres 1983 (Fig.8) keimten auch nach dem 50. Tag bedeutende Mengen von Samen: Im Jahre 1985 und 1986 je 20 %. Geringer waren die Unterschiede im Keimverhalten von frisch geernteten Samen bei *Gypsophila repens* und *Achillea atrata* (Fig.8). Samen von *Gypsophila repens* keimten aber vollständig zu 100 %, während Samenmaterial von *Achillea atrata* nur gut 80 % erreichte. Deutlichere Unterschiede traten während der Lagerung auf (Fig.9). Während Samen von *Gypsophila repens* nach 39-monatiger Lagerung immer noch zu 94 % keimten, sank bei *Achillea atrata* die Keimung bis auf 24 %. Der Keimungsverlauf von frisch geerntetem Samenmaterial des Jahres

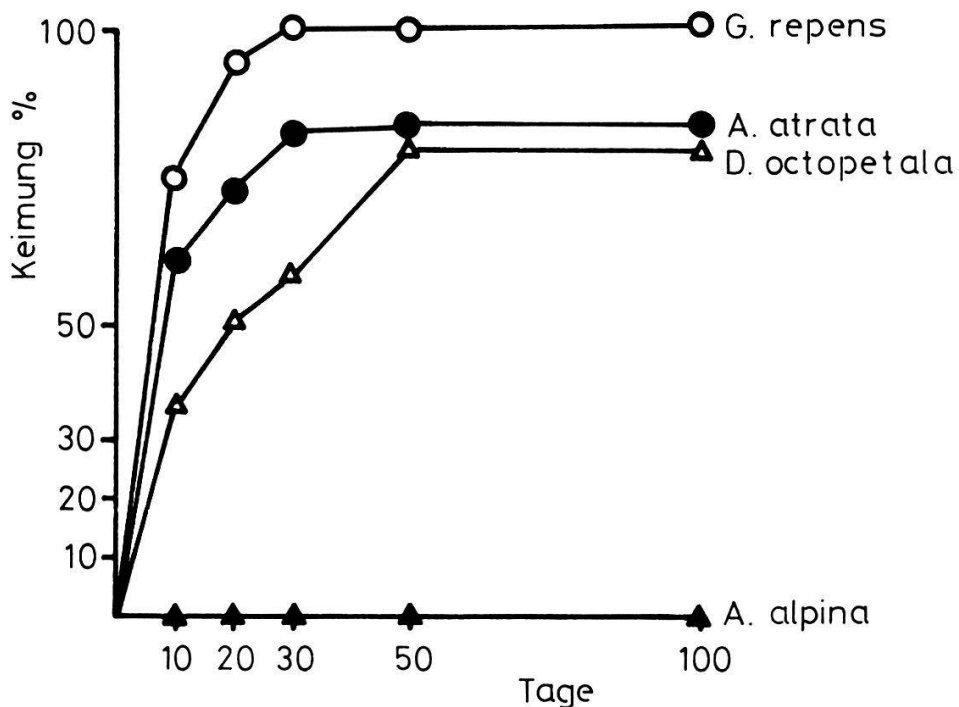


Fig.8. Keimverhalten von *Gypsophila repens*, *Achillea atrata*, *Dryas octopetala* und *Arabis alpina*: Erntejahr 1983.

Germinating behaviour of Gypsophila repens, Achillea atrata, Dryas octopetala and Arabis alpina. Seeds harvested in 1983.

1983 war bei beiden Arten ähnlich. Innerhalb von 5 Tagen keimten die ersten Samen. Die Keimungsrate erhöhte sich bis zum 30. Tag schnell. Anschliessend keimte nur noch bei *Achillea atrata* ein weiterer Same.

4.1.1.1 Erntejahr und Keimverhalten

Beim Vergleich der Keimungsdaten von Samen, die in verschiedenen Jahren geerntet wurden, bei denen aber das Material immer den gleichen Populationen entnommen wurde, konnten teilweise signifikante Unterschiede festgestellt werden (Tab.7). Es lässt sich eine Rangliste nach Jahren mit schlechter werdenden Bedingungen für die Samenbildung erstellen: 1986 > 1983 > 1982 > 1985.

Bei diesem Vergleich wurden die Signifikanzgrenzen oft wegen des Verhaltens von Arten aus der Familie der *Leguminosae* nicht erreicht. Unterschiede im Keimverhalten von unbehandelten Leguminosensamen in Abhängigkeit vom Samengewicht, sind in Tab.8 aufgelistet. Die Tendenz besteht, dass in für andere Familien schlechteren Jahren, die *Leguminosae* nicht prinzipiell kleinere und leichtere Samen produzieren. Schwere Samen keimen aber besser, als leichte; das zusätzliche Material wird zu einem

Tab.7. Unterschiede im Keimverhalten von Samen der Erntejahre 1983 und 1986 im Vergleich zu den Jahren 1982 und 1985 (* = Signifikanz auf dem 5% - Niveau).
Germinating behaviour of seeds harvested in 1983 and 1986 compared with the harvest of 1982 and 1985 (= significance at 5% level).*

Erntejahr	10		20		30		50		100 Tage	
	1982	1985	1982	1985	1982	1985	1982	1985	1982	1985
1983	*	*		*		*		*		
1986		*		*		*				*

bedeutenden Teil in den Embryo investiert. Bei einer Skarifikation keimten unabhängig vom Samengewicht und der Samengrösse immer praktisch alle Leguminosensamen (Fig.17). Leider fehlen Daten über den Output von keimfähigen Samen in bezug auf das Samengewicht; dieser Aspekt sollte weiter untersucht werden.

Tab.8. Keimung und Samengewicht (100 Samen) bei vier Leguminosenarten.
Germination and the seed weight (100 seeds) in four species of Leguminosae.

Art	Gewicht g	Keimung %
Lotus alpinus	0,118±0,004	12
Lotus alpinus	0,136±0,004	28
Lotus alpinus	0,187±0,003	34
Oxytropis jacquinii	0,314±0,018	8
Oxytropis jacquinii	0,339±0,012	14
Oxytropis jacquinii	0,341±0,004	14
Oxytropis campestris	0,155±0,006	16
Oxytropis campestris	0,197±0,002	28
Oxytropis campestris	0,230±0,007	34
Anthyllis alpestris	0,327±0,018	14
Anthyllis alpestris	0,338±0,016	16

4.1.1.2 Lagerung von Samenmaterial und Keimverhalten

Bei vielen Arten änderte sich das Keimverhalten schon während einer relativ kurzen Lagerung von 6 bis 15 Monaten im getrockneten Zustand im Kühlschrank. Besonders deutlich zeigte sich diese Verhaltensänderung bei den untersuchten Arten aus der Familie der *Compositae* (Tab.9): Nach einer Zeit von 15 Monaten keimten die Samen der meisten *Compositae* besser in einem 100-tägigen Versuch, als frisch geerntete Samen. Ähnlich stark wurde die Keimung beschleunigt, ausgedrückt durch den t_{75} -Wert. Die einzigen Ausnahmen bildeten dabei *Achillea atrata* (Fig.9) und *Leontodon montanus*

(Tab.9). Frische Samen von *Doronicum clusii* keimten zum Beispiel sehr langsam: Erst nach 18 Tagen keimte der erste Same. Anschliessend erhöhte sich die Keimungsrate kontinuierlich bis auf 40 % nach 100 Tagen. Der t_{75} -Wert gibt an, dass erst am 74. Tag 30 % der Samen gekeimt hatten. Bei 15 Monate altem Samenmaterial keimten dagegen die ersten Samen schon nach 8 Tagen. Am 20. Tag hatten bereits 66 % der Samen gekeimt und nach 50 Tagen 80 %. Danach keimten keine weiteren Samen mehr. Der t_{75} -Wert lag bei 14 Tagen; schon 60 % der Samen hatten bis zum 14. Tag also gekeimt.

Tab.9. Keimverhalten von 3 und 15 Monate alten Samen in der Familie der *Compositae*.
Germinating behaviour of 3- and 15-month-old seeds in the family of Compositae.

Art	3 Monate		15 Monate	
	Keimung %	t_{75}	Keimung %	t_{75}
<i>Doronicum clusii</i>	40	74	80	14
<i>Doronicum grandiflorum</i>	28	44	56	8
<i>Hieracium alpinum</i>	90	25	94	8
<i>Hieracium villosum</i>	40	44	58	24
<i>Leontodon helveticus</i>	62	23	62	18
<i>Leontodon hyoseroides</i>	28	26	60	10
<i>Leontodon montanus</i>	74	13	72	26
<i>Senecio carniolicus</i>	68	29	84	12
<i>Taraxacum alpinum</i> Ca	70	17	82	15
<i>Taraxacum alpinum</i> Si	82	12	86	9

Si = Silikat, Ca = Karbonat

Diese Tendenz im Keimverhalten während einer Lagerung von 15 Monaten bei 4° C zeigten auch mehrere Arten aus der Familie der *Gramineae*, z.B. *Agrostis rupestris*, *Trisetum spicatum* und *Trisetum distichophyllum* (Fig.9, Fig.22). Bei der letztgenannten Art wurde eine deutliche Keimungsverzögerung bei drei Monate alten, unbehandelten Samen beobachtet: Die

ersten Samen keimten erst nach 16 Tagen. Dagegen keimten die ersten Samen bei 6 und 15 Monate altem Samenmaterial bereits am dritten Tag nach Versuchsbeginn. Die Keimungsrate betrug nach 100 Tagen bei 3 Monate alten Samen 18 %, bei 6 Monate alten 68 % und bei 15 Monate alten 76 %.

Änderungen im Keimverhalten während längerer Lagerung waren sehr ausgeprägt. Von den sechs Arten, die sehr gut keimten, zeigten drei keine Verschlechterung der Keimung während der ganzen Beobachtungsperiode von 39 Monaten, nämlich *Agrostis rupestris*, *Gypsophila repens* und *Trisetum distichophyllum* (Fig.9). Auch *Luzula spadicea*, *Biscutella levigata* und *Dryas octopetala* keimten während 27 Monaten nach der Ernte sehr gut, allerdings verschlechterte sich die Keimung nach 39 Monaten Lagerung leicht. Vier der untersuchten Arten keimten 3 Monate nach der Ernte überhaupt nicht, oder zu maximal 4 %. Drei davon, *Arabis alpina*, *Cerastium uniflorum* und *Poa laxa* keimten dann mit zunehmender Lagerung immer besser (Fig.9). Bei *Cerastium latifolium* keimte ein einziger Same erstmals nach 39 Monaten. Interessanterweise zeigten mehrere Arten, die frisch geerntet gut bis sehr gut keimten, eine sukzessive Abnahme der Keimung während der 39 monatigen Versuchsdauer (Fig.9). Auffällig war dieses Verhalten bei weiteren Arten aus der Familie der *Compositae*. So keimten z.B. 39 Monate alte Samen von *Doronicum grandiflorum* während der 100-tägigen Versuchsdauer nur noch zu 2 %, Samen von *Doronicum clusii* zu 4 % und solche von *Senecio carniolicus* zu 12 %. Die Möglichkeit besteht, dass eine induzierte physiologische Inaktivität vorliegt (Kap.4.1.2.2, S. 73).

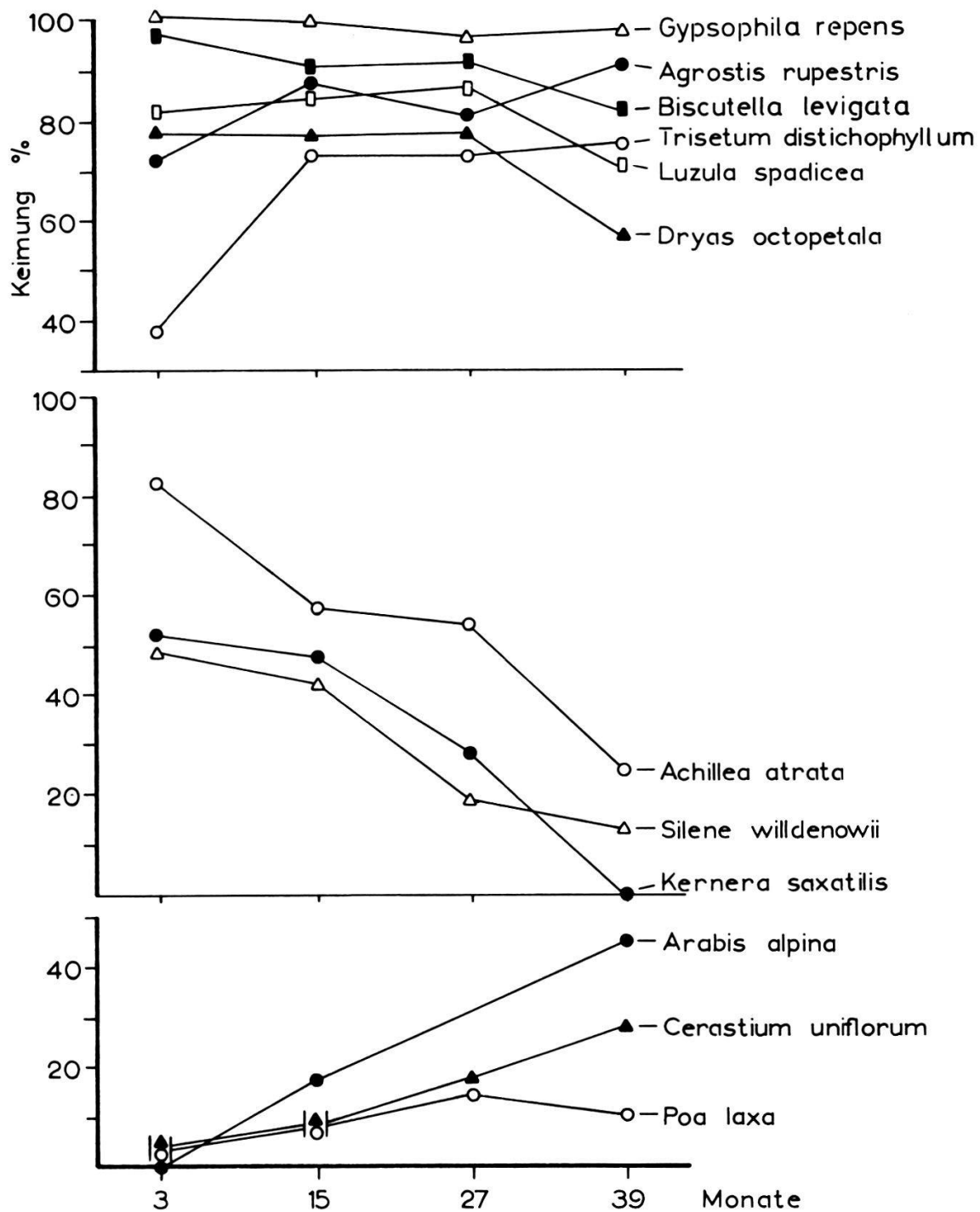


Fig.9. Keimverhalten mit zunehmendem Samenalter. Verwendung von unbehandeltem Samenmaterial.

Germinating behaviour with increasing age of seeds. Data refer to non-pretreated seeds.

4.1.1.3 Keimverhalten von alpinen Samen aus dem Versuchsgarten in Zürich

Von einigen Arten wurden Individuen, die das reproduktive Alter erreicht hatten, den natürlichen Populationen entnommen und in den Versuchsgarten nach Zürich verpflanzt, wo sie Samen bildeten, deren Keimverhalten untersucht wurde. Bei den meisten Arten keimten Samen der Versuchspopulationen besser als solche, die in den natürlichen Populationen gesammelt wurden (URBANSKA und SCHÜTZ 1986, vgl. auch URBANSKA 1986).

Samen von *Hieracium alpinum* aus natürlichen Populationen keimten unabhängig vom Erntejahr immer sehr gut (Fig.10). Das gleiche Keimverhalten zeigten Samen, die im Versuchsgarten geerntet wurden, von Pflanzen, die derselben Population entnommen wurden. Die ersten Samen keimten kurz nach Versuchsbeginn zwischen dem 3. und 5. Tag. Nach 20 Tagen lagen die Keimungsraten bereits zwischen 52 und 96 %. Nur bei den Samen des Erntejahres 1985 aus dem Versuchsgarten stieg die Keimungsrate zwischen dem 20. und 50. Tag noch stark an. Bei den anderen drei Versuchsserien keimten nach dem 20. Tag nur noch vereinzelt Samen. Grosse Unterschiede konnten im Samengewicht beobachtet werden: 100 Samen aus der natürlichen Population wogen 0,072 g ($\pm 0,001$), Samen aus der Versuchspopulation dagegen 0,122 g ($\pm 0,013$). Die Anzahl Blüten pro Blütenkopf war sowohl im Felde, wie auch im Garten gleich gross. Es ist zu ergänzen, dass die Pflanzen im Garten zweimal jährlich Samen produzierten, wobei die Samenmenge jedesmal etwa gleich gross war.

Samen von *Hieracium villosum*, die in natürlichen Populationen geerntet wurden, keimten nur mittelmässig (Fig.11). Dagegen keimten Samen, die im Versuchsgarten geerntet wurden sehr gut und schnell. Schon nach 10 Tagen hatten 78 % der Samen, die 1986 im Versuchsgarten geerntet wurden, gekeimt. Bei den 1985 im Versuchsgarten geernteten Samen keimte der erste Same zwar auch nach 3 Tagen; am 10. Tag lag die Keimungsrate aber erst bei 12 %. Bis zum 20. Tag erhöhte sie sich auf 66 %. Die ersten Samen von *Hieracium villosum*, die 1985 der natürlichen Population entnommen

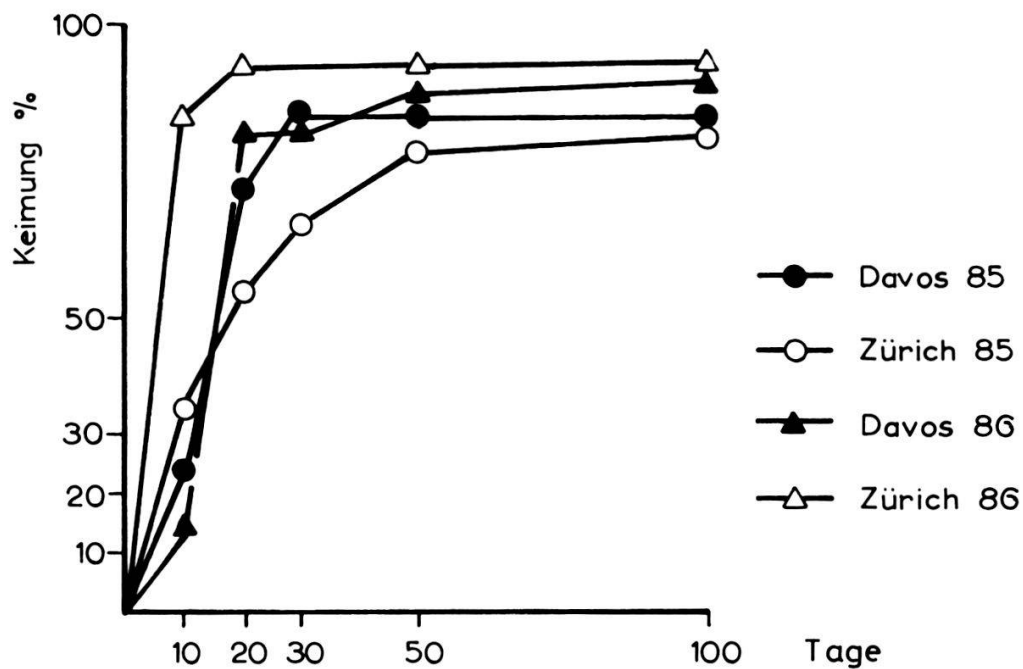


Fig.10. *Hieracium alpinum*: Keimverhalten von Samen aus dem Versuchsgarten und Samen aus der natürlichen Population gesammelt 1985 und 1986.
Hieracium alpinum: germinating behaviour of seeds from the experimental garden and from the wild harvested in 1985 and 1986.

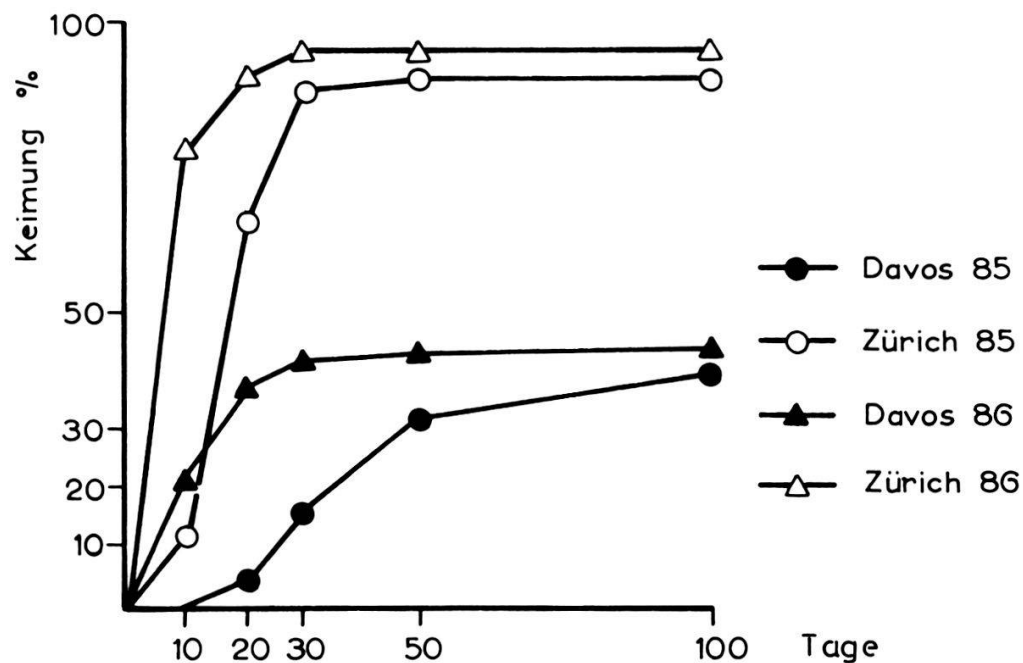


Fig.11. *Hieracium villosum*: Keimverhalten von Samen aus dem Versuchsgarten und Samen aus der natürlichen Population gesammelt 1985 und 1986.
Hieracium villosum: germinating behaviour of seeds from the experimental garden and from the wild harvested in 1985 and 1986.

wurden, keimten erst nach 12 Tagen. Während der restlichen Beobachtungszeit keimten regelmässig weitere Samen. Das Material von 1986 keimte schneller. Der erste Same keimte nach drei Tagen und bis zum 20. Tag stieg die Keimungsrate rasch bis auf 36 %. Anschliessend keimten nur noch vereinzelt weitere Samen. Auch bei *Hieracium villosum* konnten Unterschiede im Samengewicht festgestellt werden: 100 Samen aus der natürlichen Population wogen 0,060 g ($\pm 0,001$), 100 Samen aus der Versuchspopulation 0,077 g ($\pm 0,001$). *Hieracium villosum* produzierte im Versuchsgarten ebenfalls zweimal pro Jahr Samen. Die Samenmenge war dabei etwa gleich gross. Die Anzahl Blütenköpfe pro Rosette lag zwischen 3 und 15, im Felde betrug sie nur maximal 4.

Auch Samen von *Trisetum spicatum*, die im Versuchsgarten geerntet wurden, keimten deutlich schneller und auch deutlich besser als Samen aus der natürlichen Population (URBANSKA und SCHÜTZ 1986). 10 Tage nach Versuchsbeginn hatten 16 % der in den Alpen geernteten Samen gekeimt, aber bereits 88 % der im Versuchsgarten geernteten.

4.1.1.4 Zur Jungpflanzenentwicklung im Gewächshaus

Die Jungpflanzenentwicklung von einigen, der in der vorliegenden Arbeit untersuchten Arten, wurde bereits früher getestet: *Biscutella levigata* (WEILENMANN 1980, GASSER 1986), *Silene willdenowii* (ISLER 1981), *Hutchinsia alpina* (FOSSATI 1980), *Lotus alpinus* und *Oxytropis jacquinii* (WEILENMANN 1980). Die Entwicklung von einigen weiteren Arten ist im folgenden dargestellt:

Gypsophila repens (Fig.12) entwickelte während den ersten 20 Tagen sowohl ein tief reichendes Wurzelwerk, als auch einen gut entwickelten Trieb. Bis zum 50. Tag wurden dann vor allem die oberirdischen Organe gefördert. Bis zu 10 Seitentriebe konnten gezählt werden. In den folgenden Wochen ging die vegetative Entwicklung im gleichen Tempo weiter.



Fig.12. *Gypsophila repens*: Jungpflanzenentwicklung im Gewächshaus.
Gypsophila repens: Development of young plants in the greenhouse.

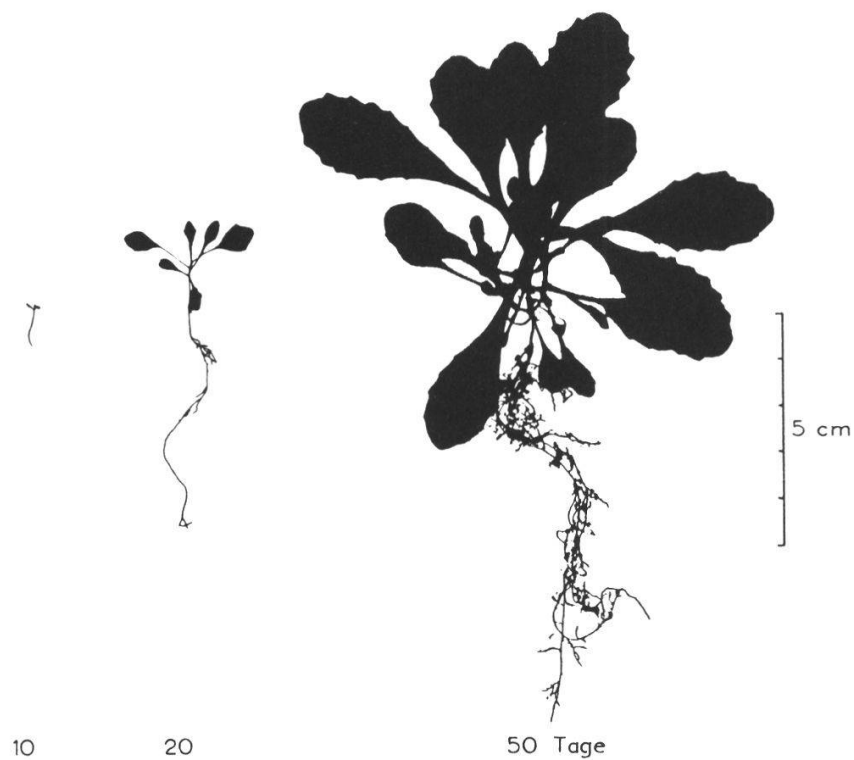


Fig.13. *Arabis alpina*: Jungpflanzenentwicklung im Gewächshaus.
Arabis alpina: Development of young plants in the greenhouse.

Die Blütenbildung trat nach der Verpflanzung in den Versuchsgarten mit der 3. Vegetationsperiode auf.

Arabis alpina (Fig.13) bildete in den ersten 20 Tagen einerseits eine gut ausgebildete Wurzel, andererseits bereits eine Rosette mit 5 bis 7 Blättern. Während der weiteren Entwicklung wurden die Ressourcen offenbar vor allem zur Bildung von oberirdischen Organen eingesetzt. Die generative Phase wurde während der Beobachtungsperiode von 100 Tagen nicht erreicht. Kloniertes Material von *Arabis alpina* blühte allerdings nach wenigen Monaten (TSCHURR 1987).

Anthyllis alpestris (Fig.14) bildete ebenfalls überwiegend Blätter. Die Wurzelentwicklung blieb in den ersten 100 Tagen nach der Keimung eingeschränkt. Die Bildung von Blüten konnte während der Untersuchung nicht beobachtet werden.

Trifolium nivale (Fig.15) investierte anscheinend gleichmässig sowohl in ober- als auch in unterirdische Strukturen. Bereits nach 50 Tagen waren gut ausgebildete Rosetten vorhanden. Die Wurzeln waren stark verzweigt und hatten den zur Verfügung stehenden Raum bereits ausgefüllt. Mehrere Individuen von *Trifolium nivale* blühten bereits 120 Tagen nach der Keimung.

Epilobium alpinum entwickelte sich sehr schnell (SCHÜTZ 1983). Die ersten Blätter waren rundlich, aber schon nach 20 Tagen bildete sich das erste Blattpaar mit für *Epilobium alpinum* typischer Form. Nach 50 Tagen waren bei allen Pflanzen bereits gut ausgebildete Seitenäste vorhanden und am 80. Tag öffneten sich die ersten Blüten. Die Hauptwurzel war etwas stärker ausgebildet als die nachher am Rhizom entstandenen. Sie dienten möglicherweise nur beschränkt der Ernährung, da bei den 100 Tage alten Individuen, neben den starken Befestigungswurzeln, ein reich verzweigter Wurzelteil vorhanden war.

Die Jungpflanzenentwicklung von *Leontodon montanus* konnte durch spektakuläre Wurzelentwicklung charakterisiert werden (Fig.16). Nach 20 Tagen waren im Durchschnitt erst 2 Blätter vorhanden, aber die Wurzeln

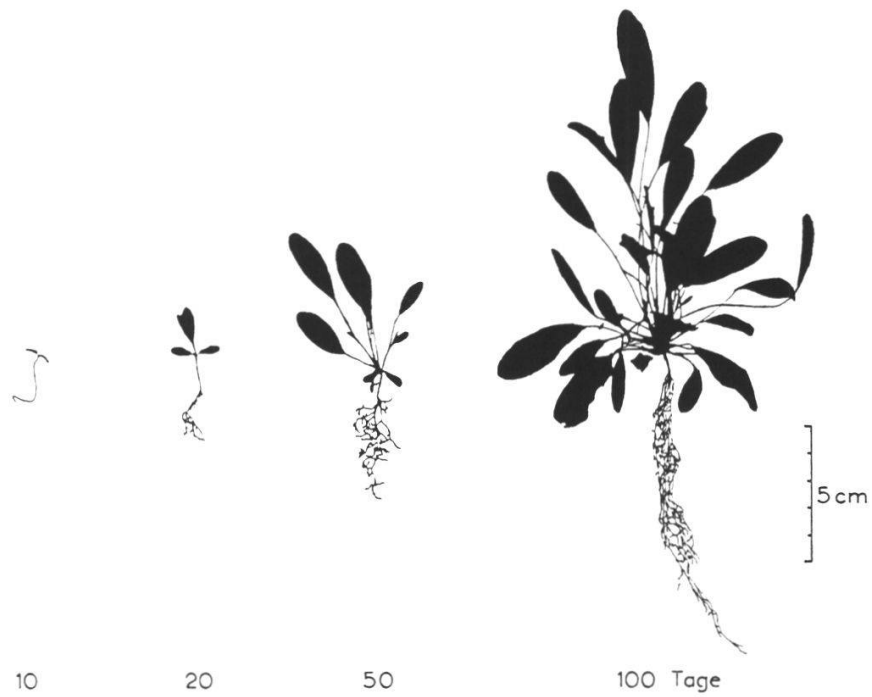


Fig.14. *Anthyllis alpestris*: Jungpflanzenentwicklung im Gewächshaus.
Anthyllis alpestris: Development of young plants in the greenhouse.

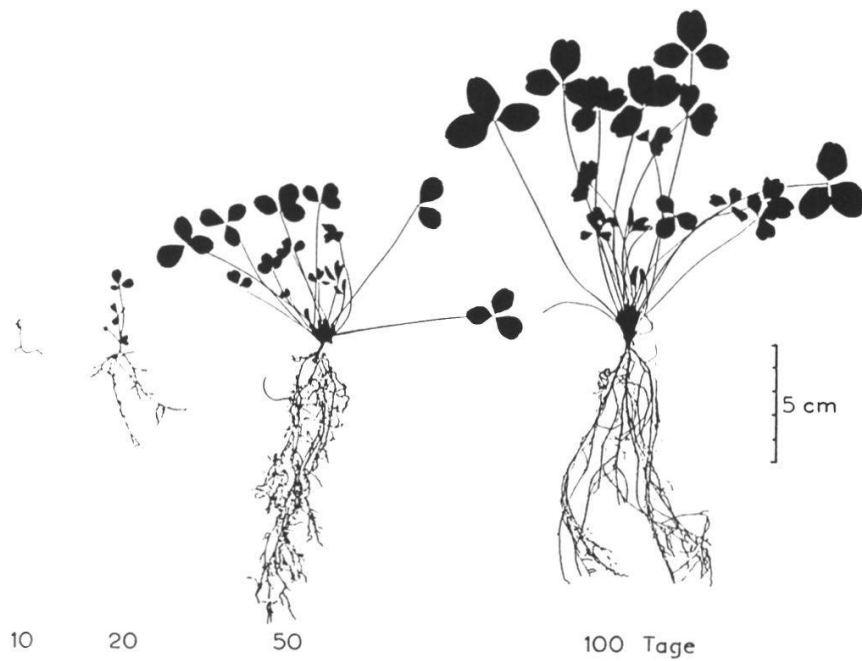


Fig.15. *Trifolium nivale*: Jungpflanzenentwicklung im Gewächshaus.
Trifolium nivale: Development of young plants in the greenhouse.

waren schon tief im Erdreich verankert. Nach 50 Tagen waren die oberirdischen Organe im Vergleich zu den Wurzeln immer noch eher wenig ausgebildet. Blütenbildung konnte bei *Leontodon montanus* nicht beobachtet werden.

Das Auftreten der generativen Phase wurde bei weiteren drei untersuchten Arten beobachtet: Schon 70 bis 80 Tage nach der Keimung blühte *Hutchinsia alpina*. Nur wenig später, 90 Tagen nach der Keimung blühte *Poa laxa*. *Trifolium badium* trat nach 120 Tagen in die generative Phase. Bei allen anderen Taxa konnte während dem ersten Jahr nach der Keimung keine Blütenbildung beobachtet werden.

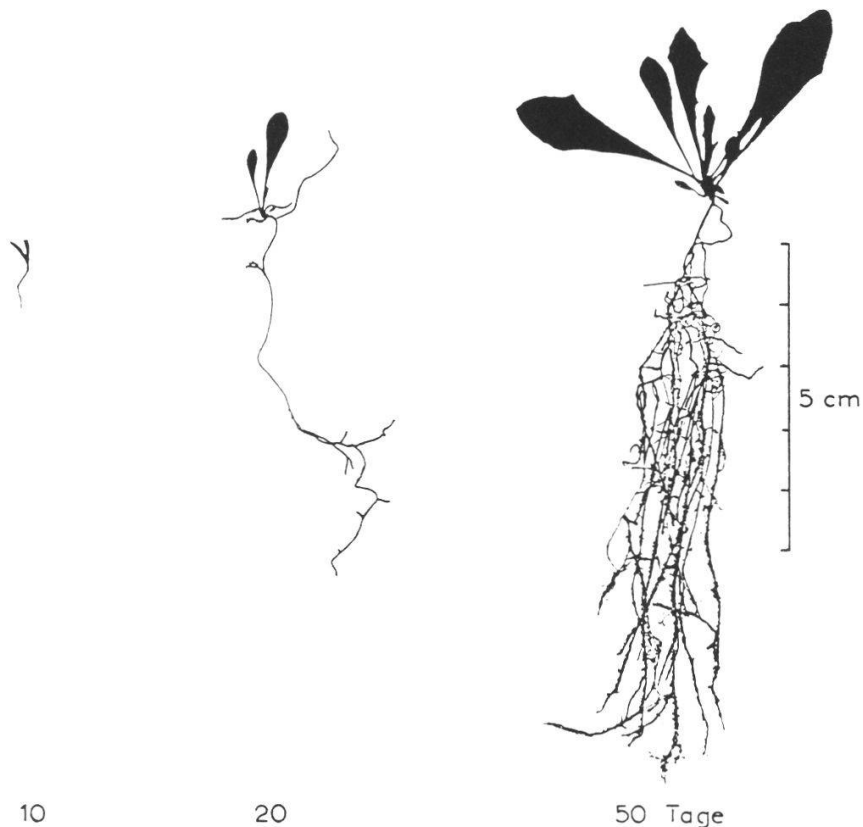


Fig.16. *Leontodon montanus*: Jungpflanzenentwicklung im Gewächshaus.
Leontodon montanus: Development of young plants in the greenhouse.

4.1.2 Versuche mit Vorbehandlung

4.1.2.1 Einfluss der Skarifikation auf das Keimverhalten

Bei einer mechanischen Skarifikation der Samenschale treten dann Änderungen im Keimverhalten auf, wenn die Samenschale wasser-und/oder gasundurchlässig ist oder die Wasser- bzw. Gasaufnahme erschwert.

Besonders spektakulär wirkte eine Skarifikation auf das Keimverhalten von *Leguminosae*, die bekanntlich harte Samenschalen produzieren (Fig.17). Insgesamt wurden 9 verschiedene *Leguminosae*-Arten getestet. Dieses Material umfasste Proben von verschiedenen Substraten und Erntejahren.

Die Keimung in Testserien mit unbehandelten Samen war im Durchschnitt regelmässig, aber eher schlecht. Die beste Keimung wiesen Samen von *Tri-*

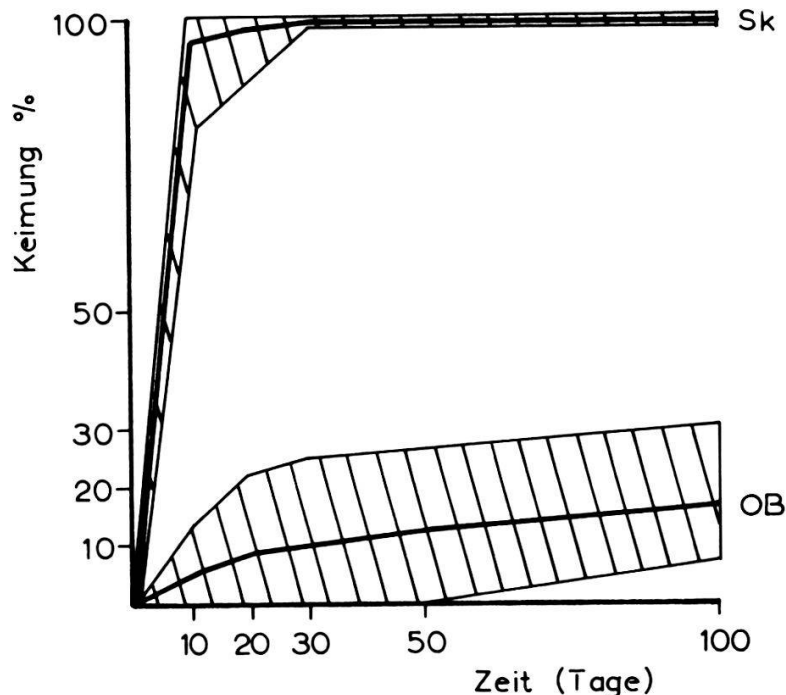


Fig.17. Keimverhalten von 9 Leguminosen-Arten. Mittelwerte und Minimum/Maximum - Angabe. OB = Ohne Behandlung, Sk = Mechanische Skarifikation
Germinating behaviour in 9 species of legumes. Mean and minimum/maximum values indicated. OB = no seed pretreatment, Sk = mechanical scarification

folium nivale auf, die schlechtesten Samen von *Astragalus alpinus*. Bei mehreren *Trifolium* -Arten und auch bei *Lotus alpinus* schien oft ein Teil der Samenschalen für Wasser durchlässig, bzw. die Samenschalen beschädigt zu sein. Das wirkte sich in einer besseren Keimung während der ersten 30 Tage aus. Samen von anderen Arten, wie *Astragalus alpinus*, *Oxytropis campestris* und *O. jacquinii* keimten selten schon während der ersten Tage, was darauf hinweist, dass bei diesen Arten in der Regel die Samenschale fester ausgebildet war. Nach einer Skarifikation keimten Samen von allen 9 Arten nach der 100 - tägigen Beobachtungsperiode zu 96-100 %. Bei mehreren Serien wurde eine Keimungsrate von 100 % schon während der ersten 10 Tage erreicht: z.B. bei *Anthyllis alpestris*, *Astragalus alpinus*, *Oxytropis campestris*, *Trifolium alpinum* und *T. thalii*. Den langsamsten Keimungsprozess und die schlechteste Keimung wurde bei *Trifolium nivale* beobachtet.

Arten aus der Familie der *Caryophyllaceae* reagierten ebenfalls positiv auf eine Skarifikation (Tab.10). Bei allen untersuchten Arten wurde die Keimungsrate massiv erhöht und die erhaltenen Vergleichswerte zeigten einen deutlich beschleunigten Keimungsverlauf.

Auch die *Gramineae* reagierten positiv auf eine Skarifikation (Tab.10). Die meisten der getesteten Arten keimten sowohl besser als auch schneller nach einer Skarifikation. Ausnahmen sind *Poa laxa*, bei welcher unabhängig von der Behandlung nur ein Same keimte und *Trisetum distichophyllum* von Silikat, mit einer leicht niedrigeren Keimungsrate nach 100 Tagen nach einer Skarifikation. Nach 10 Tagen hatten aber auch bei *Trisetum distichophyllum* nach einer Skarifikation mehr Samen gekeimt als ohne Vorbehandlung (Fig.18). Der t_{75} - Wert unterschlägt aber diesen Effekt.

Auch in anderen Familien traten Änderungen im Keimverhalten nach einer mechanischen Skarifikation auf, z.B. bei vielen *Compositae*, die positiv auf eine Skarifikation reagierten (Tab.10). Bei den untersuchten Arten lief die Keimung nach einer Skarifikation signifikant schneller ab als bei

unbehandelten Serien. Eine Erhöhung der Keimungsrate trat aber nicht generell ein. Die Beispiele von *Crepis terglouensis* und *Leontodon montanus* illustrieren dieses Verhalten (Fig.19). Beide Arten keimten bis zum 10. Tag besser nach einer Skarifikation, aber nur bei *Crepis terglouensis* wurde auch eine höhere Keimungsrate beobachtet. Die mechanische Skarifikation der Samenschale hatte keinen Einfluss auf die Entwicklung der Jungpflanzen.

Tab.10. Keimverhalten von untersuchten Arten aus den Familien der *Compositae*, *Caryophyllaceae* und *Gramineae*. OB = ohne Behandlung, Sk = mechanische Skarifikation.

Germinating behaviour in Compositae, Caryophyllaceae and Gramineae studied. OB = no seed pretreatment, Sk = mechanical scarification.

Art	t ₇₅	OB	Keimung %	
	Sk		Sk	OB
Achillea atrata	9	11	72	82
Cirsium spinosissimum Si	21	59	54	26
Cirsium spinosissimum Ca	20	75	56	16
Crepis jacquinii	14	34	54	62
Crepis terglouensis	16	18	74	62
Doronicum clusii	17	22	12	22
Leontodon helveticus	8	16	40	52
Leontodon hyoseroides	16	19	56	46
Cerastium latifolium	8	-	20	0
Cerastium uniflorum	37	45	26	2
Moehringia ciliata	12	-	48	0
Silene willdenowii	7	24	72	48
Agrostis rupestris	16	20	90	80
Helictotrichon versicolor	8	13	96	42
Poa laxa	70	38	2	2
Sesleria coerulea	17	26	92	84
Trisetum distichophyllum Si	19	19	68	74
Trisetum distichophyllum Ca	22	28	36	22

Si = Silikat, Ca = Karbonat

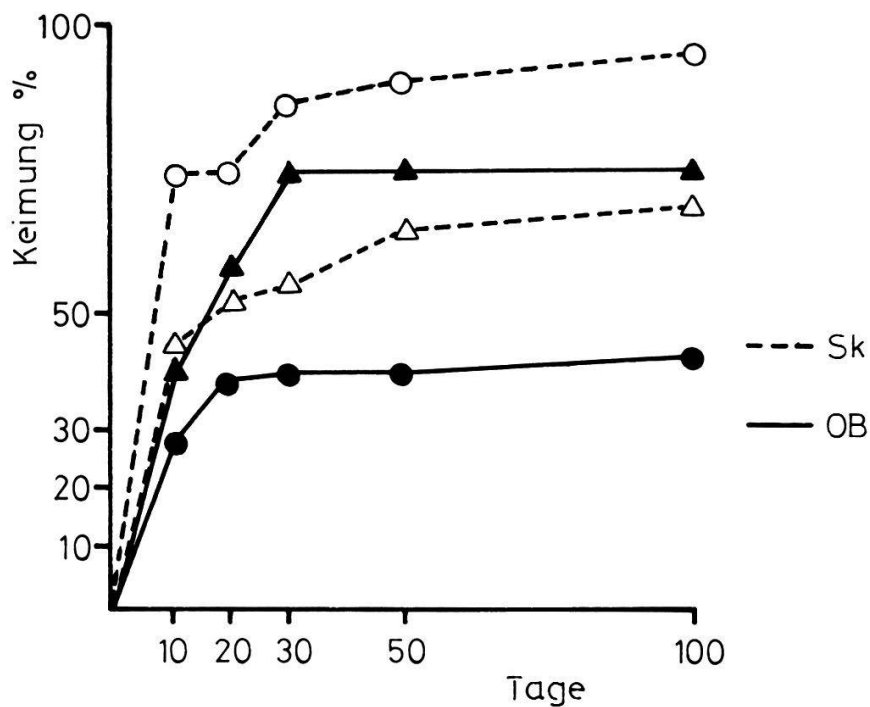


Fig.18. Keimverhalten von *Helictotrichon versicolor* (○) und *Trisetum distichophyllum* von Silikat(Δ). OB = Ohne Vorbehandlung, Sk = Skarifikation.
Germinating behaviour of Helictotrichon versicolor(○) and *Trisetum distichophyllum*(Δ).
 OB = no seed pretreatment, Sk = seeds scarified.

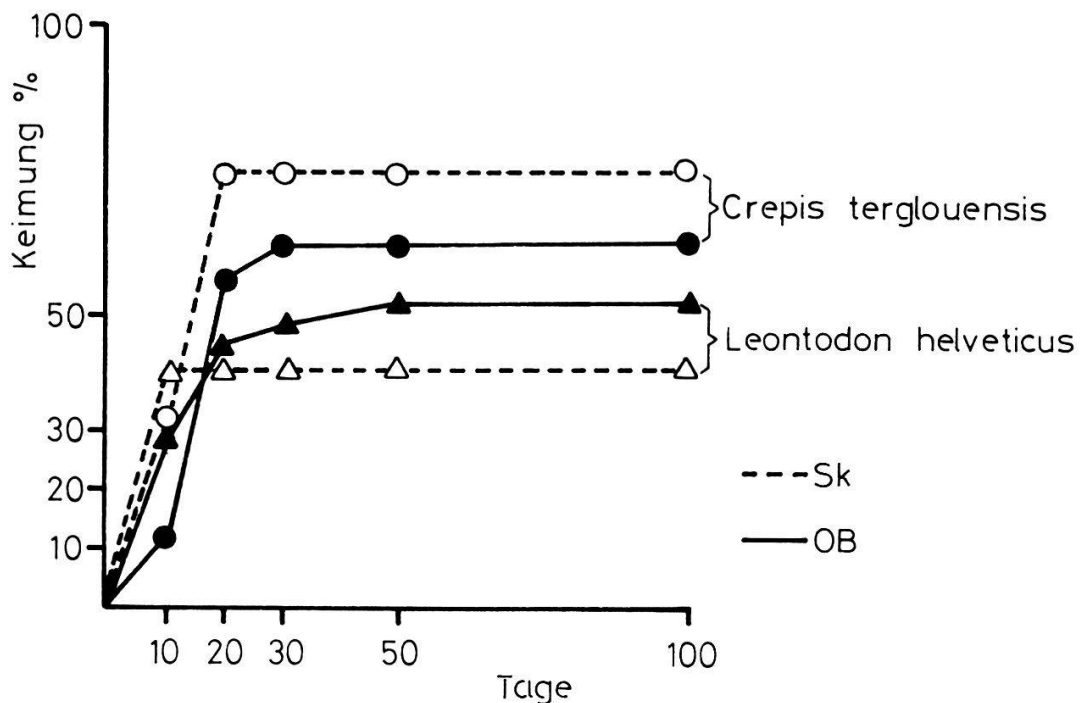


Fig.19. Keimverhalten von *Crepis terglouensis* und *Leontodon montanus*. OB = Ohne Vorbehandlung, Sk = Skarifikation.
Germinating behaviour of Crepis terglouensis and *Leontodon montanus*. OB = no seed pretreatment, Sk = seeds scarified.

Das Verhalten von skarifizierten Samen mit zunehmendem Samenalter wurde nur bei *Anthyllis alpestris* untersucht. Das Samenmaterial wurde dabei unbehandelt gelagert und erst kurz vor Versuchsbeginn skarifiziert. Die Samen keimten mit zunehmendem Samenalter immer schlechter (Fig.20). Bei frischem Samenmaterial keimten alle Samen schon innerhalb von 10 Tagen. Von den 39 Monate alten Samen keimten nur noch 32 % bis zum 10. Tag. Die Keimungsrate erhöhte sich nicht mehr bis zum Versuchsende nach 100 Tagen.

Bei Samen von drei anderen getesteten Leguminosen, *Lotus alpinus*, *Oxytropis jacquinii* und *Trifolium nivale*, sank die Keimungsrate bei skarifiziertem 15 Monate altem Material ebenfalls. Samen von *Lotus alpinus* keimten zu 84 % (3 Monate alte zu 100 %), von *Oxytropis jacquinii* zu 92 % (gegenüber 100 %) und von *Trifolium nivale* zu 82 % gegenüber 96 %).

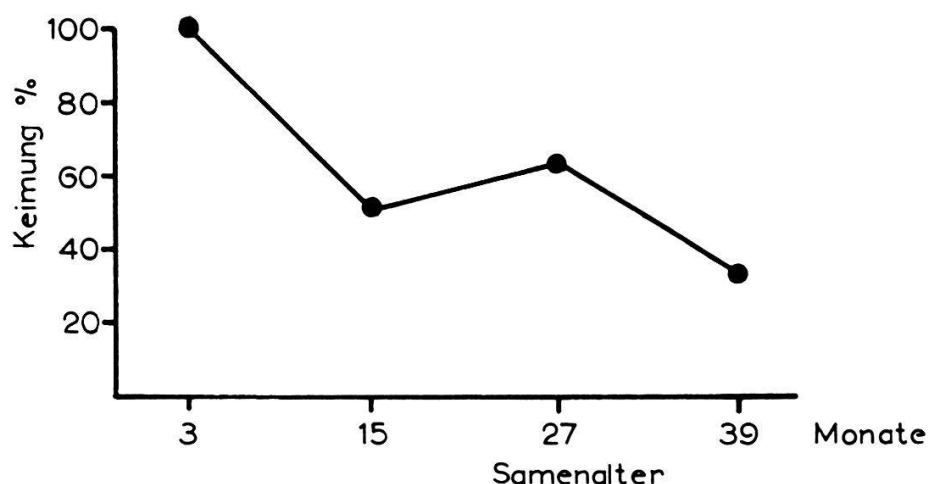


Fig.20. *Anthyllis alpestris*: Keimverhalten mit zunehmendem Samenalter. Versuche mit skarifizierten Samen.

Anthyllis alpestris: germinating behaviour with increasing age of seeds. Trials with scarified seeds.

4.1.2.2 Einfluss von Gibberellinsäure (GA₃) auf das Keimverhalten

Bei Samen von Arten, die einen physiologisch inaktiven Embryo haben oder deren Embryo klein und/oder nicht differenziert ist, löst eine Vorbe-

handlung mit Gibberellin die Keimung aus oder erhöht die Keimungsrate. Ein spektakuläres Beispiel dafür ist *Linaria alpina* (Fig.21). Getestet wurde Samenmaterial aus vier verschiedenen Populationen, die von je zwei verschiedenen Substraten und aus je zwei verschiedenen Erntejahren stammten. Unabhängig von Herkunft und Erntejahr blieb das Keimverhalten identisch: Während unbehandelte Samen von *Linaria alpina* sehr schlecht keimten (0-6 %), führte eine Gibberellinbehandlung zu einer ausserordentlich guten und schnellen Keimung.

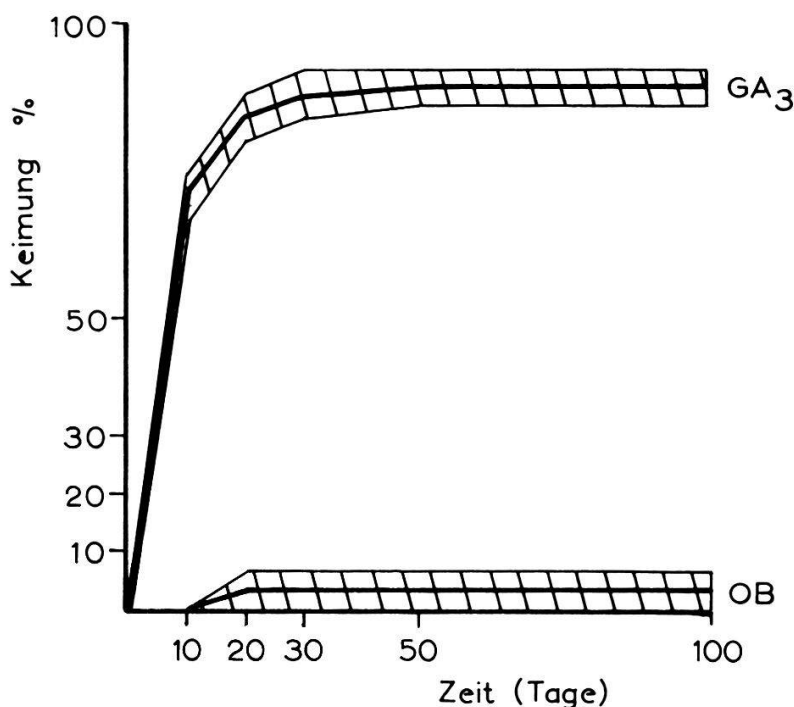


Fig.21. Keimverhalten von *Linaria alpina*. OB = unbehandelte Samen, GA₃ = Samenvorbehandlung mit Gibberellin. Mittelwerte und Minimum/Maximum-Angabe.
Germinating behaviour of Linaria alpina. OB = not pretreated seeds, GA₃ = seeds pretreated with gibberellin. Mean and minimum/maximum values indicated.

Auch bei einigen Arten aus der Familie der *Caryophyllaceae* förderte Gibberellin die Keimung (Tab.11). Vorbehandelte Samen keimten aber langsamer als solche in unbehandelten Serien. Offenbar hemmte die undurchlässige Samenschale die Wirkung von GA₃ (s. Kap. 4.1.2.1 und 4.1.2.4). Auffällig ist das beinahe identische Verhalten der nahe verwandten

Cerastium latifolium und *C. uniflorum*. Bei beiden erhöhte sich die Keimungsrate deutlich auf 26 %, allerdings erfolgte die Keimung stark verzögert. Es ist auch interessant, dass *Moehringia ciliata* überhaupt nicht auf eine GA₃-Behandlung reagierte (Tab.11). Bei allen anderen untersuchten Arten, die aus verschiedenen Familien stammten, erhöhte sich die Keimungsrate teilweise sehr stark (Tab.11). Im Unterschied zu den *Caryophyllaceae* keimten alle Arten schneller nach einer GA₃-Behandlung als ohne Vorbehandlung.

Die Wirkung von Gibberellin auf die Keimung von Samen, die unterschiedlich lange gelagert wurden, war differenziert. Samen von einigen ausgewählten Arten wurden während 39 Monaten beobachtet. Bei *Trisetum distichophyllum* (Fig.22) keimten unbehandelte Samen während einer La-

Tab.11. Keimverhalten von *Caryophyllaceae* (oben) und Arten aus anderen Familien (unten): OB = ohne Vorbehandlung, GA₃ = Samenvorbehandlung mit Gibberellin.
Germinating behaviour of Caryophyllaceae (above) and species from other families (below): OB = not pretreated seeds, GA₃ = seeds pretreated with gibberellin.

Art	t ₇₅	Keimung %	
	GA ₃	OB	GA ₃ OB
<i>Cerastium latifolium</i>	82	-	26 0
<i>Cerastium uniflorum</i>	70	45	26 2
<i>Moehringia ciliata</i>	-	-	0 0
<i>Silene wilddenowii</i>	23	18	74 44
<i>Arabis alpina</i>	13	-	76 0
<i>Cirsium spinosissimum</i> Si	17	40	28 4
<i>Geum montanum</i>	83	86	24 18
<i>Hutchinsia alpina</i> Ca	14	27	76 42
<i>Phytheuma hemisphaericum</i>	12	-	74 0
<i>Poa laxa</i>	21	70	34 2

Si = Silikat, Ca = Karbonat

gerzeit von 15 Monaten immer besser und schneller. Mit Gibberellin behandeltes Material keimte unabhängig vom Samenalter zu über 90 %. Die Keimung verlief bei drei Monate altem Material etwas langsamer als bei länger gelagertem.

Bei *Poa laxa* verbesserte sich die Keimung von unbehandelten Samen sehr langsam während einer Lagerung von mehreren Jahren (Fig.23). Gibberellin verbesserte und beschleunigte die Keimung massiv. 15 Monate alte Samen keimten dabei am besten und schnellsten. Offenbar konnte GA_3 in diesem Fall nicht den ganzen Prozess der Nachreife ersetzen.

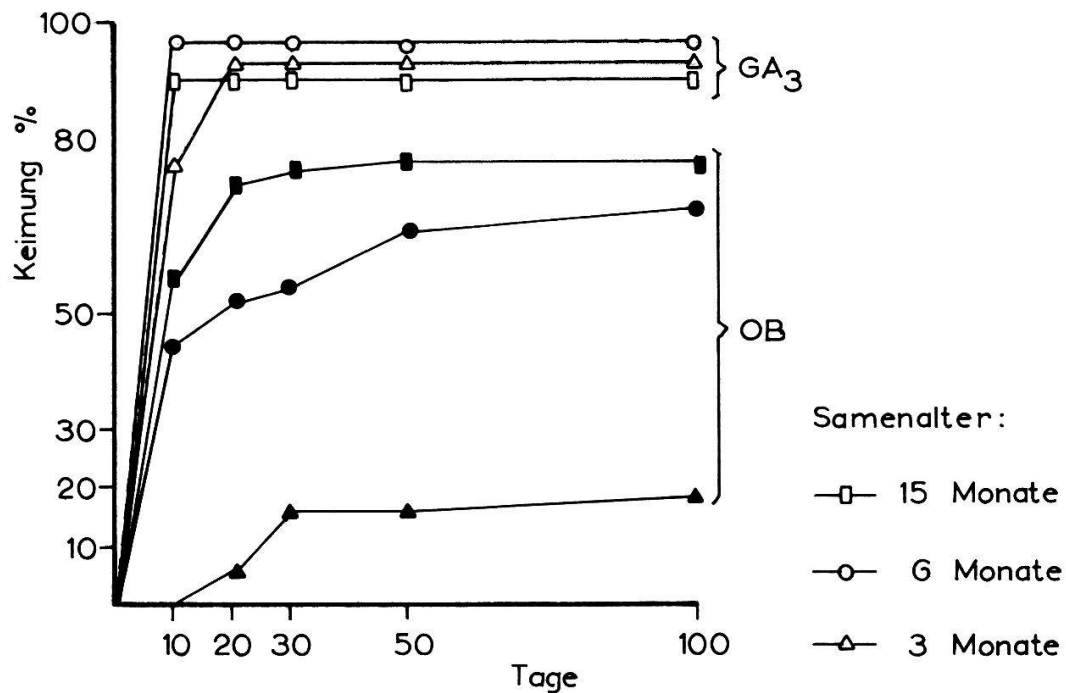


Fig.22. *Trisetum distichophyllum*: Keimverhalten mit zunehmendem Samenalter. OB = Ohne Vorbehandlung, GA_3 = Vorbehandlung mit Gibberellinsäure.

Trisetum distichophyllum: germinating behaviour with increasing age of seed. OB = no seed pretreatment, GA_3 = pretreatment with gibberellinic acid.

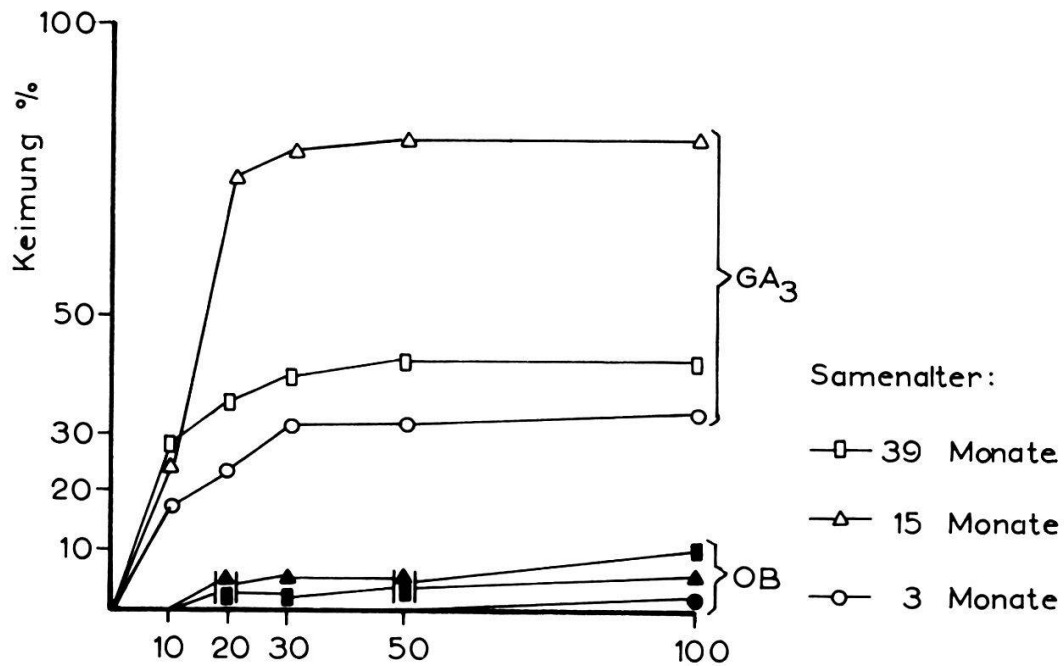


Fig.23. *Poa laxa*: Keimverhalten mit zunehmendem Samenalter. OB = Ohne Vorbehandlung, GA₃ = Vorbehandlung mit Gibberellinsäure.

Poa laxa: germinating behaviour with increasing age of seed. OB = no seed pretreatment, GA₃ = pretreatment with gibberellinic acid.

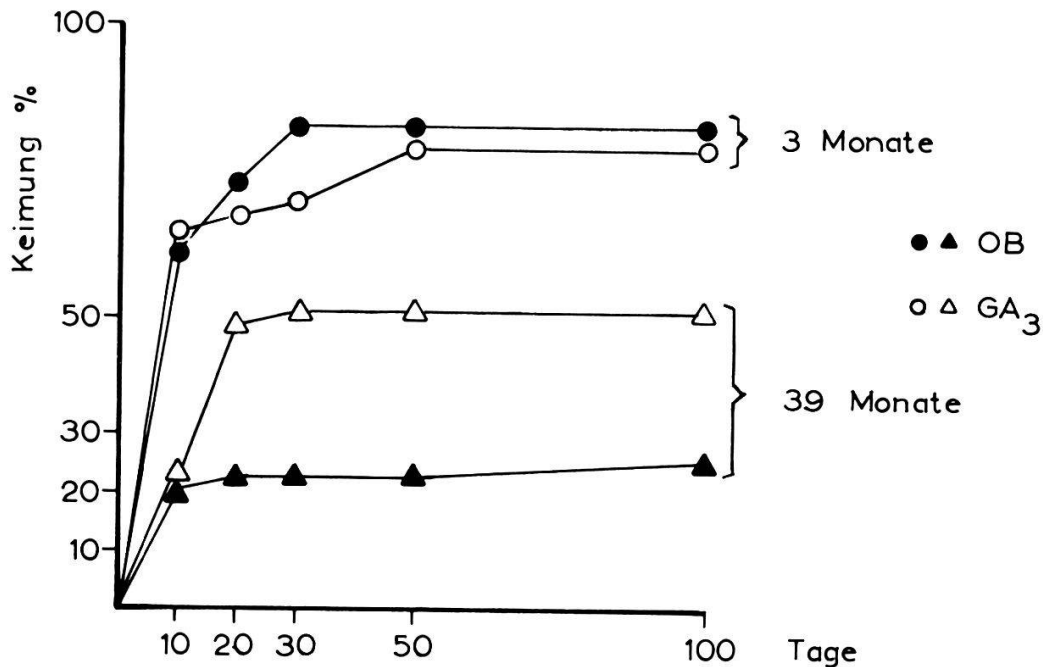


Fig.24. *Achillea atrata*: Keimverhalten mit zunehmendem Samenalter. OB = Ohne Vorbehandlung, GA₃ = Vorbehandlung mit Gibberellinsäure.

Achillea atrata: germinating behaviour with increasing age of seed. OB = no seed pretreatment, GA₃ = pretreatment with gibberellinic acid.

Drei Monate altes Material von *Achillea atrata* keimte mit und ohne Vorbehandlung mit Gibberellin gleich gut. Nach 10 Tagen hatten in beiden Serien zwischen 60 und 64 % der Samen gekeimt (Fig.24). Unbehandelte 39 Monate alte Samen keimten nur zu 24 %. Nach einer Behandlung mit Gibberellin erhöhte sich die Keimungsrate auf 54 %. Bei *Achillea atrata* trat während der ungünstigen Lagerzeit offenbar eine induzierte Keimruhe ein.

Gibberellin kann also bei vielen Arten die Keimung verbessern oder beschleunigen. Es stellte sich jedoch die Frage, ob auch die Jungpflanzenentwicklung positiv beeinflusst wird. Eine andere Frage war, welche Gibberellinkonzentrationen in diesem Zusammenhang am besten wären. Diese Probleme wurden bei einigen Arten untersucht, deren Samen mit verschiedenen Gibberellinkonzentrationen vorbehandelt wurden.

Gentiana clusii und *Gentiana kochiana* keimten bis zu einer Konzentration von 10^{-6} M GA_3 -Lösung überhaupt nicht (Fig.25). Zwischen 10^{-6} und 10^{-4} M setzte die Keimung langsam ein, die grösste Erhöhung der Keimungsrate trat aber erst bei sehr hoher Gibberellinkonzentration ein, ab 10^{-4} M. *Gentiana clusii* keimte dabei leicht schneller und besser als *Gentiana kochiana*.

Bei *Campanula cochleariifolia* trat ein Effekt von Gibberellin auf das Keimverhalten ebenfalls erst ab einer Konzentration von 10^{-6} M ein (Fig.26, teilweise aus SCHÜTZ 1986). Der höchste Zuwachs der Keimungsrate erfolgte im Gegensatz zu den *Gentiana*-Arten zwischen 10^{-6} M und 10^{-5} M. Bei weiterer Erhöhung der GA_3 -Dosis verminderte sich die Zuwachsrate.

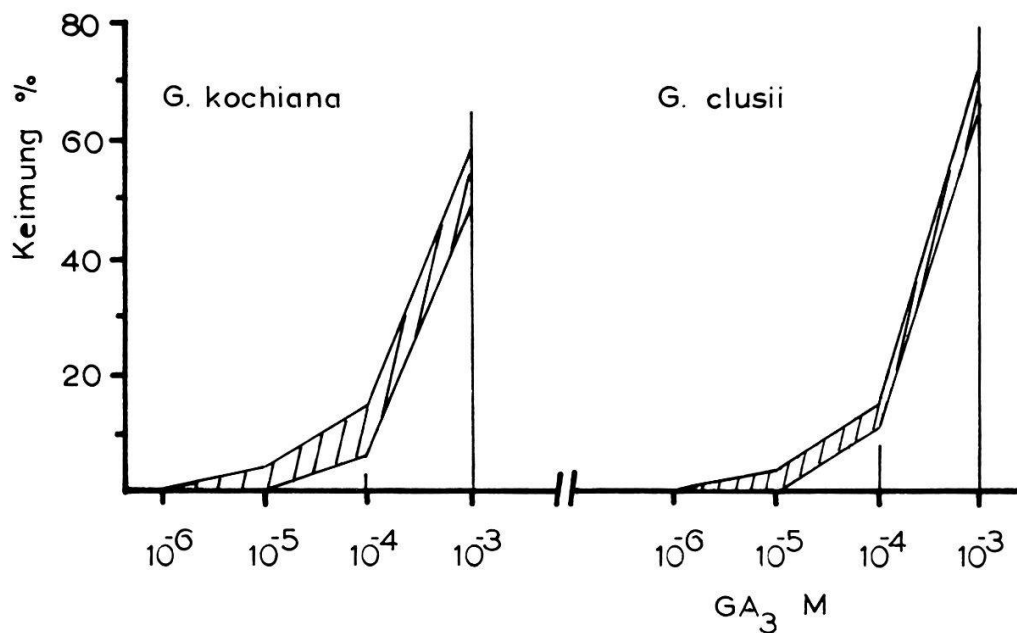


Fig.25. *Gentiana kochiana* und *Gentiana clusii* Keimverhalten nach Samenvorbehandlungen mit verschiedenen Gibberellinkonzentrationen. Minimum/Maximum-Angabe.
Gentiana kochiana und *Gentiana clusii*: germinating behaviour after the seed pretreatment with various concentrations of gibberellin. Minimum/maximum indicated.

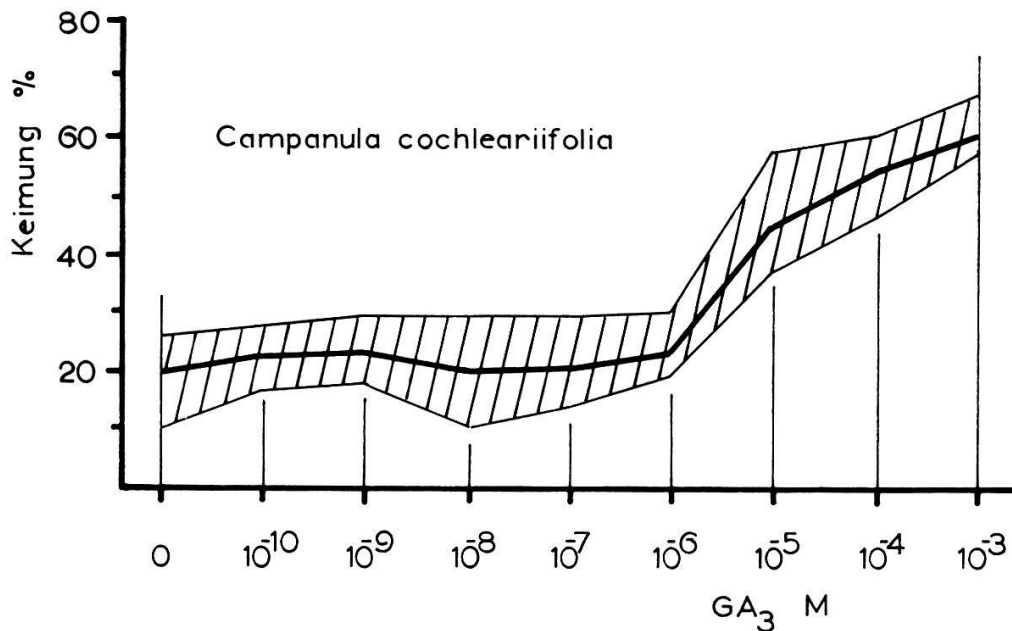


Fig.26. *Campanula cochleariifolia*: Keimverhalten nach einer Samenvorbehandlung mit verschiedenen Gibberellinkonzentrationen. Angabe von Mittelwert und Minimum/Maximum.
Campanula cochleariifolia: germinating behaviour after the seed pretreatment with various concentrations of gibberellin. Mean and minimum/maximum values indicated.

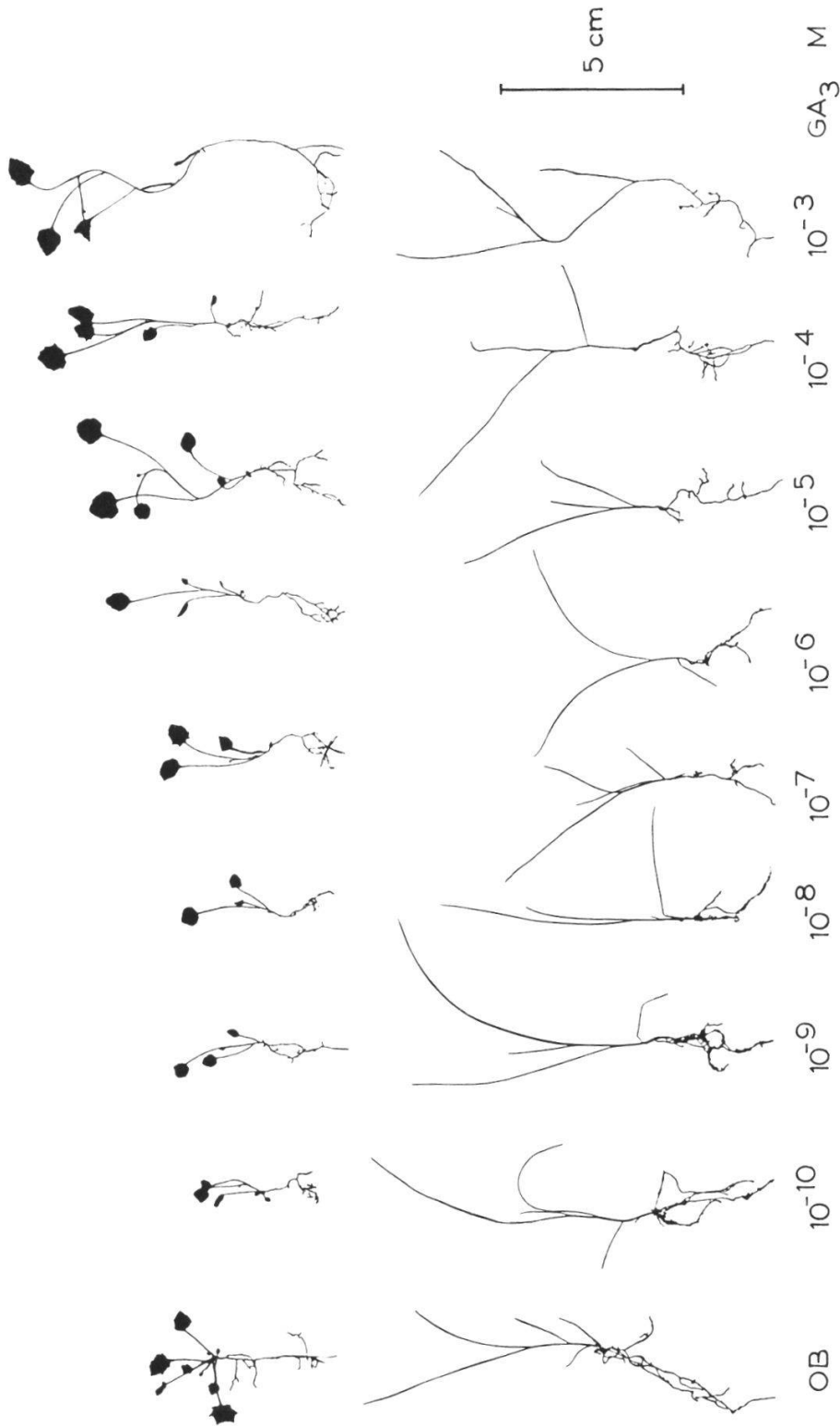


Fig.27. Jungpflanzenentwicklung nach einer Vorbehandlung der Samen mit verschiedenen Gibberellin-Konzentrationen bei *Campanula cochlearifolia* (20 Tage alt, oben) und *Trisetum distichophyllum* (25 Tage alt, unten).
Development of young plants after the seed pretreatment with various concentrations of gibberellin in Campanula cochlearifolia (20 - day - old, above) and *Trisetum distichophyllum* (25 - day - old, below)

Die Auswirkung von Gibberellin auf die Entwicklung der Jungpflanzen sind in Fig.27 dargestellt. Zwanzig Tage alte Jungpflanzen, die sich aus unbehandelten Samen entwickelt hatten, waren schon sehr kräftig mit bis zu 8 Blättern und gut ausgebildetem Wurzelwerk. Pflanzen aus Samen, die mit 10^{-10} bis 10^{-7} M GA_3 -Lösung behandelt wurden, waren bedeutend schwächer. Die Wurzelentwicklung blieb zurück und die Anzahl der Blätter betrug nur drei bis vier. Ab Konzentrationen von 10^{-6} M etiolierten die Pflanzen sehr stark, d.h. wuchsen in die Länge und verblichen. Pflanzen aus Samen, die mit 10^{-3} M behandelt wurden, zeigten nicht einmal den Ansatz zu einer Rosettenbildung, sondern glichen eher einem Kriechtrieb.

Von *Trisetum distichophyllum* konnten nur je 25 Samen pro Serie getestet werden (Fig.28). Schon ab einer 10^{-10} M GA_3 -Lösung stieg die Keimungsrate

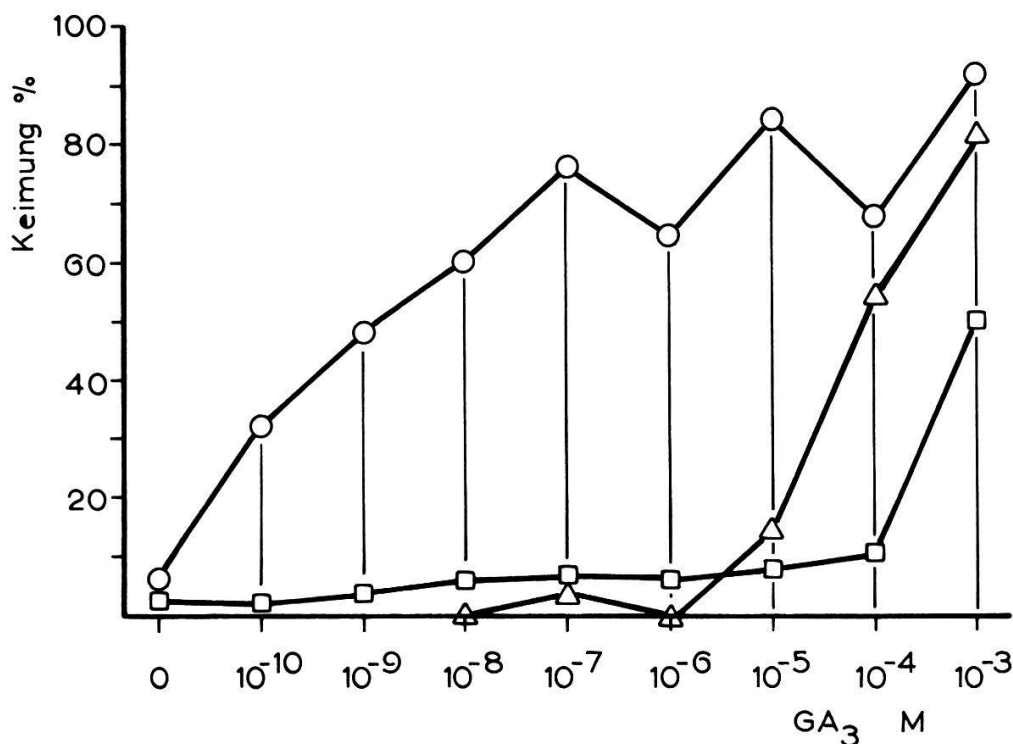


Fig.28. *Trisetum distichophyllum*(○), *Arabis alpina*(□) und *Linaria alpina*(△): Keimverhalten nach einer Samenvorbehandlung mit verschiedenen Gibberellinkonzentrationen.

Trisetum distichophyllum(○), *Arabis alpina*(□) and *Linaria alpina*(△): germinating behaviour after the seed pretreatment with various concentrations of gibberellin.

an und nahm bis 10^{-7} M kontinuierlich zu. Ab 10^{-7} M verlangsamte sich die Erhöhung der Keimungsrate. Eine starke Etiolation der Internodien bei Jungpflanzen, die aus mit Gibberellin behandelten Samen aufwuchsen, trat erst ab einer Konzentration von 10^{-6} M auf (Fig.27) wie bei *Campanula cochleariifolia*. Bei niedrigeren Konzentrationen als 10^{-8} M waren morphologisch keine grossen Differenzen zu unbehandeltem Material festzustellen.

Arabis alpina verhielt sich ähnlich wie die beiden *Gentiana*-Arten (Fig.28). Ein Einfluss von Gibberellin auf die Keimung konnte erst ab einer Konzentration von 10^{-4} M beobachtet werden. Da unbehandeltes Samenmaterial von *Arabis alpina* nicht keimte, wurde die Jungpflanzenentwicklung nicht verfolgt.

Schon ab einer Konzentration von 10^{-6} M verbesserte sich die Keimung bei *Linaria alpina* (Fig.28). Die grösste Steigerung der Keimungsrate wurde zwischen 10^{-5} und 10^{-4} M Gibberellinlösung realisiert. Bei noch höheren Konzentrationen verlangsamte sich die Erhöhung der Keimungsrate. Auch bei *Linaria alpina* konnte der Vergleich der Jungpflanzenentwicklung nicht beobachtet werden.

4.1.2.3 Wirkung von einer kombinierten Vorbehandlung (Skarifikation und Gibberellin) auf das Keimverhalten

Die Versuche mit einer kombinierten Vorbehandlung sollten zeigen, ob die Keimungsrate bei Arten, die auf eine alleinige Skarifikation oder alleinige Gibberellinbehandlung positiv reagierten, weiter erhöht werden kann.

Bei Arten, die sowohl auf eine Skarifikation wie auch auf eine Gibberellinbehandlung mit einer verbesserten Keimung reagieren, wird das Keimverhalten nochmals verbessert, falls eine Skarifikation mit einer Behandlung mit Gibberellin kombiniert wird. Bei den *Caryophyllaceae* überwiegt dabei der Effekt der Skarifikation im allgemeinen jenen der

Behandlung mit GA_3 (vgl. URBANSKA und SCHÜTZ 1986). Bei einer kombinierten Behandlung keimten die Samen allerdings nochmals besser und schneller als bei einer Vorbehandlung mit nur einem Faktor. Kaum auf GA_3 reagierte *Moehringia ciliata*, sehr stark dagegen *Silene willdenowii* (Fig.29). Die alleinige Skarifikation hatte dabei immer eine höhere Keimungsrate zur Folge, als die alleinige Behandlung mit Gibberellin. Deutlich schneller verlief die Keimung immer nach einer Skarifikation. Die kombinierte Behandlung beschleunigte die Keimung, die nach einer alleinigen Skarifikation auftrat, noch einmal etwas.

Cerastium latifolium und *Cerastium uniflorum* keimten ebenfalls am besten nach einer kombinierten Vorbehandlung. Bei einer Behandlung mit nur einem Faktor, also alleinige Skarifikation oder alleinige Behandlung mit Gibberellin, keimten in allen Serien zwischen 20 und 26 % der Samen. Allerdings beschleunigte die alleinige Skarifikation, im Unterschied zur

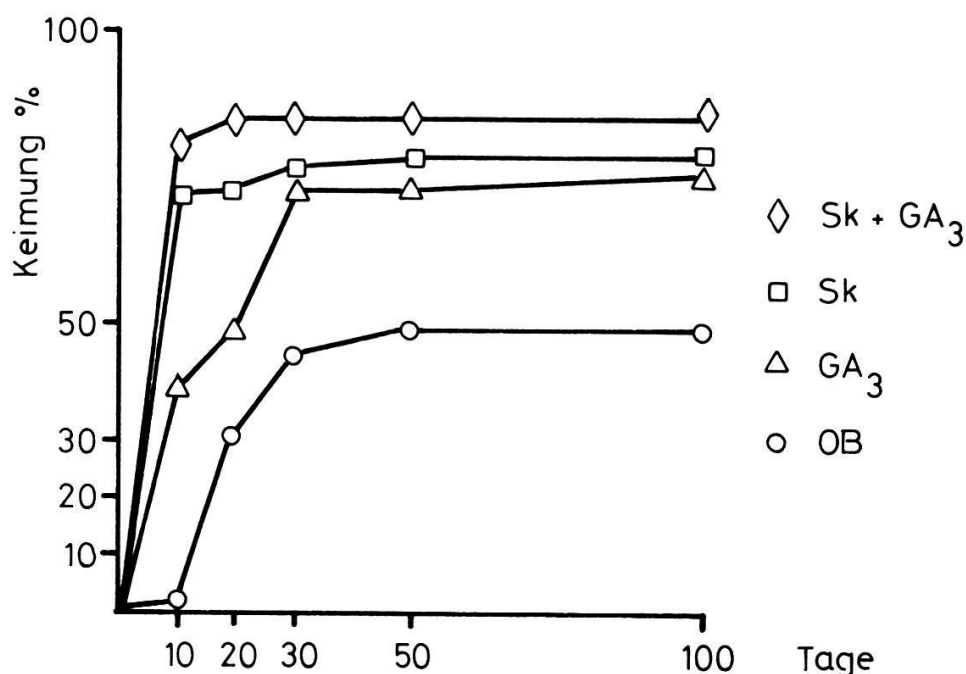


Fig.29. Keimverhalten von *Silene willdenowii*: OB = Ohne Vorbehandlung, Sk = Skarifikation, GA_3 = Behandlung mit Gibberellin.

Germinating behaviour of Silene willdenowii: OB = no seed pretreatment, Sk = scarification, GA_3 = pretreatment with gibberellin.

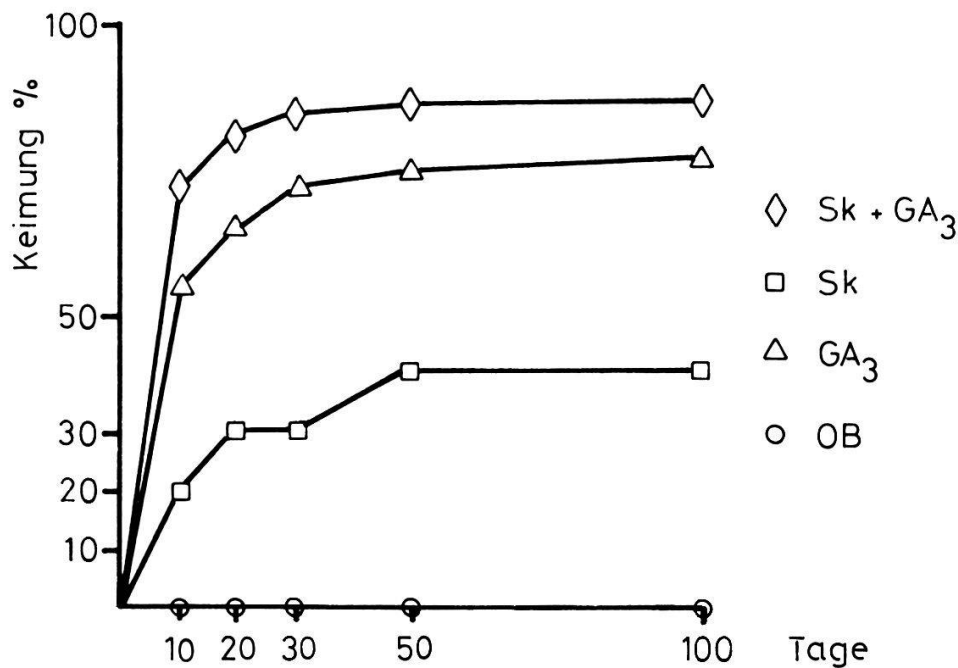


Fig.30. Keimverhalten von *Arabis alpina*: OB = Ohne Vorbehandlung, Sk = Skarifikation, GA₃ = Behandlung mit Gibberellin.

Germinating behaviour of Arabis alpina: OB = no seed pretreatment, Sk = scarification, GA₃ = pretreatment with gibberellin.

alleinigen Gibberellinbehandlung, den Keimungsverlauf deutlich (vgl. Kap. 4.1.2.1, S. 68 und 4.1.2.2, S. 73).

Samen von *Arabis alpina* wiesen unbehandelt eine totale Keimruhe auf. Sowohl eine GA₃-Behandlung, wie auch eine Skarifikation konnten die Keimruhe teilweise brechen (Fig.30). Anders als bei den *Caryophyllaceae* überwog der Effekt von Gibberellin jenen einer alleinigen Skarifikation. Auch in diesem Beispiel verbesserte eine kombinierte Vorbehandlung die Keimung nochmals.

4.2 KEIMUNG UND JUNGPFANZENENTWICKLUNG IM FELDE

4.2.1 Aussaaten auf Karbonat

4.2.1.1 Gesamt-Auswertung

Von den im Frühsommer 1984 ausgesäten 13 Arten (siehe Kap. 3.3.1, S. 43) überlebten Keimlinge von *Sesleria coerulea*, *Luzula multiflora*, *Sagina linnaei* und *Crepis jacquinii* den ersten Winter nicht. Die Daten beziehen sich deshalb nur auf das Verhalten von 9 Arten.

Die vier Versuchsflächen der Frühsommersaat Juli 1984 wurden bewusst unterschiedlich angelegt (vgl. Kapitel 3.3). Unterschiede im Keimverhalten und in der Entwicklung der Pflanzen zwischen verschiedenen Flächen wurden in Gesamt-Auswertungen deutlich. Dabei wurde jede Fläche separat als Versuchseinheit betrachtet, ohne das Verhalten der einzelnen Arten zu berücksichtigen. Keimungen, die schon 1984 unmittelbar nach der Aussaat erfolgten, wurden nicht berücksichtigt, da auf den mit CURLEX bedeckten Flächen ein Auszählen nicht möglich war. Unberücksichtigt blieben auch die Individuen, die im Sommer 1984 und im Winter 1984/85 abstarben.

Es wurden deutliche Unterschiede im Keimverhalten festgestellt (Fig.31a). Bis und mit Ende der 2. Vegetationsperiode nach der Aussaat keimten signifikant mehr Samen auf den unbedeckten Flächen als auf den mit CURLEX bedeckten. Im Lauf der 3. Vegetationsperiode wurden die Unterschiede zwar kleiner, blieben aber signifikant. Die meisten Arten keimten auf der Schutthalde besser als auf der Skipiste.

Der Vergleich der Sterberaten zeigte deutlich den schützenden Effekt der CURLEX-Decken (Fig.31 b). Sowohl im Laufe der 2. Vegetationsperiode als auch im folgenden Winter starben auf den offenen Flächen bedeutend

mehr Keimlinge und Jungpflanzen als auf den durch CURLEX geschützten Flächen. Im Laufe der 3. Vegetationsperiode und im folgenden Winter starben nur noch vereinzelt Pflanzen, ein Hinweis darauf, dass ein- bis zweijährige Individuen schon gut etabliert sind. Bis zum Ende der 4. Vegeta-

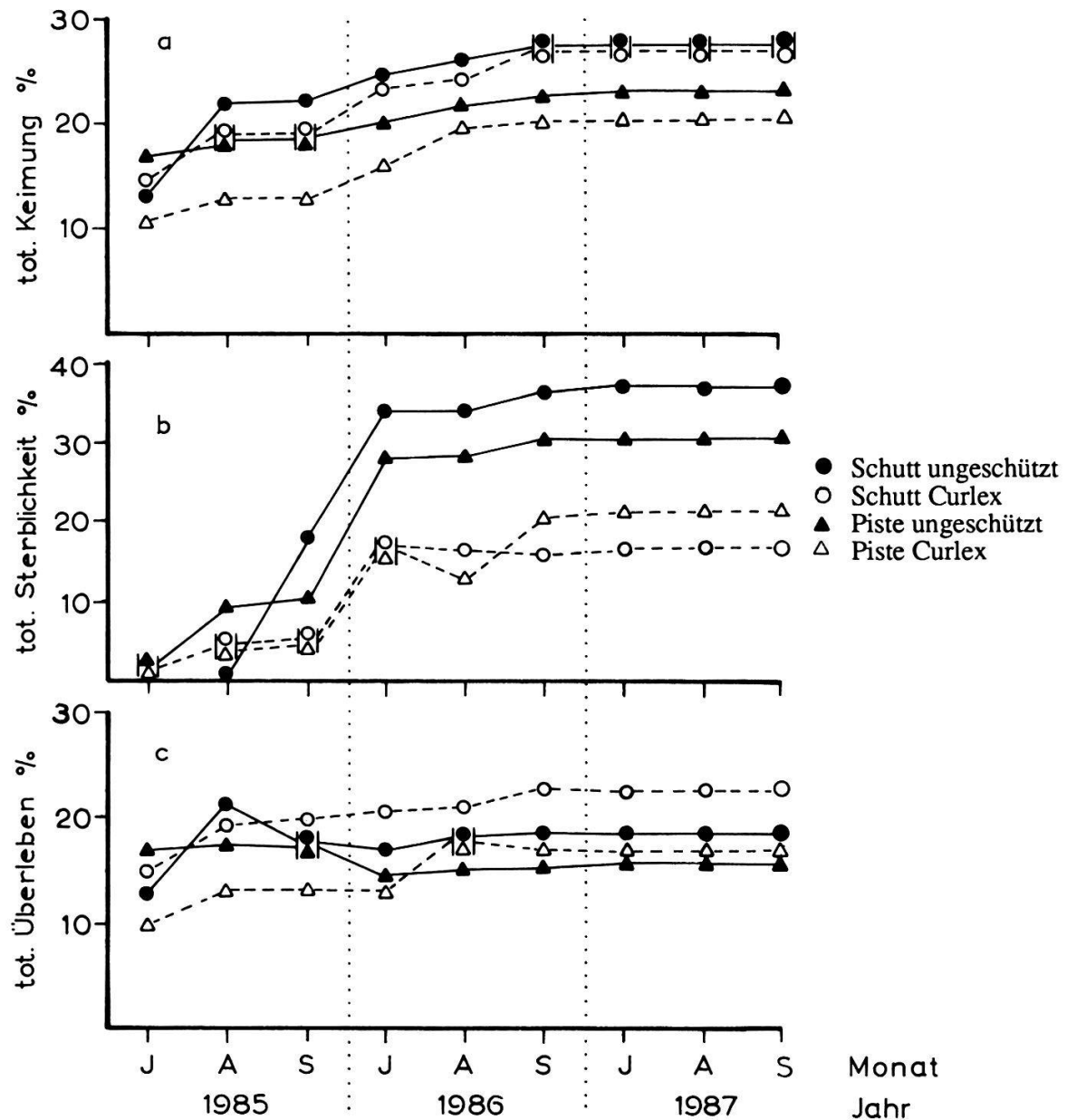


Fig.31. Gesamt-Auswertung des Verhaltens von 9 Arten auf den verschiedenen Versuchsflächen. Fröhsommerausaat Juli 1984. J = Juli, A = August, S = September.
Global evaluation of germination, mortality and survivorship of 9 species in different field plots sown in July 1984. J = July, A = August, S = September.

tionsperiode blieben die durchschnittlichen Sterberaten auf den mit CURLEX bedeckten Flächen signifikant tiefer als auf den offenen. Die Sterblichkeit auf der mit CURLEX bedeckten Fläche auf der Skipiste stieg während der dritten Saison an; dies könnte damit zusammenhängen, dass der Schutzeffekt durch die Decken nicht mehr vorhanden war, da die Fasern praktisch vollständig abgebaut waren. Zudem war der Einfluss von weidenden Schafen und Wild auf der Skipiste viel grösser als auf der Schutthalde, wo nie Frassspuren festgestellt werden konnten.

Am Ende der 2. Vegetationsperiode waren auf der mit CURLEX geschützten Fläche auf der Skipiste noch deutlich weniger Individuen vorhanden als auf den drei anderen Flächen (Fig.31c). Bemerkenswert ist jedoch, dass die Individuenzahl auf dieser Fläche während des Winters 1985/86 des Sommers 1986 und des Winters 1986/87 anstieg, auf den anderen Flächen aber stagnierte. Im September 1986, d.h. am Ende der 3. Vegetationsperiode nach der Aussaat waren deshalb auf den beiden Skipistenflächen und auf der unbe-

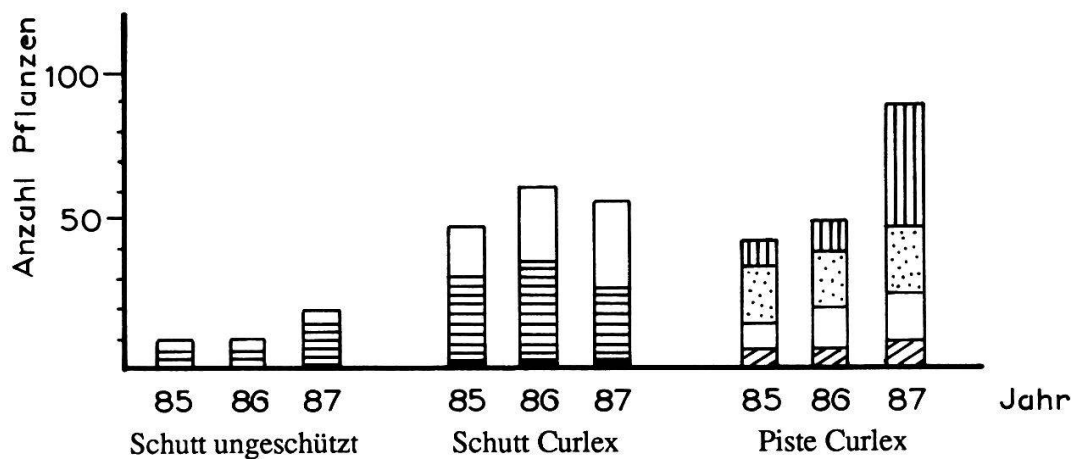


Fig.32. Verhalten von eingewanderten Arten. Frühsommersaat Juli 1984. Keine Pflanzen auf der ungeschützten Skipistenfläche.
Behaviour of immigrant species. Plots sown in early summer July 1984. No plants on the unprotected ski run plot.

- | | |
|---------------------|-------------------|
| Poa alpina | Hutchinsia alpina |
| Polygonum viviparum | Arabis pumila |
| Moehringia ciliata | Sedum atratum |

deckten Schuttfläche etwa gleich viele Individuen von ausgesäten Arten vorhanden. Auf der mit CURLEX bedeckten Fläche auf der Schutthalde war die Anzahl der Individuen deutlich grösser. In der 4. Vegetationsperiode änderte sich an dieser Reihenfolge nichts mehr.

Tab.12. Anzahl Pflanzen im Sommer 1987. Frühsommersaat 1984.
Number of plants in summer 1987. Plots sown in early summer 1984.

Fläche	Piste ungeschützt	Piste Curlex	Schutt ungeschützt	Schutt Curlex
Anzahl Pflanzen *	145	250	205	283

* eingewanderte Arten inbegriffen

Neben den Arten, deren Samen ausgesät wurden, konnten auf mehreren Flächen Keimlinge und Jungpflanzen von Arten festgestellt werden, deren Samen bzw. Propagulen nicht im Saatgut vorhanden waren (Fig.32). Nur auf der ungeschützten Skipistenfläche konnten keine zusätzlichen Pflanzen beobachtet werden. Vor allem die CURLEX-Decken hatten einen positiven Einfluss auf die Ansiedlung von nicht ausgesäten Arten. *Poa alpina* und *Hutchinsia alpina* waren die beiden erfolgreichsten Arten. Beide vermehrten sich zum Teil durch Selbstsaat bzw. durch Etablierung von Propagulen in dichten Gruppen (Fig. 63b). Mit Berücksichtigung dieser von aussen eingewanderten Arten, sind auf den beiden mit CURLEX bedeckten Flächen klar mehr Individuen vorhanden als auf den ungeschützten Flächen (Tab.12).

Auf den offenen Flächen der Spätsommersaat 1985 keimten die Samen der meisten Arten zu Beginn der 1. Vegetationsperiode. Da ein Auszählen auf den mit CURLEX bedeckten Flächen erst ab der 2. Vegetationsperiode möglich war, konnten die Keimungsdaten nicht verglichen werden.

Die Anzahl überlebender Individuen in Prozent der potentiell möglichen

Anzahl wurde am Ende der 2. Vegetationsperiode erfasst. Es ergab sich folgende Reihenfolge: Schutt ungeschützt: 21,2 %, Schutt CURLEX: 18,7 %, Piste ungeschützt: 17,3 %, Piste CURLEX: 16,4 %. Signifikante Unterschiede konnten nicht festgestellt werden, weder beim Vergleich der einzelnen Flächen miteinander, noch zwischen Skipiste und Schutthalde und zwischen ungeschützten Flächen und mit CURLEX bedeckten.

Es scheint also, dass die Populationsentwicklung sehr unterschiedliche Muster zeigt, je nachdem, ob die Aussaaten durch CURLEX geschützt wurden oder nicht. Die Auswirkungen der CURLEX-Decken auf die Populationsentwicklung dürfte dabei während der ersten Jahre am grössten sein. Ungeschützte Flächen dürften allgemein durch einen hohen Population-Turnover gekennzeichnet sein, also durch hohe Keimungs- und Sterberaten. Dagegen werden die geschützten Flächen durch langsamere aber eher ausgewogenere Anfangsentwicklung der Aussaaten charakterisiert, mit langsam ansteigender Keimungsrate und weniger drastischer Sterberate. Durch Einwanderung wurde auf den CURLEX-Flächen die Artendiversität erhöht. Auf der offenen Skipistenfläche vom Juli 1984, auf der sich die Pflanzen am schnellsten entwickelten, wurden die experimentellen Aussaaten durch Selbstausaat verstärkt. Auch auf der durch CURLEX geschützten Skipistenfläche wurde Selbstausaat beobachtet und zwar von den sich spontan ansiedelnden *Sedum atratum* und *Hutchinsia alpina*. Die eingewanderte *Poa alpina* bildete eigene Propagulen.

4.2.1.2 Verhalten einzelner Arten

A. Trisetum distichophyllum

Samen von *Trisetum distichophyllum* wurden im Spätsommer 1985 ausgesät. In Einzelaussaaten wurde sowohl unbehandeltes, wie auch skarifiziertes Material getestet. Dabei keimte nach der 1. Überwinterung unbehandeltes

Samenmaterial zu 40 %, skarifiziertes Material zu 48 %. Die unbehandelten Samen keimten in den ersten vier Wochen nach der Schneeschmelze, während die skarifizierten Samen alle innerhalb von nur einer Woche keimten.

Für die Mischaussaaten wurde nur unbehandeltes Material verwendet. Auf den beiden offenen Flächen keimten während der 1. Vegetationsperiode auf der Schutthalde 42 % der Samen, auf der Skipiste 36 %. Während der 2. Vegetationsperiode keimten keine Samen mehr.

Auf der Schutthalde überlebten auf der ungeschützten Fläche alle Jungpflanzen den ersten Winter, auf der Skipiste wurde eine hohe Sterberate von 44 % beobachtet.

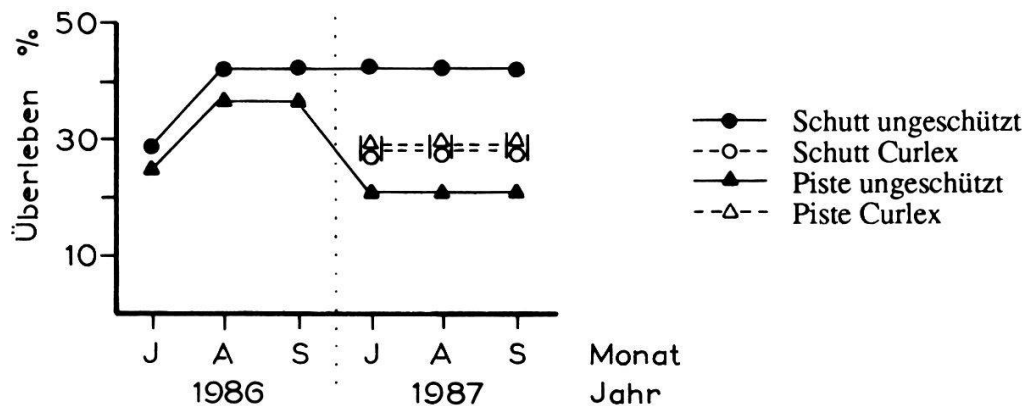


Fig.33. Verhalten von *Trisetum distichophyllum* im Felde. Aussaat: September 1985 mit unbehandeltem Samenmaterial. J = Juli, A = August, S = September.
Behaviour of Trisetum distichophyllum in field plots sown in September 1985 with non-pretreated seeds. J = July, A = August, S = September.

Bis zum Ende der 2. Vegetationsperiode hatten auf der ungeschützten Schuttfläche am meisten Pflanzen überlebt (42 %), auf der ungeschützten Pistenfläche nur etwa halb so viele (20 %, Fig.33). Auf den beiden mit CURLEX bedeckten Flächen waren mit 28 % genau gleich viele Pflanzen vorhanden.

Jungpflanzenentwicklung: Bis zum Ende der 2. Vegetationsperiode hatte noch kein Individuum Ausläufer gebildet. Alle Pflanzen bestanden aus einem Trieb mit 3 bis 4 Blättern (Fig.34). Die Wurzeln waren sehr dünn, bildeten

aber auf der Fläche mit Einzelaussaat in der obersten Bodenschicht ein dichtes Geflecht.

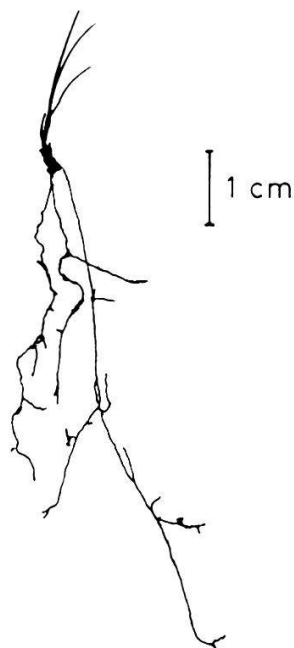


Fig.34. Entwicklung von *Trisetum distichophyllum* im Felde. Pflanzen gesammelt in der 2. Vegetationsperiode.
Development of Trisetum distichophyllum in field plots. Plants collected in the 2nd season.

B. Silene willdenowii

Samen von *Silene willdenowii* wurden sowohl im Frühsommer 1984 und 1986, wie auch im Spätsommer 1985 ausgesät. Es wurden skarifizierte und unbehandelte Samen verwendet. Skarifizierte Samen keimten auf den Einzelaussaatflächen nicht. Deshalb wurde bei der Auswertung der Daten von *Silene willdenowii* nach der Frühsommernautsaat angenommen, dass auch auf den Flächen mit Mischaussaat die Keimung von skarifizierten Samen zu vernachlässigen ist. Bei der Mischaussaat im Spätsommer wurde nur unbehandeltes Samenmaterial ausgesät.

Die Samen von *Silene willdenowii* keimten in Mischaussaaten nach der Frühsommernautsaat 1984 kaum (Fig.35a), was offenbar teilweise durch Wassermangel erklärt werden könnte. Die Keimung erfolgte in der 2. Vegetationsperiode leicht verzögert nach der Schneeschmelze. Besonders viele Samen (43 %) keimten auf der ungeschützten Fläche auf der Skipiste.

Auf den drei anderen Flächen wurde exakt das gleiche Keimungsniveau von 14 % beobachtet. Während auf der ungeschützten Pistenfläche und auf der durch CURLEX geschützten Schuttfläche in der 3. Saison kaum neue Keimlinge auftraten, keimten auf den beiden anderen Flächen sehr viele weitere Samen. Ende der 3. Vegetationsperiode nach der Aussaat hatten deshalb auf drei der vier Flächen genau gleich viele Samen gekeimt (46 %), auf der mit CURLEX bedeckten Schuttfläche dagegen nur gerade 23 %. In der 4. Vegetationsperiode keimten keine Samen mehr.

Die Sterblichkeit war auf allen Flächen auffällig tief (Fig.35 b). Unterschiede zwischen geschützten und ungeschützten Flächen traten ebensowenig auf, wie zwischen Schutt- und Pistenflächen. Die Überlebenskurven stimmen deshalb mit den Keimungskurven praktisch überein. Auf den beiden Pistenflächen überlebten genau gleich viele Pflanzen, etwas weniger als auf der ungeschützten Schuttfläche. Deutlich weniger Individuen waren auf der mit CURLEX geschützten Schuttfläche vorhanden.

Nach der Spätsommernautsaat 1985 keimten auf der unbedeckten Schuttfläche mehr Samen, als nach der Frühsommernautsaat 1984 (36 % gegenüber 20 %), auf der unbedeckten Skipistenfläche dagegen weniger (28 % gegenüber 43%), durchschnittlich allerdings genau gleich viele (32 % gegenüber 31,5%). Zu Beginn der 2. Vegetationsperiode stieg die Keimungsrate auf der offenen Pistenfläche auf 66 % und auf der offenen Schuttfläche auf 40 %. Die Keimungsraten auf den mit CURLEX bedeckten Flächen konnten nicht erfasst werden.

Auf den beiden offenen Flächen starb bis zum Ende der 2. Vegetationsperiode keine einzige Jungpflanze. Die Überlebenskurven (Fig.36) sind deshalb identisch mit den Keimungskurven. Am meisten Individuen überlebten auf der offenen Pistenfläche mit 66 %. Auf der mit CURLEX bedeckten Pistenfläche überlebten bis Ende der 2. Vegetationsperiode 48 %, auf der offenen Schuttfläche 38 % und auf der mit CURLEX bedeckten Schuttfläche 26 % der Individuen. Vorteile ergaben sich für die Skipistenflächen gegenüber den Schuttflächen und für die offenen Flächen im Vergleich zu den mit CURLEX bedeckten Flächen.

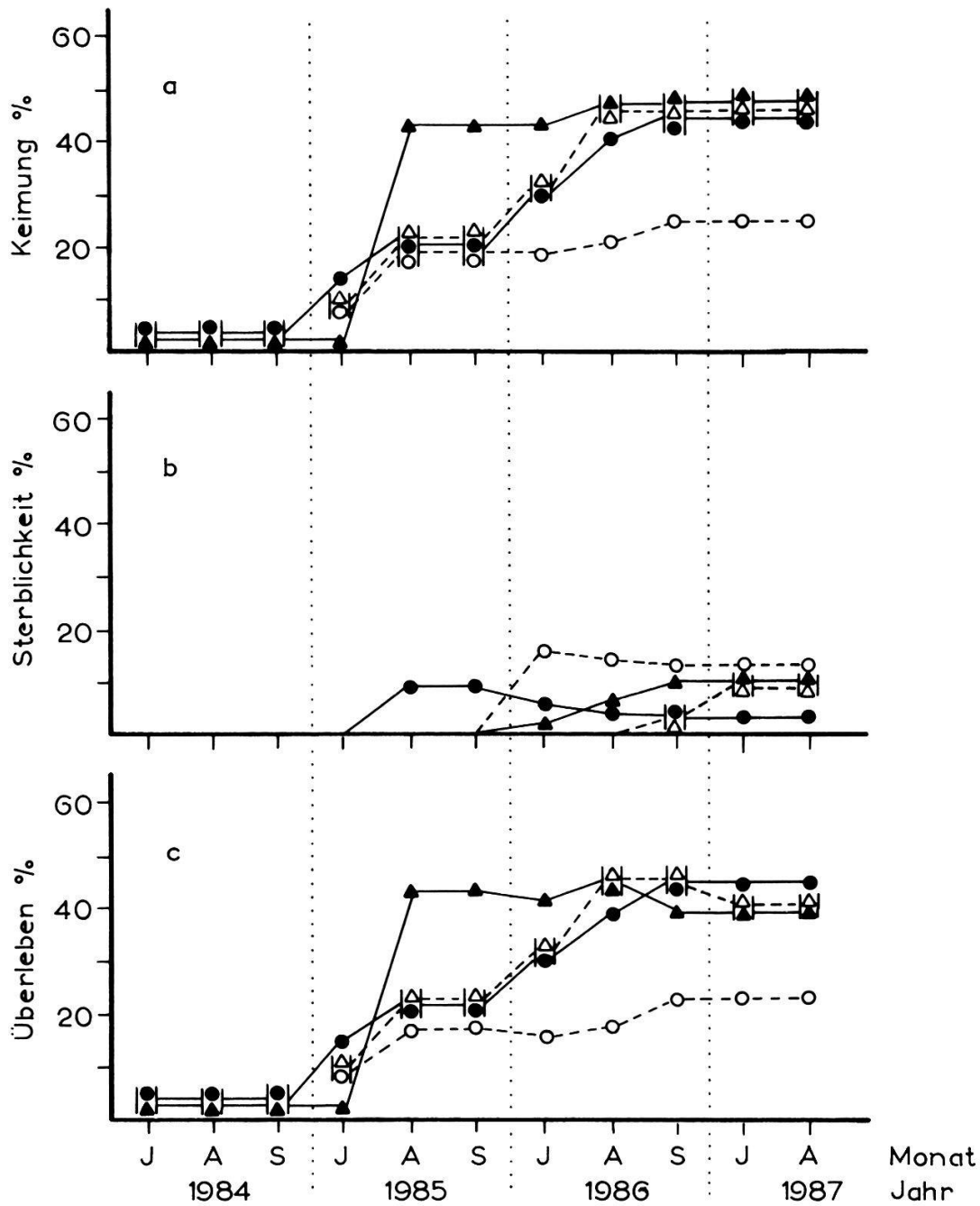


Fig.35. Verhalten von *Silene willdenowii* im Felde. Aussaat: Juli 1984 mit unbehandeltem Samenmaterial. J = Juli, A = August, S = September.
Germination, mortality and survivorship of Silene willdenowii in field plots sown in July 1984 with non-pretreated seeds. J = July, A = August, S = September.

Flächen/plots: ● Schutt ungeschützt/scree unprotected
 ---○--- Schutt Curlex/scree Curlex
 ▲ Piste ungeschützt/run unprotected
 ---△--- Piste Curlex/run Curlex

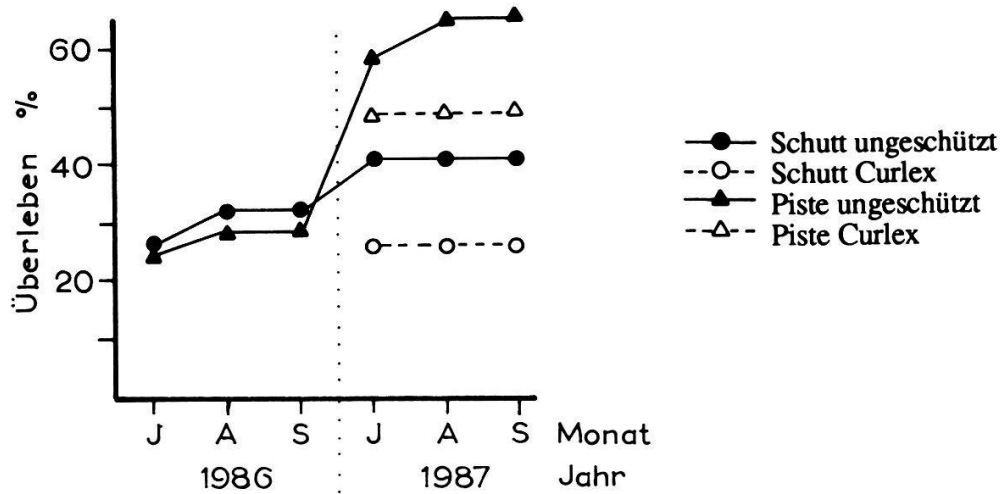


Fig.36. Verhalten von *Silene willdenowii* im Felde. Aussaat: September 1985 mit unbehandeltem Samenmaterial. J = Juli, A = August, S = September.
Behaviour of Silene willdenowii in field plots sown in September 1985 with non-pretreated seeds. J = July, A = August, S = September.

Jungpflanzenentwicklung: Am schnellsten entwickelten sich die Jungpflanzen von *Silene willdenowii* auf der offenen Skipistenfläche (Fig.62b). Die Belege (Fig.37) stammen jedoch von den offenen Schuttflächen, da die Skipistenflächen für weitere Untersuchungen unbeschädigt bleiben mussten. Gut ausgebildete Rosetten waren bereits in der 2. Vegetationsperiode vorhanden. Zu Beginn der 3. Vegetationsperiode bildeten sich Tochter- rosetten. Ein Individuum auf der offenen Skipistenfläche blühte. In der 4. Vegetationsperiode blühten auch auf allen anderen Flächen einige Individuen. Samen wurden zwar gebildet, Keimlinge wurden aber bisher nicht beobachtet.

Die Wurzeln waren schon in der 2. Vegetationsperiode gut ausgebildet. Bei vierjährigen Pflanzen konnte allerdings nur der obere Teil des Wurzelsystems erfasst werden, da der Rest zu tief im Boden verankert war und abbrach.



Fig.37. Entwicklung von *Silene willdenowii* im Felde. Von links nach rechts: Pflanzen gesammelt in der 2., 3. und 4. Vegetationsperiode.
Development of Silene willdenowii in field plots. From left to right: plants collected in the 2nd, 3rd and 4th season.

C. Gypsophila repens

Samen von *Gypsophila repens* wurden nur im Frühsommer 1984 unbehandelt ausgesät. Wie viele andere Arten trat auch *Gypsophila repens* nach der Aussaat in eine aufgezwungene Keimruhe (Fig.38 a, vgl. auch Laborversuche). Zu Beginn der 2. Vegetationsperiode setzte dann die Keimung etwas verzögert ein. Ein Jahr später keimten nur noch vergleichsweise wenige Samen, ausser auf der mit CURLEX abgedeckten Skipistenfläche. Auf den beiden offenen Flächen keimten bis zum Ende der 4.

Saison mehr Samen (18 - 22 %) als auf den durch CURLEX geschützten Flächen (9 - 16 %), auf Schutt mehr als auf der Skipiste.

Die Sterblichkeit im Winter 1985/86 war sehr gross (50 %, Fig.38 b). Eine Ausnahme stellte die mit CURLEX abgedeckte Pistenfläche dar. Ende August und Anfang September 1986 wurden jedoch auf dieser Fläche beinahe 50 % der Individuen von Schafen gefressen oder ausgerissen. Ohne diesen Einfluss wäre die mit CURLEX abgedeckte Fläche gegenüber der offenen Fläche stark im Vorteil gewesen und vor allem auch die Flächen auf der Skipiste gegenüber den Schuttflächen.

Überlebt haben bis Ende der 4. Vegetationsperiode auf allen Flächen etwa gleich viele Individuen von *Gypsophila repens* (Fig.38 c); durchschnittlich 7,5 %. Ohne den starken Einfluss der Beweidung auf der Pistenfläche mit CURLEX, wären Vorteile von CURLEX im Vergleich zu den offenen Flächen und von der Skipiste im Vergleich zur Schutthalde erhalten geblieben.

Jungpflanzenentwicklung: Die oberirdischen Strukturen entwickelten sich bei *Gypsophila repens* auf der Schutthalde langsam. Auch am Ende der Untersuchung waren nur ein bis zwei spärlich beblätterte Triebe vorhanden. Ganz anders entwickelten sich die Individuen auf der Skipiste. Die oberirdischen Teile hatten nach 4 Jahren mehrere Triebe und erreichten eine ähnliche Grösse, wie jene von *Silene willdenowii* (Fig.63a). Da die Flächen für weitere Untersuchungen intakt bleiben müssen, konnte die Wurzelentwicklung nicht verfolgt werden.

D. Biscutella levigata

Von *Biscutella levigata* wurde ausschliesslich unbehandeltes Samenmaterial ausgesät. Die Samen keimten nach der Frühsommersaat 1984 in den folgenden Wochen kaum (Fig.39 a), wahrscheinlich mangels Wasser. Nach der Schneeschmelze zu Beginn der 2. Vegetationsperiode 1985 traten auf

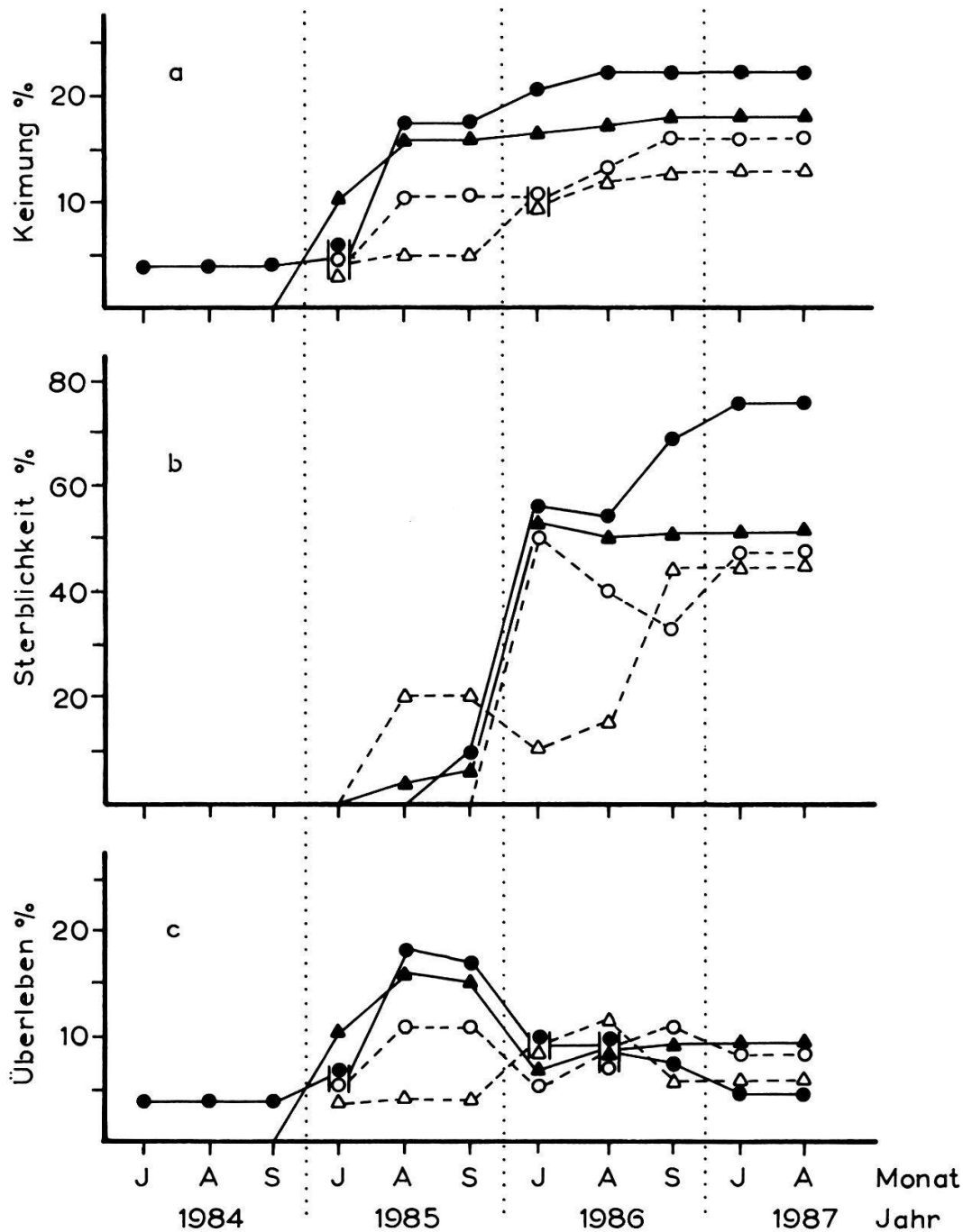


Fig.38. Verhalten von *Gypsophila repens* im Felde. Aussaat: Juli 1984 mit unbehandeltem Samenmaterial. J = Juli, A = August, S = September.
Germination, mortality and survivorship of Gypsophila repens in field plots sown in July 1984 with non-pretreated seeds. J = July, A = August, S = September.

Flächen/plots: ● Schutt ungeschützt/scree unprotected
 ○ Schutt Curlex/scree Curlex
 ▲ Piste ungeschützt/run unprotected
 △ Piste Curlex/run Curlex

allen Flächen sehr schnell viele Keimlinge auf. Die beste Keimungsrate wurde mit 32 % auf der unbedeckten Skipistenfläche erreicht. Auch auf der ungeschützten Schuttfläche keimten mit 22 % mehr Samen als auf den beiden mit CURLEX geschützten Flächen, wo auf der Schutthalde eine Keimungsrate von 14 % und auf der Skipiste von 16 % beobachtet wurde. In der 3. Saison nach der Aussaat wurden weitere Keimlinge erfasst. Zu Beginn der 4. Vegetationsperiode keimten auf der ungeschützten Schuttfläche erneut Samen; dicht um die Mutterpflanze auftretende Keimlingsgruppen bewiesen, dass Selbstaussaat stattgefunden hatte.

Beim Betrachten der Sterblichkeit nach der Frühsommersaat (Fig.39 b) fällt sofort das insgesamt niedrige Niveau auf. Vor allem auf der Schutthalde starben kaum Jungpflanzen. Eine deutlich höhere Sterberate trat dagegen auf der Skipiste auf. Die CURLEX-Decken brachten offenbar *Biscutella* keinen Vorteil. Der massive Anstieg der Sterberaten auf der Skipiste im Winter 1985/86 ist durch das verspätete Auftreten neuer Keimlinge zu erklären. Obwohl auf der Skipiste prozentual mehr Keimlinge eingingen, waren auf den ungeschützten Flächen nach der 3. Saison genau gleich viele Pflanzen vorhanden (Fig.39 c). Grosse Unterschiede bestanden zwischen den beiden mit CURLEX abgedeckten Flächen: Auf Schutt mit hoher Keimungs- und tiefer Sterberate überlebten klar am meisten Pflanzen, während auf der Skipiste mit der niedrigsten Keimungsrate und der grössten Sterberate klar am wenigsten Individuen überlebten. Die experimentellen Populationen blieben während der 4. Vegetationsperiode stabil. Auf der ungeschützten Skipistenfläche konnte sogar eine Zunahme der Individuenzahl beobachtet werden.

Nach der Spätsommersaat 1985 keimte *Biscutella levigata* sofort nach der Schneeschmelze in der folgenden Vegetationsperiode. Die Keimungsraten lagen auf höherem Niveau als jene der Frühsommersaat nach der ersten Überwinterung: Auf der unbedeckten Schuttfläche keimten 28 % der Samen (Frühsommersaat 22 %), auf der unbedeckten Skipistenfläche

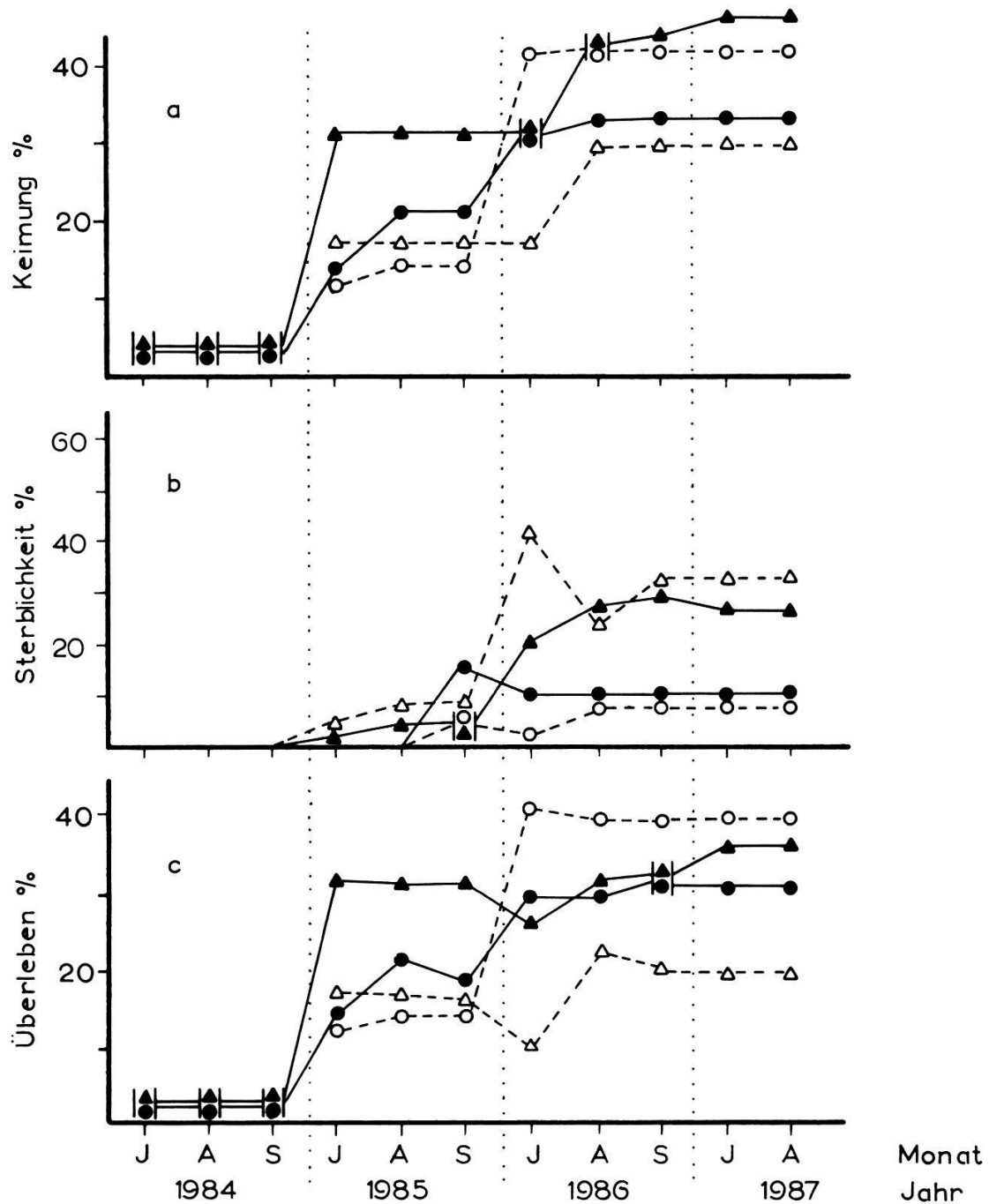


Fig.39. Verhalten von *Biscutella levigata* im Felde. Aussaat: Juli 1984 mit unbehandeltem Samenmaterial. J = Juli, A = August, S = September.

Germination, mortality and survivorship of Biscutella levigata in field plots sown in July 1984 with non-pretreated seeds. J = July, A = August, S = September.

Flächen/plots: ● Schutt ungeschützt/scree unprotected
 --○-- Schutt Curlex/scree Curlex
 ▲ Piste ungeschützt/run unprotected
 --△-- Piste Curlex/run Curlex

35 % (Frühsommersaat 32 %). Die Keimungsraten stiegen zu Beginn der 2. Vegetationsperiode auf der offenen Schutthfläche auf 38 %, auf der offenen Skipistenfläche auf 44 % an.

Nach der ersten Überwinterung der Keimlinge und Jungpflanzen waren kaum Verluste zu beobachten; auf der Schutthalde betrug die Sterblichkeit nur 8 %, auf der Skipiste 11 %.

Wegen der tiefen Sterberaten überlebten nach der Spätsommersaat auf allen Flächen sehr viele Jungpflanzen (Fig. 40). Auf der Skipiste waren während der 2. Vegetationsperiode mehr Individuen vorhanden als auf der Schutthalde, auf den offenen Flächen mehr, als auf den mit CURLEX bedeckten: Auf der offenen Skipistenfläche nämlich 39 %, auf der offenen Schutthfläche 35 %, auf der geschützten Pistenfläche 31 % und auf der geschützten Schutthfläche 26 %.

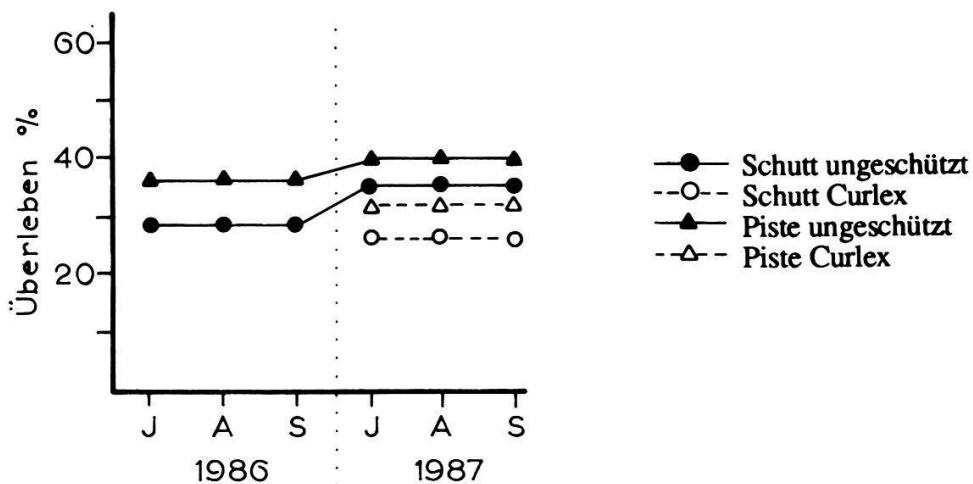


Fig.40. Verhalten von *Biscutella levigata* im Felde. Aussaat: September 1985 mit unbehandeltem Samenmaterial. J = Juli, A = August, S = September.
Behaviour of Biscutella levigata in field plots sown in September 1985 with non-pretreated seeds. J = July, A = August, S = September.

Samen von *Biscutella levigata* keimten auf allen Flächen überdurchschnittlich gut, mit gleichzeitig relativ niedriger Sterberate. Deshalb ist diese Art auch auf allen Flächen dominant vertreten. Im Durchschnitt überlebten

nach der Frühsommersaat nach 2 Überwinterungen bis Ende der 3. Vegetationsperiode 30 % der Individuen, nach der Spätsommersaat nach zwei Überwinterungen 32,8 %.

Jungpflanzenentwicklung: Die Jungpflanzen von *Biscutella levigata* entwickelten sich auf der Skipiste schneller als auf der Schutthalde und auf den offenen Flächen schneller als auf den durch CURLEX geschützten (Fig.62a). Die Belege wurden auf den offenen Schuttflächen gesammelt (Fig. 41).



Fig.41. Entwicklung von *Biscutella levigata* im Felde. Von links nach rechts: Pflanzen gesammelt in der 2., 3. und 4. Vegetationsperiode.
Development of Biscutella levigata in field plots. From left to right: plants collected in the 2nd, 3rd und 4th season.

Gut entwickelte Rosetten waren bereits Mitte der 2. Vegetationsperiode vorhanden. In der 3. Vegetationsperiode blühten auf der ungeschützten Skipistenfläche bereits 3 Individuen. Auf den anderen Flächen blühten die ersten Pflanzen in der 4. Vegetationsperiode (Fig.63c). Interessanterweise waren die Pflanzen, die die generative Phase erreichten, noch relativ klein. Tochterrosetten wurden bis zum Ende der 4. Vegetationsperiode keine gebildet.

Die Wurzelentwicklung war spektakulär. Fig.41 gibt davon ein unvollständiges Bild, da bei den älteren Pflanzen nur ein Teil des tiefreichenden Wurzelwerks erfasst werden konnte.

E. Arabis alpina

Samen von *Arabis alpina* wurden im Frühsommer 1984 und im Spätsommer 1985 ausgesät. Die Frühsommersaat vom Juli 1984 enthielt sowohl unbehandeltes, wie auch mit Gibberellin behandeltes Samenmaterial. Auf der Fläche mit Einzelsaat konnte während der vierjährigen Untersuchung bei den mit Gibberellin vorbehandelten Samen keine Keimung beobachtet werden. Für die Auswertung der Daten von den Flächen mit Mischsaat wurde deshalb die Annahme gemacht, dass nur unbehandelte Samen keimten. Für die Spätsommersaat im September 1985 wurden nur unbehandelte Samen verwendet.

Nach der Frühsommersaat keimten auf den offenen Flächen 2 % der Samen. Nach jeder Überwinterung keimten auf den vier Versuchsflächen bis zum Abschluss der Untersuchung weitere 2 bis 4 % der Samen. Bis Ende der 4. Vegetationsperiode hatten auf der offenen Schuttfläche 12 % der Samen gekeimt, auf der offenen Skipistenfläche lediglich 5 %.

Die Sterberaten lagen auf allen Flächen bei rund 25 %. Die in der 1. Vegetationsperiode vorhandenen Pflanzen gingen im 1. Winter ein (Fig.42). Anschliessend stieg die Anzahl der Individuen stetig leicht an. Durchschnittlich waren auf den vier Versuchsflächen in der 2. Vegetationsperiode

4 % überlebende Pflanzen vorhanden, in der 3. Vegetationsperiode 4,5 % und in der 4. Vegetationsperiode 6,5 %.

Ähnlich verlief die Entwicklung der vier experimentellen Populationen nach der Spätsommersaat. In der 2. Vegetationsperiode waren durchschnittlich 4 % der möglichen Anzahl Individuen auf den Versuchsflächen vorhanden.

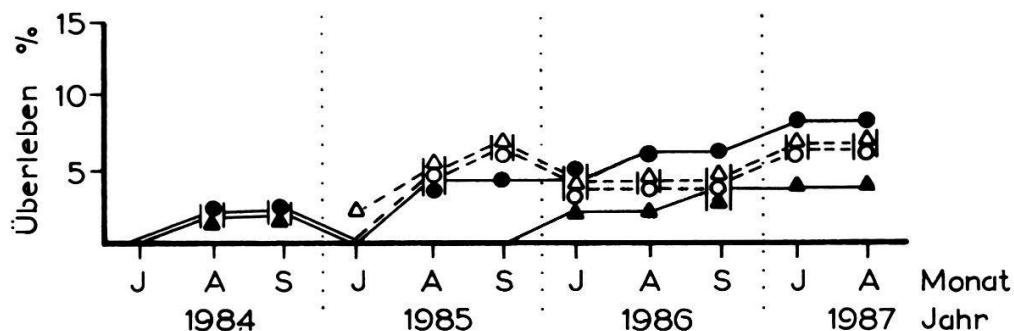


Fig.42. Verhalten von *Arabis alpina* im Felde. Aussaat: Juli 1984 mit unbehandeltem Samenmaterial. J = Juli, A = August, S = September.

Germination, mortality and survivorship of Arabis alpina in field plots sown in July 1984 with non-pretreated seeds. J = July, A = August, S = September.

Flächen/plots: —●— Schutt ungeschützt/scree unprotected
 --○-- Schutt Curlex/scree Curlex
 —▲— Piste ungeschützt/run unprotected
 --△-- Piste Curlex/run Curlex

Jungpflanzenentwicklung: Die überlebenden Pflanzen entwickelten sich eher langsam. Auch drei Jahre alte Individuen hatten erst eine Rosette mit maximal 6 Blättern gebildet (Fig.44). Die unterirdischen Strukturen waren ebenfalls schwach entwickelt und reichten nur wenige Zentimeter tief.

F. *Dryas octopetala*

Von *Dryas octopetala* wurden sowohl im Frühsommer 1984, wie auch im Spätsommer 1985 unbehandelte Samen ausgesät.

Nach der Frühsommersaat keimten die Samen sehr schlecht. Nach jeder der folgenden Schneeschmelzen keimten höchstens 6 % Samen. In der 4.

Vegetationsperiode hatten auf der unbedeckten Schuttfläche 7 % der Samen gekeimt, auf der entsprechenden Pistenfläche nur 4 %.

Die durchschnittliche Sterberate lag bis und mit der 4. Vegetationsperiode bei 16,5 % und setzte sich wie folgt zusammen: Schutt ungeschützt: 28,6 %, Schutt CURLEX: 0 %, Piste ungeschützt: 25 %, Piste CURLEX: 12,5 %.

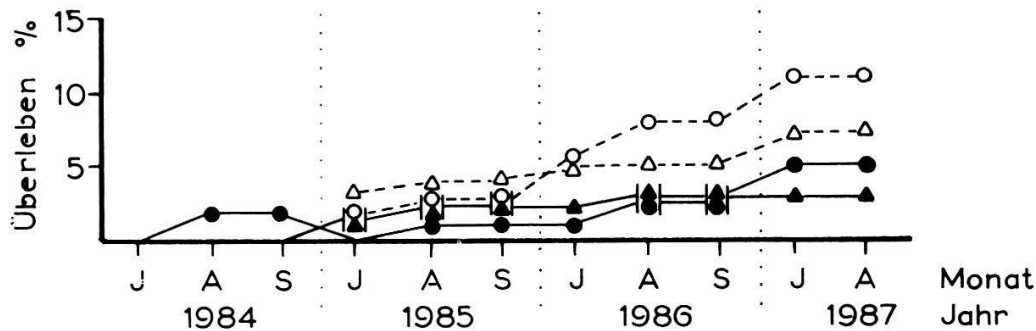


Fig.43. Verhalten von *Dryas octopetala* im Felde. Aussaat: Juli 1984 mit unbehandeltem Samenmaterial. J = Juli, A = August, S = September.

Germination, mortality and survivorship of Dryas octopetala in field plots sown in July 1984 with non-pretreated seeds. J = July, A = August, S = September.

Flächen/plots: —●— Schutt ungeschützt/scree unprotected
--○-- Schutt Curlex/scree Curlex
—▲— Piste ungeschützt/run unprotected
--△-- Piste Curlex/run Curlex

Die Überlebenskurven der vier experimentellen Populationen sind in Fig.43 dargestellt. Zwei Aspekte sind hier erwähnenswert. Erstens setzen sich alle Populationen nur aus wenigen Individuen zusammen. Zweitens wachsen alle Populationen stetig. Während der 2. Vegetationsperiode waren durchschnittlich 2 % Überlebende vorhanden, während der 3. Vegetationsperiode 4,75 % und während der 4. Vegetationsperiode 6,5 %.

Die im Spätsommer 1985 ausgesäten Samen verhielten sich gleich wie jene in Frühjahrsaussaaten. In der 2. Vegetationsperiode nach der Aussaat waren durchschnittlich nur 6,5 % überlebende Pflanzen auf den Flächen vorhanden.

Jungpflanzenentwicklung: *Dryas octopetala* entwickelte sich auf allen Flächen langsam. Selbst in der 3. Vegetationsperiode hatten die meisten Pflanzen nur wenige Millimeter lange Blätter. Das grösste Exemplar überhaupt ist in Fig.44 reproduziert. Im Vergleich zu den oberirdischen Strukturen waren die Wurzeln jedoch gut entwickelt; sie reichten so tief in den Boden, dass nicht das ganze Wurzelsystem ausgegraben werden konnte.

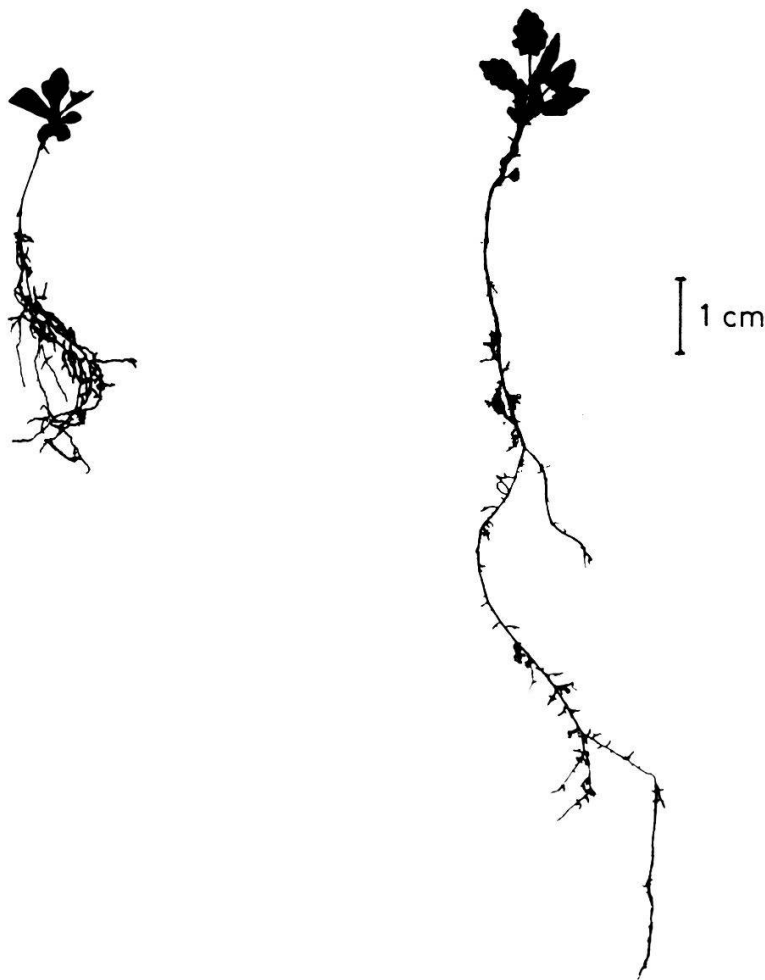


Fig.44. Entwicklung von *Arabis alpina* (links) und *Dryas octopetala* (rechts) im Felde. Pflanzen gesammelt in der 3. Vegetationsperiode.
Development of Arabis alpina (left) and Dryas octopetala (right) in field plots. Plants collected in the 3rd season.

G. Leguminosen

In Frühsommernautsaaten von 1984 und 1986 (vgl. Kapitel 3.3.1, S. 43) wurden von *Anthyllis alpestris* und von *Oxytropis jacquinii* sowohl unbehandelte als auch skarifizierte Samen ausgesät. Samen von *Lotus alpinus* wurden nur skarifiziert und nur 1984 ausgesät. In der Spätsommernautsaat 1985 wurden von *Anthyllis alpestris* und *Oxytropis jacquinii* unbehandelte und skarifizierte Samen verwendet, von *Lotus alpinus* nur unbehandelte.

In Versuchen mit Einzelaussaats wurde das Verhalten von *Anthyllis alpestris* bei Verwendung von skarifiziertem und auch von unbehandeltem Samenmaterial, sowie bei Frühsommer- und Spätsommernautsaat beobachtet (Fig.45a).

Skarifizierte Samen keimten nach der Frühsommernautsaat, die unmittelbar nach der Schneeschmelze erfolgte, sofort; innerhalb von 10 Tagen nach der Schneeschmelze wurde bereits eine Keimungsrate von 60 % erreicht. In den folgenden Vegetationsperioden keimte jedoch kein einziger skarifizierter Same mehr. Unbehandeltes Samenmaterial keimte nach der Frühsommernautsaat erst nach einer Überwinterung innerhalb von 2 Wochen zu Beginn der 2. Vegetationsperiode zu 20 %. In der 3. Vegetationsperiode nach der Aussaat stieg die Keimungsrate weiter an bis auf 42 % mit einem Schwerpunkt zu Beginn der Saison. In der 4. Vegetationsperiode keimten noch einmal 4 % der ausgesäten Samen.

Nach der Spätsommernautsaat 1985 blieb offenbar kein einziger skarifizierter Same über den Winter keimfähig. Dagegen erzielten unbehandelte Samen eine sehr hohe Keimungsrate von 36 % während der ersten Vegetationsperiode nach der Aussaat. In der 2. Vegetationsperiode stieg die Keimungsrate auf 44 % an.

Die Sterblichkeit der Jungpflanzen lag bei *Anthyllis alpestris* im ersten Winter nach der Keimung bei Frühsommernautsaat zwischen 22 und 32 % (Fig.45 b). Das im Spätsommer ausgesäte, unbehandelte Samenmaterial hatte eine Sterberate von nur 5 %. Bei den unbehandelten Serien wurden die Winter-

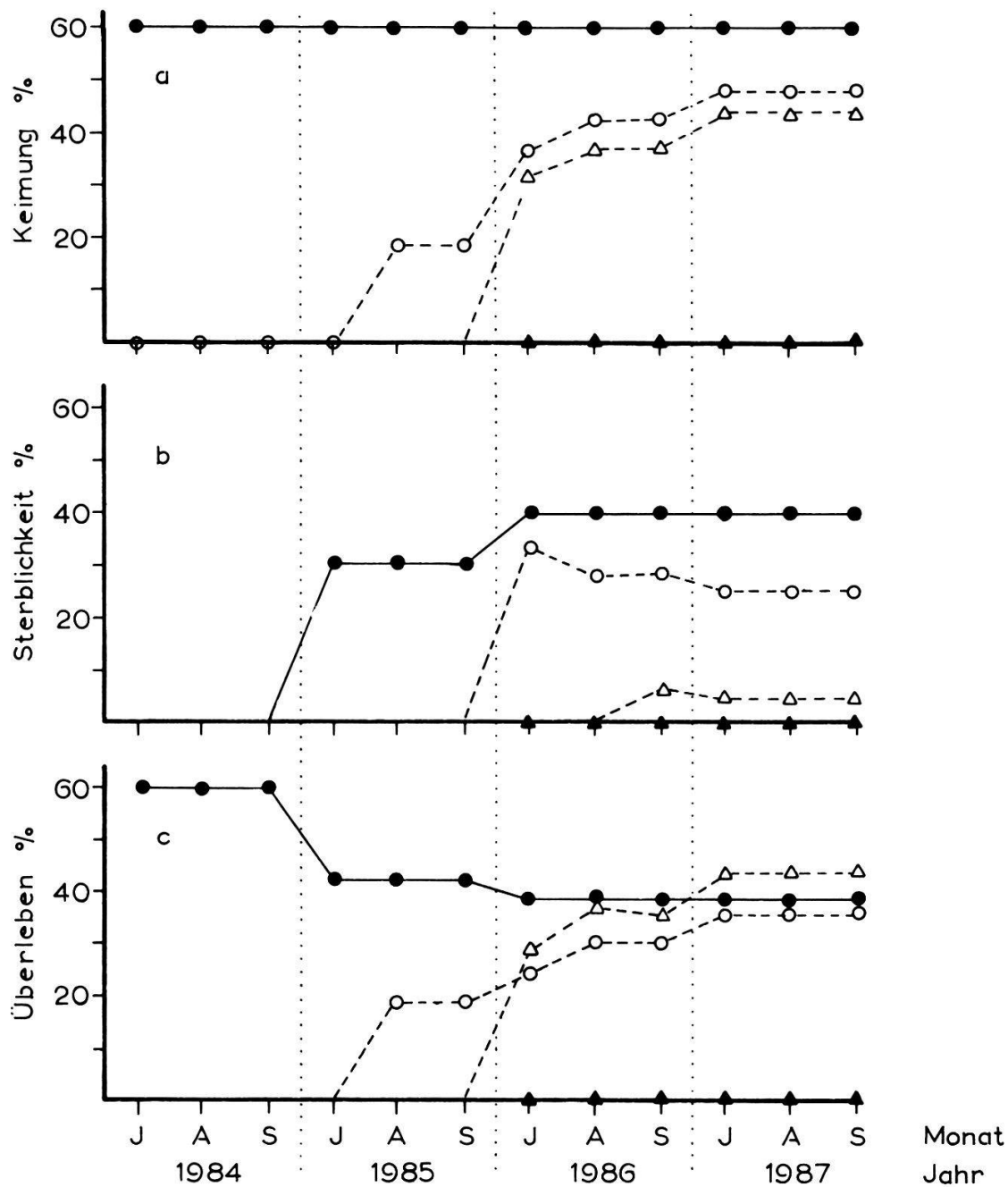


Fig.45. Verhalten von *Anthyllis alpestris* im Felde. J = Juli, A = August, S = September.

Germination, mortality and survivorship of *Anthyllis alpestris* in field plots. J = July, A = August, S = September.

- Aussaat: Juli 1984 nach Skarifikation/scarified seeds sown in July 1984
- Aussaat: Juli 1984 ohne Vorbehandlung/non-scarified seeds sown in July 1984
- ▲— Aussaat: September 1985 nach Skarifikation/scarified seeds sown in Sept. 1985
- △-- Aussaat: September 1985 ohne Vorbehandlung/non-scarified seeds sown in September 1985

verluste durch neu gekeimte Samen mehr als kompensiert. Bei der Serie mit skarifizierten Samen der Frühsommerausssaat nahm die Anzahl der Überlebenden während des ersten Winters und der 2. Vegetationsperiode jedoch um 40 % ab.

Gleiche Resultate wurden bei *Oxytropis jacquinii* bei Verwendung von skarifizierten bzw. unbehandelten Samen nach Frühsommer- bzw. nach Spätsommerausssaat erreicht; vom skarifizierten Material keimten die Samen nach der Frühsommerausssaat spontan, nach der Spätsommerausssaat überhaupt nicht. Bei den unbehandelten Serien setzte die Keimung nach einer Überwinterung massiv ein.

Die drei in Frühsommerausssaat getesteten *Leguminosen* verhielten sich ähnlich, dargestellt an den Überlebenskurven skarifiziert ausgesäten Samenmaterials (Fig.46). Bei allen drei Arten hatte die CURLEX-Decke einen deutlich positiven Einfluss auf das Überleben von Keimlingen und Jungpflanzen. Eindeutig bessere Bedingungen herrschten für alle drei Arten auf der Schutthalde im Vergleich zur Skipiste. Auf den ungeschützten Flächen keimten bei *Anthyllis alpestris* zwischen 45 und 55 % der Samen, bei *Oxytropis campestris* zwischen 36 und 52 % und bei *Lotus alpinus* zwischen 30 und 40 %. Ein Vergleich mit den durch CURLEX abgedeckten Flächen ist nicht möglich, da die dichte Faserstruktur ein Auszählen der Keimlinge verhinderte.

Bei *Oxytropis jacquinii* starben Keimlinge und Jungpflanzen praktisch nur während des ersten Winters; bei den beiden anderen Arten auf den mit CURLEX bedeckten Flächen ebenfalls. Auf den offenen Flächen gingen aber bei *Anthyllis alpestris* und *Lotus alpinus* auch noch während der zweiten Saison und im zweiten Winter weitere Jungpflanzen ein. Ab der 3. Vegetationsperiode blieben die experimentellen Populationen stabil. Unbehandeltes Samenmaterial von *Anthyllis alpestris* keimte nach der Spätsommerausssaat 1985 auf den Mischausssaatflächen zu Beginn der 1.

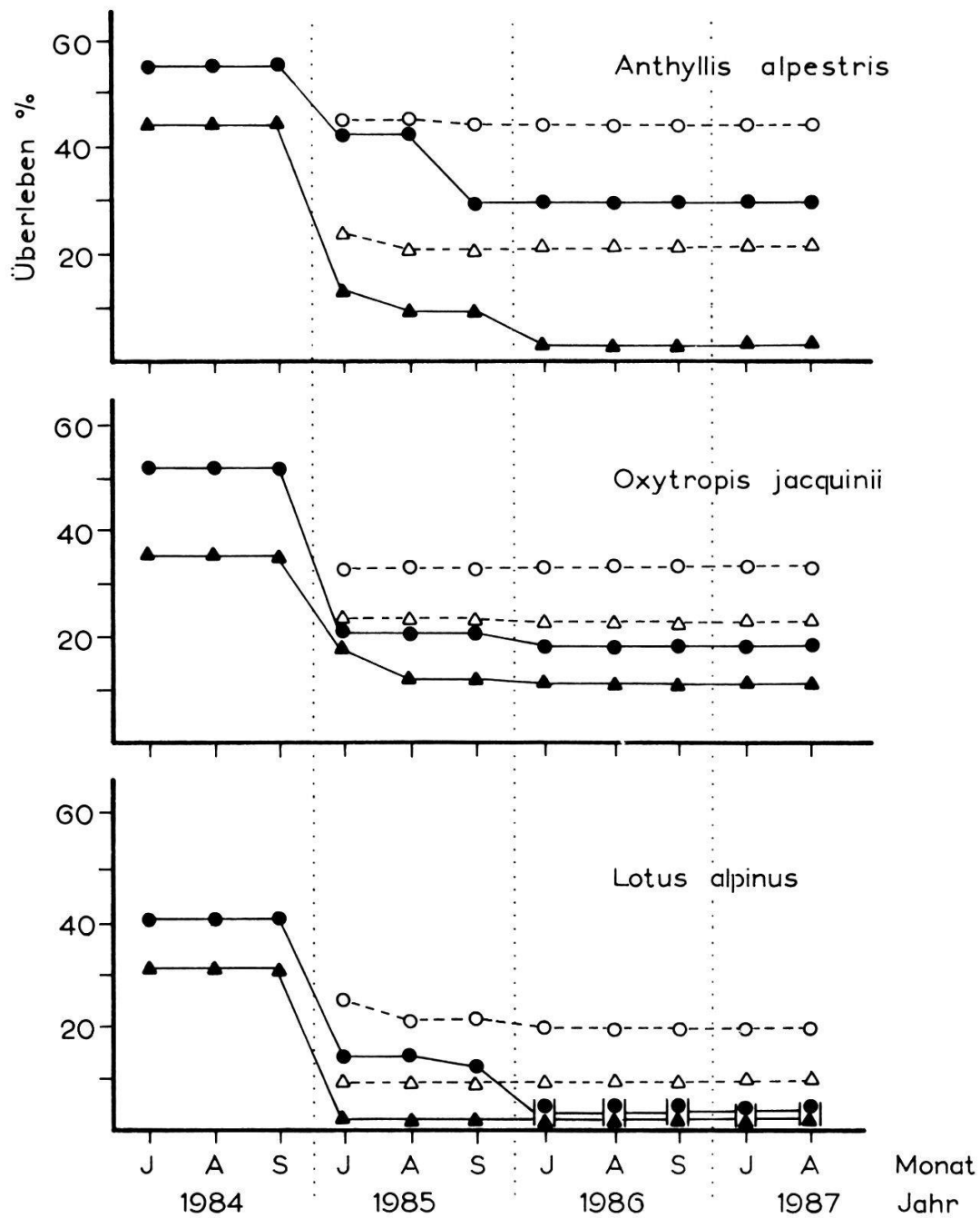


Fig.46. Überlebenskurven von drei *Leguminosen* im Felde. Aussaat: Juli 1984 mit skarifiziertem Samenmaterial. J = Juli, A = August, S = September.
Survivorship curves of three legumes in field plots sown in July 1984 with scarified seeds.
J = July, A = August, S = September.

Flächen/plots: —●— Schutt ungeschützt/scree unprotected
 ---○--- Schutt Curlex/scree Curlex
 —▲— Piste ungeschützt/run unprotected
 ---△--- Piste Curlex/run Curlex

Vegetationsperiode durchschnittlich zu 33 %. Die Keimungsraten erhöhten sich in der 2. Saison auf durchschnittlich 38 %.

Am Ende der 2. Vegetationsperiode waren auf den vier Flächen im Durchschnitt 33 % Überlebende vorhanden (Fig.47a), davon durchschnittlich 40 % auf der Schutthalde und 27 % auf der Skipiste.

Die Überlebenskurven von *Lotus alpinus* lagen nach der Spätsommersaat bei unbehandeltem Samenmaterial tiefer (Fig.47 b). Durchschnittlich waren auf den vier Flächen 17,5 % Überlebende vorhanden am Ende der 2. Vegetationsperiode.

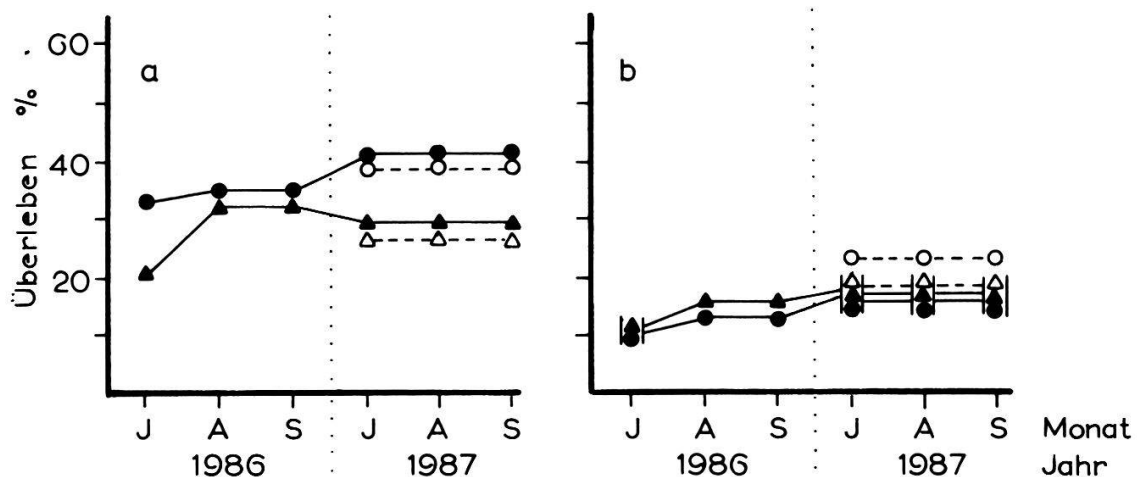


Fig.47. Verhalten von *Anthyllis alpestris* (a) und *Lotus alpinus* (b) im Felde. Aussaat: September 1985 mit unbehandeltem Samenmaterial. J = Juli, A = August, S = September. Behaviour of *Anthyllis alpestris* (a) and *Lotus alpinus* (b) in field plots sown in September 1985 with non-pretreated seeds. J = July, A = August, S = September.

Flächen/plots: —●— Schutt ungeschützt/scree unprotected
 --○-- Schutt Curlex/scree Curlex
 —▲— Piste ungeschützt/run unprotected
 --△-- Piste Curlex/run Curlex

Jungpflanzenentwicklung: Jungpflanzen von *Anthyllis alpestris* entwickelten sich auf allen Flächen sehr gut (Fig.48). Schon zweijährige Individuen hatten einen stark verholzten Wurzelhals. Sowohl die ober- wie

die unterirdischen Organe waren bei vierjährigen Individuen kräftig. Auf der Skipiste blühten mehrere Individuen von *Anthyllis alpestris* in der 4. Vegetationsperiode (Fig.63b). Am Ende der Beobachtungsperiode konnten reifende Samen beobachtet werden.

Oxytropis jacquinii entwickelte sich auf der Schutthalde sehr langsam (Fig.49). Im Vergleich zu den Blättern war das Wurzelwerk relativ gut entwickelt. Die Individuen auf der Skipiste besaßen nach vier Jahren dagegen gut entwickelte oberirdische Organe (Fig.62c). Keine Pflanzen erreichten jedoch die generative Phase.

Lotus alpinus entwickelte sich auf allen vier Flächen eher langsam (Fig.49). Vier Jahre alte Pflanzen besaßen in der 4. Vegetationsperiode in der Regel 1-



Fig.48. Entwicklung von *Anthyllis alpestris* im Felde. Von links nach rechts: Pflanzen gesammelt in der 2., 3. und 4. Vegetationsperiode.
Development of Anthyllis alpestris in field plots. From left to right: plants collected in the 2nd, 3rd and 4th season.

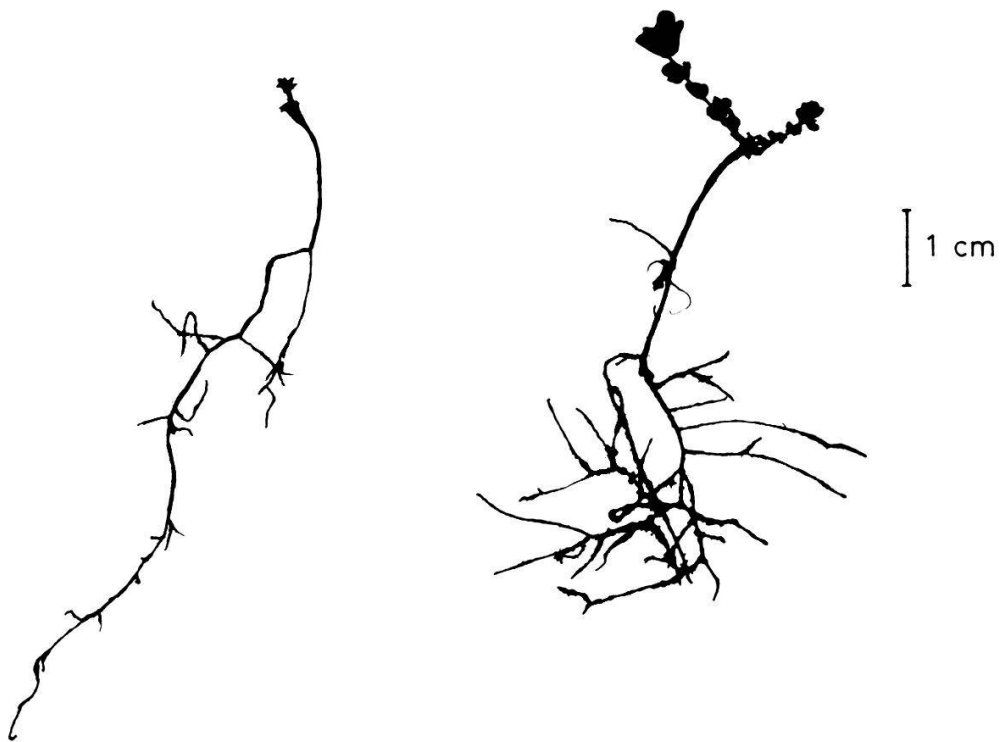


Fig.49. Entwicklung von *Oxytropis jacquinii* (links) und *Lotus alpinus* (rechts) im Felde. Pflanzen gesammelt in der 4. Vegetationsperiode.
Development of Oxytropis jacquinii (left) and Lotus alpinus (right) in field plots. Plants collected in the 4th season.

bis 2 beblätterte Triebe. Die Wurzeln waren relativ gut entwickelt und stark verzweigt. Allerdings waren sie sehr brüchig, so dass das Wurzelwerk nicht vollständig ausgegraben werden konnte. Auch von *Lotus alpinus* blühte kein Individuum.

H. *Achillea atrata*

Samen von *Achillea atrata* wurden im Frühsommer 1984 und im Spätsommer 1985 ausgesät. Auf allen Flächen wurde nur unbehandeltes Samenmaterial verwendet. *Achillea atrata* keimte kaum in den ersten

Wochen nach der Frühsommersaat (Fig.50a), wahrscheinlich wegen einer aufgezwungenen Keimruhe. Im Juli und August der 2. Vegetationsperiode keimten dann zwischen knapp 10 % der Samen auf der mit CURLEX bedeckten Skipistenfläche und gut 20 % auf der unbedeckten Schuttfläche. Die Reihenfolge nach Flächen mit abnehmender Keimungsrate lautet: Schutt ungeschützt, Schutt geschützt, Piste ungeschützt, Piste geschützt. An dieser Reihenfolge änderte sich auch während der 3. Saison nichts mehr. Auffällig ist, dass während der 3. Vegetationsperiode nur noch vereinzelt Samen keimten, was auf das Samenalter zurückgeführt werden könnte (vgl. Laborversuche).

Beim Vergleich der Sterblichkeit (Fig.50b) zeigte sich der Vorteil der CURLEX-Decke. Auf den mit CURLEX bedeckten Flächen lag die Sterblichkeit Ende der 3. Saison nach der Aussaat zwischen 40 und 45 %, auf den unbedeckten Flächen dagegen zwischen 60 und 80 %. Besonders hoch war die Sterberate auf der ungeschützten Pistenfläche.

Die Überlebenskurven sind sehr charakteristisch (Fig.50c): Im 2. Sommer waren wegen dem Einfluss der Keimung mehr Pflanzen auf den offenen Flächen vorhanden, im Laufe des folgenden Winters änderte sich das Bild zugunsten der mit CURLEX abgedeckten Flächen, da erst jetzt die Sterberaten massiv anstiegen. Ende der 3. Vegetationsperiode ergibt sich deshalb folgende Reihenfolge mit abnehmender Anzahl Überlebender: Schutt geschützt, Schutt ungeschützt, Piste geschützt, Piste ungeschützt.

Nach der Spätsommersaat 1985 keimten die Samen von *Achillea atrata* ebenfalls relativ schlecht. Bis Ende der 2. Vegetationsperiode keimten auf der offenen Schuttfläche nur 2 % der Samen, auf der offenen Skipistenfläche 7 %.

Auf der offenen Schuttfläche waren am Ende der 2. Vegetationsperiode keine Pflanzen mehr vorhanden. Auf den anderen drei Flächen lagen die Überlebensraten zwischen 5 und 6 %.

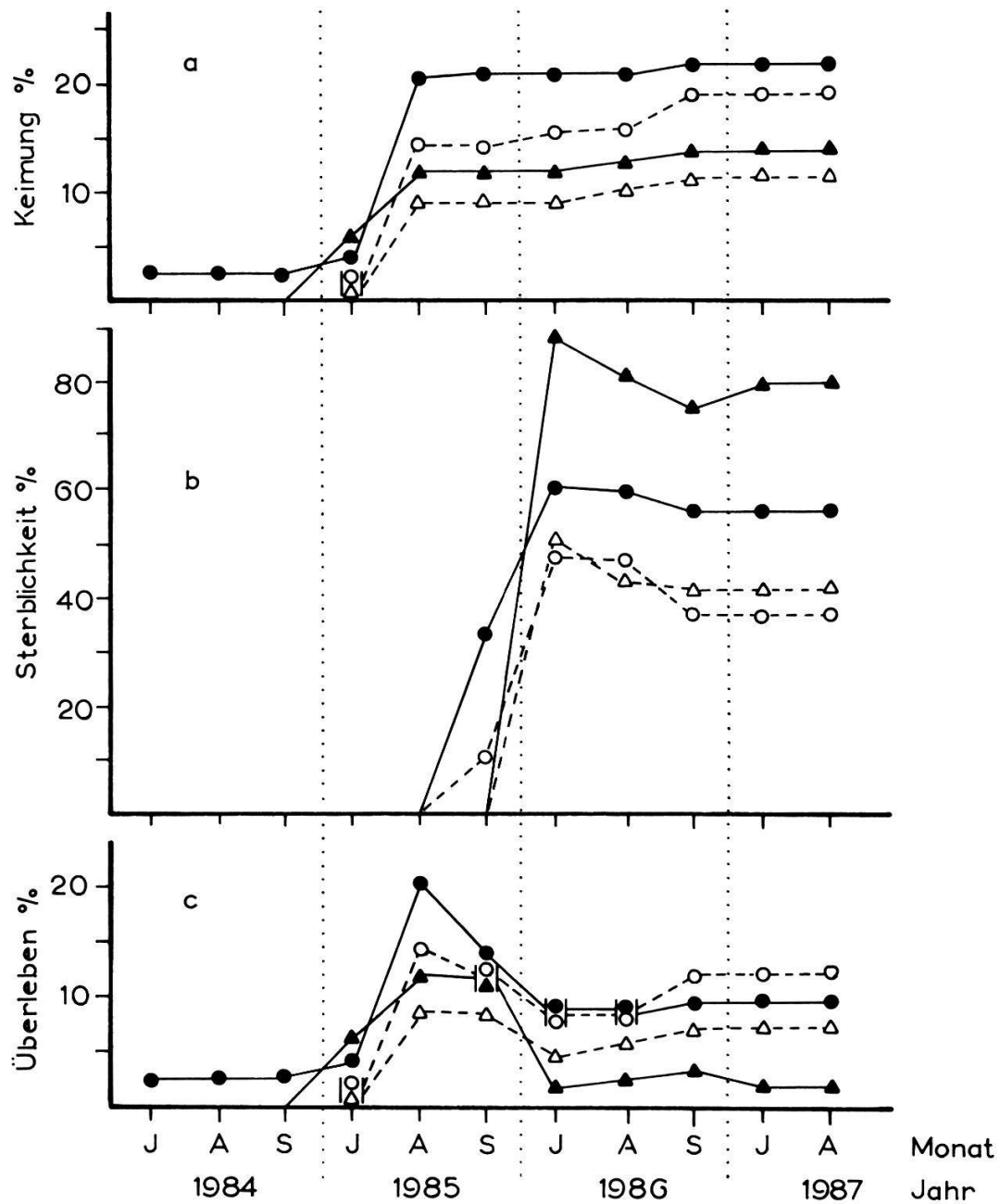


Fig.50. Verhalten von *Achillea atrata* im Felde. Aussaat: Juli 1984 mit unbehandeltem Samenmaterial. J = Juli, A = August, S = September.

Germination, mortality and survivorship of Achillea atrata in field plots sown in July 1984 with non-pretreated seeds. J = July, A = August, S = September.

Flächen/plots: —●— Schutt ungeschützt/scree unprotected
 --○-- Schutt Curlex/scree Curlex
 —▲— Piste ungeschützt/run unprotected
 --△-- Piste Curlex/run Curlex

Samen von *Achillea atrata* keimten nach Früh- und Spätsommersaat schlecht. Dazu war die Sterblichkeit hoch, so dass sich die Teilpopulationen auf einem eher niedrigen Niveau stabilisierten. Bessere Bedingungen herrschten für *Achillea atrata* auf den durch CURLEX geschützten Flächen im Vergleich zu den offenen Flächen. Im Durchschnitt überlebten nach der Frühsommersaat bis Ende der 3. Vegetationsperiode 8 %, nach der Spätsommersaat bis Ende der 2. Vegetationsperiode gar nur 4 % der Individuen.

Jungpflanzenentwicklung: Die überlebenden Pflanzen von *Achillea atrata* entwickelten sich langsam. In der 2. Vegetationsperiode waren höchstens zwei Blätter vorhanden (Fig.51). 3 Jahre alte Pflanzen schienen dagegen schon besser etabliert zu sein, allerdings hatte kein Individuum mehr als drei Blätter.

Auch die Wurzelbildung blieb zurück. Einerseits reichten die Wurzeln nicht tief ins Substrat, andererseits blieben sie eher dünn.

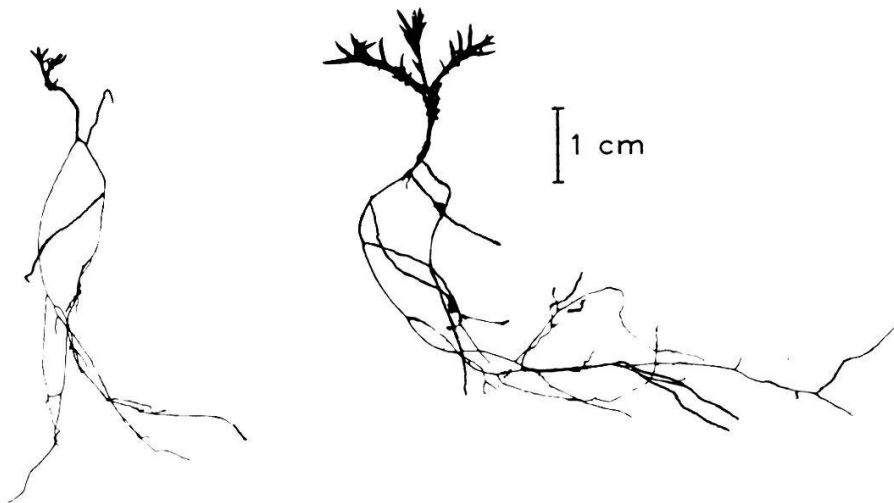


Fig.51. Entwicklung von *Achillea atrata* im Felde. Von links nach rechts: Pflanzen gesammelt in der 2. und 3. Vegetationsperiode.

Development of Achillea atrata in field plots. From left to right: plants collected in the 2nd and 3rd season.

I. *Leontodon hyoseroides*

Samen von *Leontodon hyoseroides* wurden nur im Spätsommer 1985 ausgesät. Es wurde unbehandeltes Samenmaterial verwendet. Die Samen keimten nach einer Überwinterung zu Beginn der 1. Vegetationsperiode sehr gut. Auf der ungeschützten Schuttfläche keimten 47 % der Samen, auf der ungeschützten Pistenfläche 36 %. Zu Beginn der 2. Vegetationsperiode keimten nur noch auf der offenen Schuttfläche weitere 4 % der Samen.

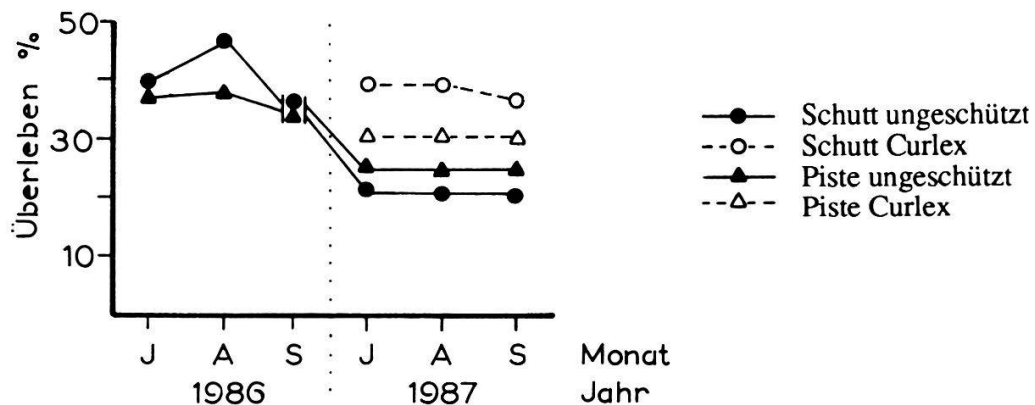


Fig.52. Verhalten von *Leontodon hyoseroides* im Felde. Aussaat: September 1985 mit unbehandeltem Samenmaterial. J = Juli, A = August, S = September.
Behaviour of Leontodon hyoseroides in field plots sown in September 1985 with non-pretreated seeds. J = July, A = August, S = September.

Die Sterblichkeit war mit 55 % auf der Schutthalde und mit 44 % auf der Skipiste gross. Trotzdem überlebten vergleichsweise sehr viele Individuen (Fig.52). Auf den beiden mit CURLEX bedeckten Flächen überlebten dabei mehr Individuen, als auf den beiden ungeschützten Flächen: Auf der Schutthalde 38 %, auf der Skipiste 28 %. Auf der offenen Skipistenfläche waren 24 % und auf der offenen Schuttfläche 23 % Überlebende zu verzeichnen.

Jungpflanzenentwicklung: Während der 2. Vegetationsperiode bildeten sich bei allen Pflanzen 2 bis 3 Blätter (Fig.53). Die Wurzeln waren sehr gut entwickelt, verankerten die Pflanze tief im Boden und waren stark verzweigt.

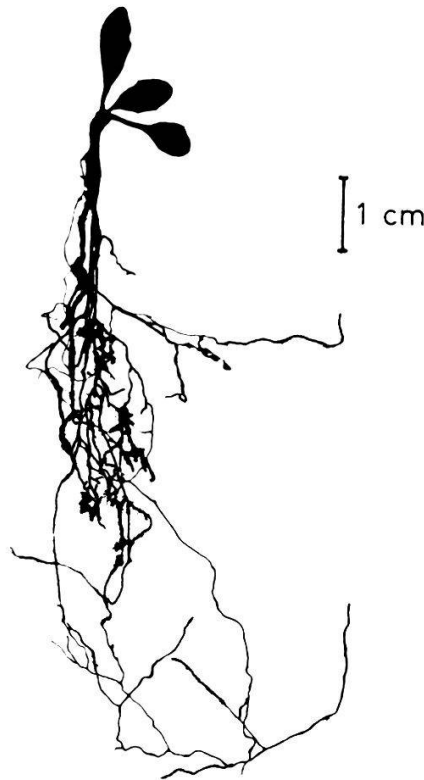


Fig.53. Entwicklung von *Leontodon hyoseroides* im Felde. Pflanzen gesammelt in der 2. Vegetationsperiode.

Development of Leontodon hyoseroides in field plots. Plants collected in the 2nd season

K. Taraxacum alpinum

Unbehandelte Samen von *Taraxacum alpinum* wurden nur im Spätsommer 1985 ausgesät. Sie keimten erst zu Beginn der folgenden Vegetationsperiode auf der ungeschützten Pistenfläche zu 21%, auf der entsprechenden Schuttfäche aber nur zu 6 %. Während auf der Skipiste zu Beginn der 2. Vegetationsperiode keine Samen mehr keimten, wurde auf der Schutthalde die Keimungsrate um weitere 3 % erhöht.

Die Sterblichkeit betrug bis zum Ende der 2. Vegetationsperiode auf der Schutthalde 33 % und auf der Skipiste 71 %.

Die CURLEX-Decken förderten das Überleben der Pflanzen (Fig.54). Auf der mit CURLEX bedeckten Schuttfäche überlebten 18 % der Pflanzen, auf der entsprechenden Pistenfläche 11 %. Auf den beiden ungeschützten Flä-

chen waren nur je 6 % Überlebende vorhanden.

Jungpflanzenentwicklung: Die Pflanzen hatten gegen Ende der 2. Vegetationsperiode 1 bis 3 Blätter. Die Entwicklung der unterirdischen Organe wurde nicht beobachtet.

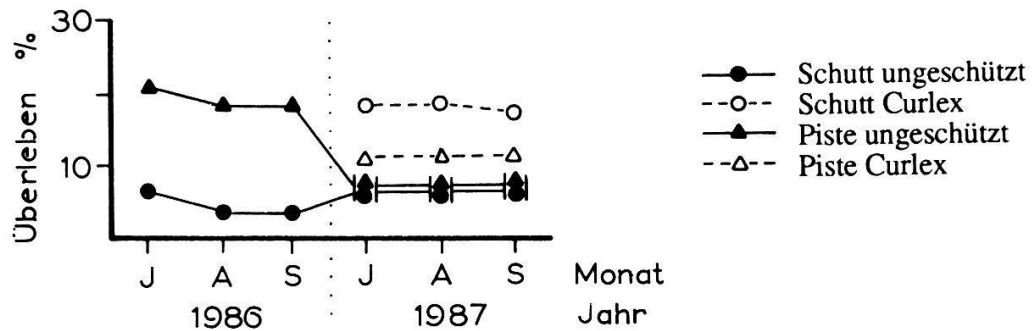


Fig.54. Verhalten von *Taraxacum alpinum* im Felde. Aussaat: September 1985 mit unbehandeltem Samenmaterial. J = Juli, A = August, S = September.
Behaviour of Taraxacum alpinum in field plots sown in September 1985 with non-pretreated seeds. J = July, A = August, S = September.

4.2.1.3 Verhaltensmuster im Felde

Aufgrund der Feldaussaaten können verschiedene Verhaltenstypen unterschieden werden. Diese werden im folgenden kurz charakterisiert.

1. Typ BS: Mit Abstand am erfolgreichsten auf den Versuchsflächen war der Typ "*Biscutella/Silene*" (BS, Fig.62b und 63c). Die Keimung blieb nach der Frühsommeraussaat während der ersten Vegetationsperiode praktisch aus, erfolgte jedoch unmittelbar nach der ersten Schneeschmelze zu Beginn der 2. Vegetationsperiode mit Keimungsraten zwischen 20 und 48 %. Nach jeder weiteren Schneeschmelze erhöhte sich die Keimungsrate erneut (Fig.55). Genau gleich war das Verhalten nach der Spätsommersaat. Die Keimung stieg ebenfalls nach jeder Überwinterung stark an. Von allen vier Typen keimten beim Typ BS am meisten Samen. Gleichzeitig war die

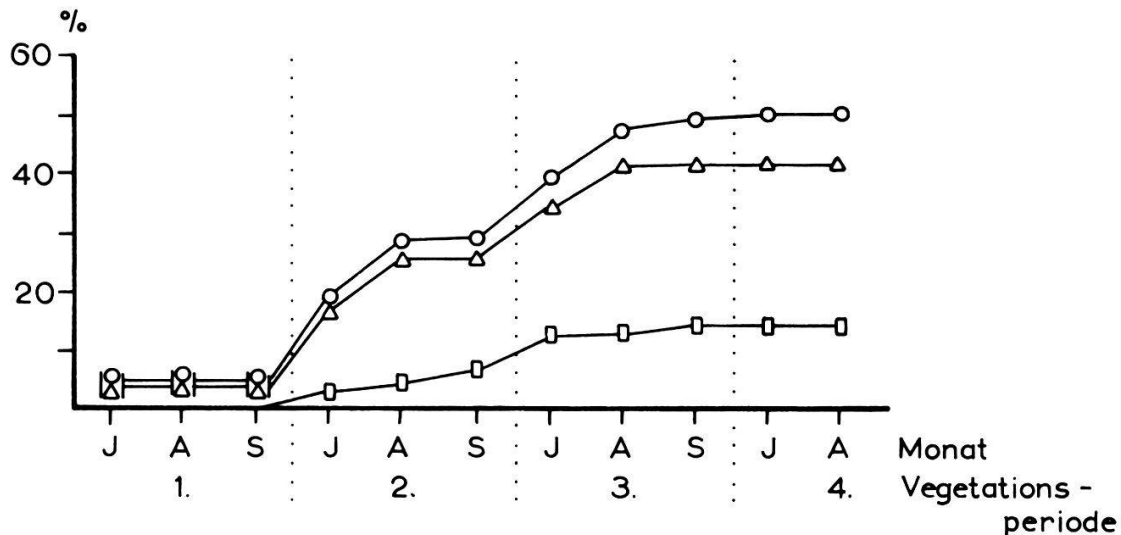


Fig.55. Typ BS (*Biscutella/Silene*): Keimung(○), Sterblichkeit(□) und Überleben (△) nach Frühsommersaat.
Type BS (Biscutella/Silene): Germination(○), mortality(□) and survivorship(△) after sowing in early summer.

durchschnittliche Sterberate mit nur gut 10 %, gerade ein Viertel so gross, wie beim nächstbesten Typ. Deshalb überlebten prozentual auch mehr als doppelt soviele Individuen, wie bei allen anderen Gruppen.

Mit leichten Modifikationen können zu diesem Typ auch *Anthyllis alpestris* (Fig.45) und *Oxytropis jacquinii* gezählt werden, wenn deren Samen unbehandelt ausgesät werden, unabhängig vom Aussattermin. Auch bei diesen zwei Leguminosen erfolgte die Keimung erst nach einer Überwinterung und stieg nach jeder folgenden Schneeschmelze weiter an. Auch die Überlebenskurven wiesen eine steigende Tendenz auf. Die Sterberaten lagen allerdings auf einem höheren Niveau als bei *Biscutella levigata* und *Silene willdenowii*.

2. Typ Ls: Bei einer Aussaat von skarifizierten Leguminosen (Ls) waren nur Frühsommersaaten erfolgreich (Fig.45 und 46). Dieser Typ ist durch spontane Keimung sofort nach der Aussaat charakterisiert, wobei knapp 40% der Samen im Durchschnitt keimten (Fig.56). In den folgenden Vegetationsperioden keimte kein Same mehr. Im ersten Winter starben beinahe 50% der Keimlinge und Jungpflanzen ab. Die Sterberate erhöhte sich in den

folgenden Jahren nur noch leicht auf durchschnittlich 57 %. Da im Jahr der Aussaat bereits Anfang September wieder ein Wintereinbruch erfolgte, könnte die hohe Sterblichkeit damit zusammenhängen, dass die Keimlinge sich während der nur 6- bis 7-wöchigen Vegetationsperiode nicht genügend gut etablieren konnten.

3. Typ AG wird durch *Achillea atrata* und *Gypsophila repens* vertreten. Die Keimung erfolgte erst nach einer Überwinterung massiv (Fig.57). Im Laufe der 3. Vegetationsperiode keimten nur noch sporadisch weitere Samen. Da ein hoher prozentualer Anteil der Jungpflanzen starb und zwar vor allem im ersten Winter nach der Keimung, überlebten relativ wenige Individuen.

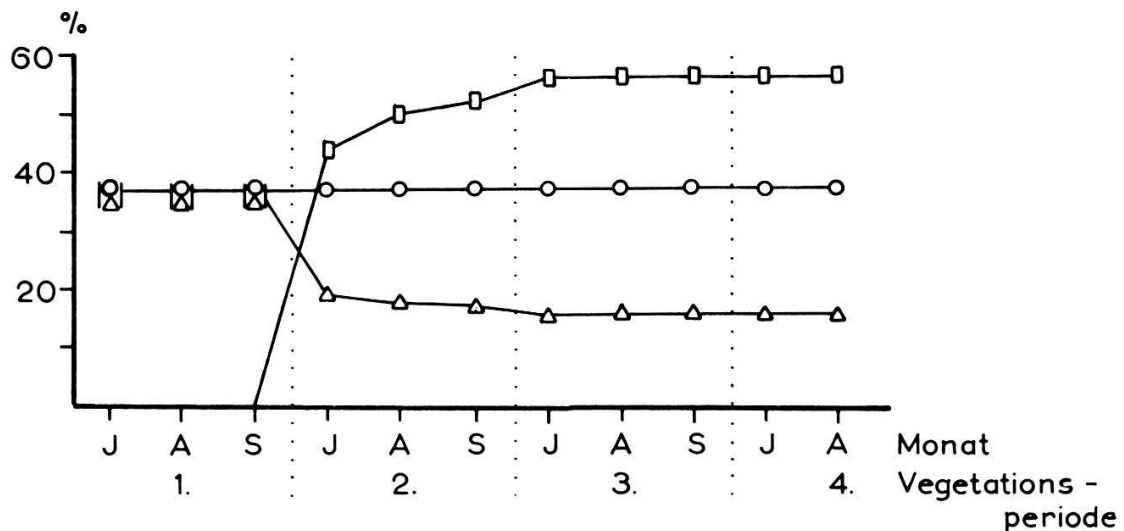


Fig.56. Typ L_s (Leguminosen skarifiziert): Keimung(\circ), Sterblichkeit(\square) und Überleben(\triangle) nach Frühsommersaat.
 Type L_s (legumes scarified): Germination(\circ), mortality(\square) and survivorship(\triangle) after sowing in early summer.

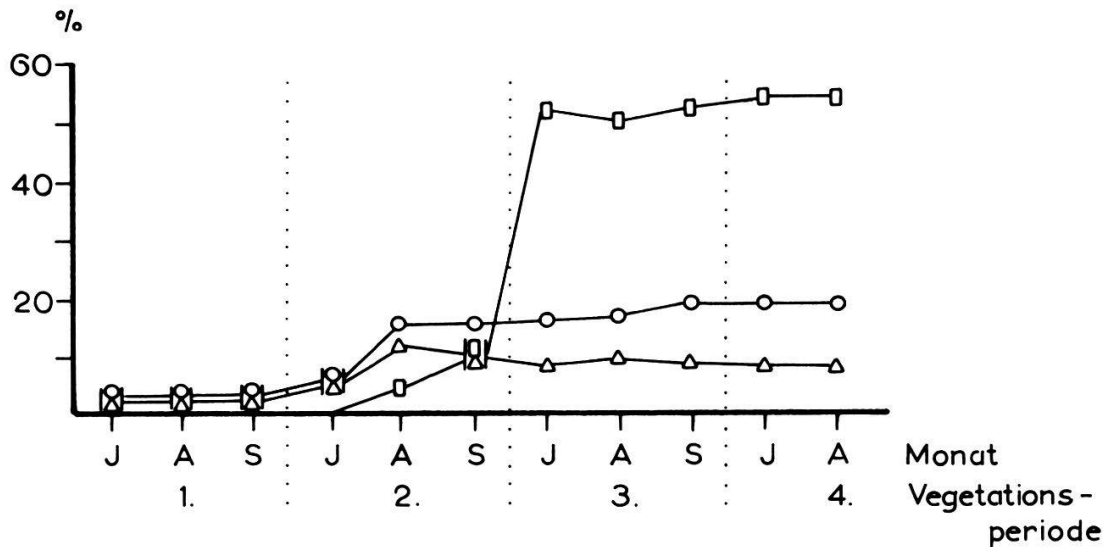


Fig.57. Typ AG (*Achillea/Gypsophila*): Keimung(○), Sterblichkeit(□) und Überleben(△) nach Frühsommersaat.
 Type AG (*Achillea/Gypsophila*): Germination(○), mortality(□) and survivorship(△) after sowing in early summer.

4. Den Typ DA bilden *Dryas octopetala* und *Arabis alpina* (Fig.58). Entgegen den Erwartungen aufgrund der Laborversuche (Fig.8 und 9), keimten beide Arten im Felde nur schwach. Die im 1. Jahr gekeimten Samen, im Schnitt nur einer pro Fläche und Art, starben im ersten Winter wieder ab. Ab der 2. Vegetationsperiode stieg allerdings die Anzahl der gekeimten Samen kontinuierlich an, während die Sterberate dabei auf 25% sank. Die Zahl der Überlebenden nahm somit wieder zu.

5. Typ LTT: Mehrere Arten, deren Samen im Spätsommer ausgesät wurden, gehören zu diesem Typ: *Leontodon hyoseroides*, *Taraxacum alpinum* und *Trisetum distichophyllum* (Fig.59). Alle drei Arten keimten gut zu Beginn der ersten Vegetationsperiode. Die durchschnittliche Keimungsrate lag bei 33 %. In der 2. Vegetationsperiode keimten nur noch vereinzelt Samen.

Die Sterblichkeit lag bis Ende der 2. Vegetationsperiode bei durchschnittlich 38 %. Die Überlebensraten lagen deshalb relativ hoch bei 24 %.

Das Verhalten dieser Arten sollte unbedingt bei Frühsommersaat getestet werden.

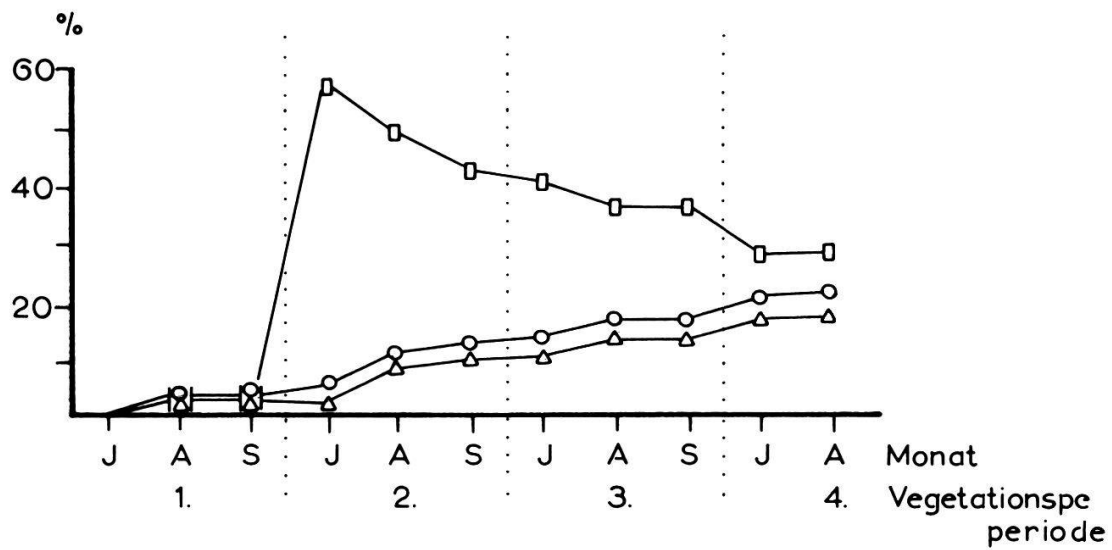


Fig.58. Typ DA (*Dryas/Arabis*): Keimung(○), Sterblichkeit(□) und Überleben(△) nach Frühsommersaat.
 Type DA (*Dryas/Arabis*): Germination(○), mortality(□) and survivorship(△) after sowing in early summer.

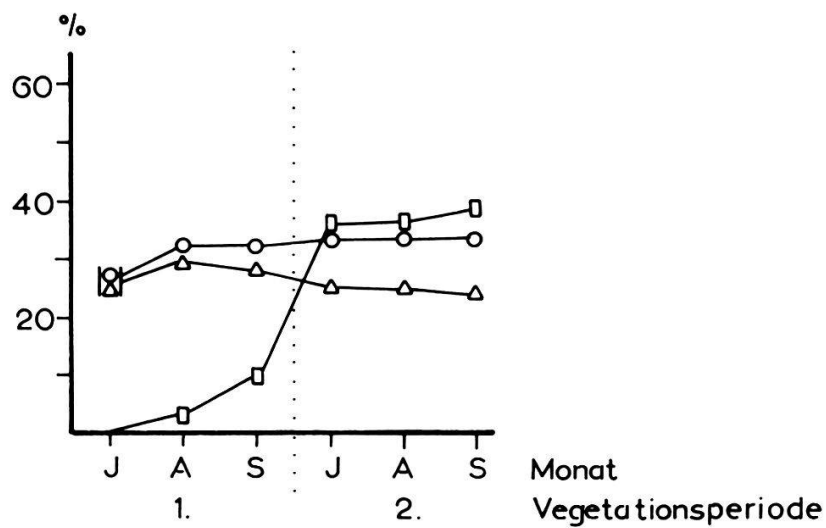


Fig.59. Typ LTT (*Leontodon/Taraxacum/Trisetum*): Keimung (○), Sterblichkeit (□) und Überleben (△) nach Spätsommersaat.
 Type LTT (*Leontodon/Taraxacum/Trisetum*): Germination (○), mortality (□) and survivorship (△) after sowing in late summer.

4.2.2 Aussaaten auf Silikat

Auf Silikat wurde wie auf Karbonat eine Frühsommersaat im Juli 1984 und eine Spätsommersaat im September 1985 durchgeführt. Sowohl im Früh- wie auch im Spätsommer wurden je 4 verschiedene Flächen mit Mischsaat angelegt (siehe Kap.3.3, S. 40 und 3.3.2, S. 44) und zusätzlich je eine Fläche mit Einzelsaat.

Nach der Frühsommersaat 1984 keimten Samen von mehreren Arten auf den offenen Flächen schon in der 1. Vegetationsperiode. Skarifizierte Samen der drei untersuchten *Leguminosae*-Arten, *Lotus alpinus*, *Oxytropis campe-*

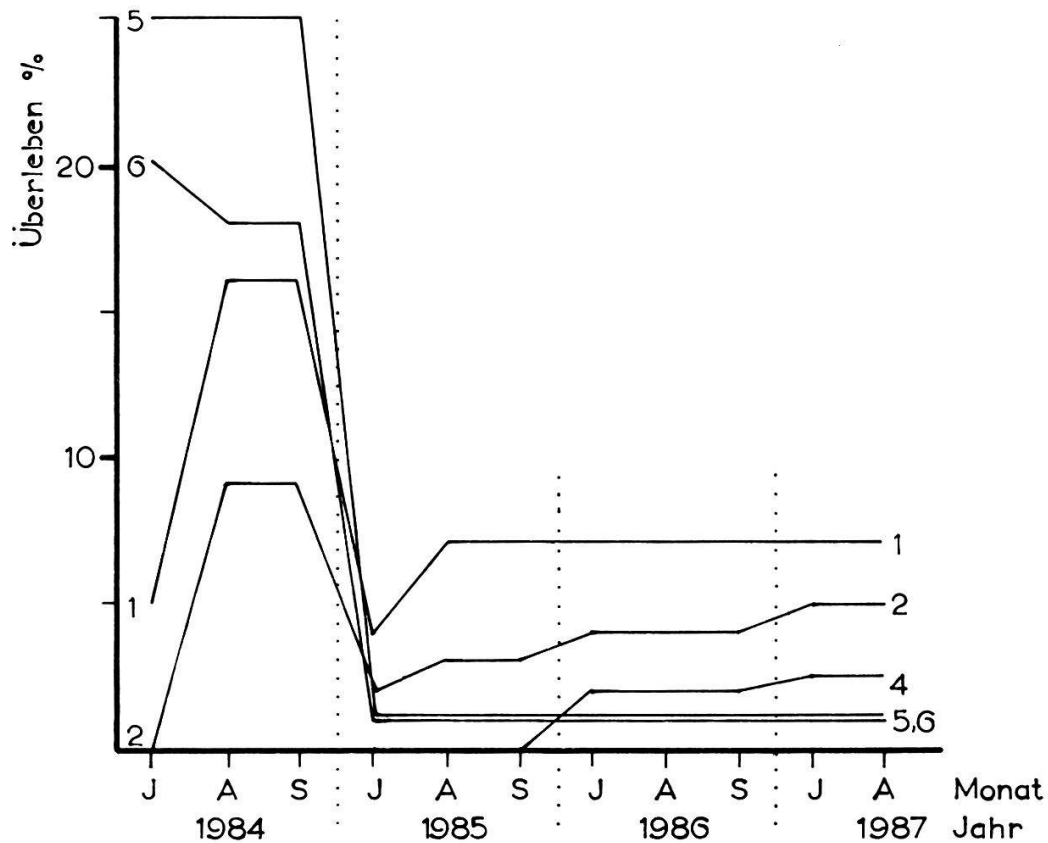


Fig.60. Überleben im Felde auf Silikat. Aussaat im Frühsommer 1984. Fläche: Skipiste ungeschützt.

Survivorship in field plots on silicate. Sowing: July 1984. Plot: unprotected ski run.

- 1 = *Agrostis rupestris*
- 2 = *Potentilla aurea*
- 4 = *Senecio carniolicus*
- 5 = *Trifolium alpinum*
- 6 = *Lotus alpinus*

stris und *Trifolium alpinum* keimten innerhalb von 10 Tagen nach der Aussaat. Von *Lotus alpinus* keimten 8 - 12 % der Samen, von *Oxytropis campestris* 24 - 30 % und von *Trifolium alpinum* 24 - 33 %.

Samen der beiden ausgesäten Gräser keimten ebenfalls: Samen von *Agrostis rupestris* zu 12 - 18 %, und solche von *Helictotrichon versicolor* zu 10 - 24%.

Samen von *Hieracium alpinum* keimten je nach Fläche zu 20 - 34 % und solche von *Potentilla aurea* zu 10 - 14 %. Von *Senecio carniolicus* keimte lediglich ein Same pro Fläche.

Mit Ausnahme von einem Individuum von *Trifolium alpinum* auf der mit CURLEX geschützten Fläche, gingen auf der Schutthalde alle Keimlinge und Jungpflanzen im ersten Winter ein. Da die Flächen offenbar unbeschädigt blieben, ist diese Entwicklung schwierig zu erklären.

Etwas weniger dramatisch wirkte sich der erste Winter auf der Skipiste aus. Auf der offenen Fläche (Fig.60) überlebten von *Agrostis rupestris* 4 % der Individuen, von *Helictotrichon versicolor*, *Trifolium alpinum* und *Potentilla aurea* je 1-2 % der Individuen. Neu keimten zu Beginn der 2. Vegetationsperiode 3 % der Samen von *Agrostis rupestris*, und 1 % von *Potentilla aurea*. In der 3. Vegetationsperiode blühten 3 Individuen von *Agrostis rupestris*. Die kleinen Populationen der wenigen vorhandenen Arten blieben bis und mit der 4. Vegetationsperiode bei *Trifolium alpinum*, *Lotus alpinus* und *Agrostis rupestris* stabil. Die Populationen von *Potentilla aurea* und *Senecio carniolicus* wuchsen langsam an.

Auf der mit CURLEX bedeckten Fläche (Fig.61) auf der Skipiste überlebten 9% der Individuen von *Potentilla aurea*, 6 % von *Epilobium alpinum*, 2 % von *Agrostis rupestris* und *Lotus alpinus* und 1 % von *Hieracium alpinum* und *Senecio carniolicus*.

In den folgenden Jahren wuchsen alle Populationen auf dieser Fläche weiter. Vor allem *Potentilla aurea* und *Epilobium alpinum* vergrößerten ihre Präsenz auf der Fläche. Mehrere Exemplare dieser zwei Arten blühten

während der 3. und 4. Vegetationsperiode. Die Zunahme der Individuenzahlen ist deshalb zum Teil auf Selbstaussaat zurückzuführen. Vor allem bei *Epilobium alpinum* wurden in der 4. Vegetationsperiode dichte Keimlingsgruppen beobachtet.

Jungpflanzenentwicklung: Die wenigen Pflanzen, die den ersten Winter überlebten, wuchsen in der Regel sehr schnell. *Agrostis rupestris*-Horste wiesen bei 3 bis 4 Jahre alten Individuen bis zu 10 Triebe auf. *Epilobium alpinum* und *Potentilla aurea* etablierten sich sehr gut und bildeten mehrere Blüten und Früchte. Die wenigen Individuen von *Lotus alpinus* waren im Vergleich zu denen auf Karbonat viel besser entwickelt. Nur *Trifolium alpinum* blieb in der Entwicklung zurück. Auch in der 4. Saison nach der Aussaat waren nur 2 Blätter pro Pflanze vorhanden.

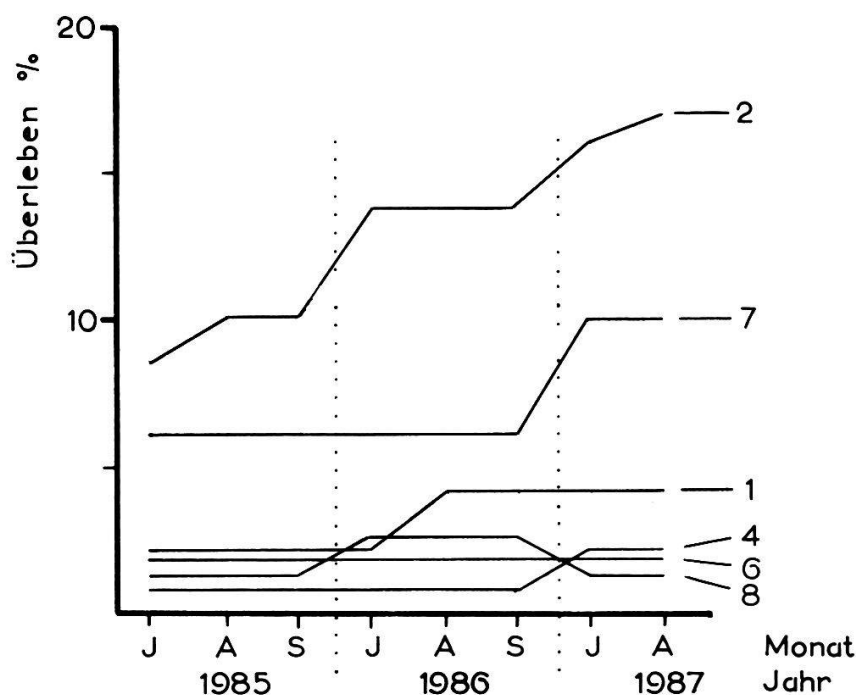


Fig.61. Überleben im Felde auf Silikat. Aussaat im Frühsommer 1984. Fläche: Skipiste CURLEX.

Survivorship in field plots on silicate. Sowing: July 1984. Plot: ski run CURLEX.

- 1 = *Agrostis rupestris*
- 2 = *Potentilla aurea*
- 4 = *Senecio carniolicus*
- 6 = *Lotus alpinus*
- 7 = *Epilobium alpinum*
- 8 = *Hieracium alpinum*

Nach der Spätsommerausssaat von September 1985 waren nur auf der mit CURLEX bedeckten Fläche auf der Skipiste Pflanzen festzustellen. Am Ende der 2. Vegetationsperiode waren 39 überlebende Pflanzen vorhanden, das sind knapp 3 %.

Von *Leontodon helveticus* und *Hieracium alpinum* überlebten 6 % der Pflanzen. Von *Agrostis rupestris*, *Taraxacum alpinum* und *Senecio carniolicus* wurden 4 % Überlebende beobachtet. Von *Chrysanthemum alpinum* und *Doronicum clusii* überlebten je 3 %, von *Lotus alpinus* 2 % und von *Geum reptans* 1 % der Pflanzen. Sieben weitere Keimlinge konnten nicht identifiziert werden.

Jungpflanzenentwicklung: Gut entwickelt waren die Individuen von *Agrostis rupestris*, *Lotus alpinus* und teilweise von *Senecio carniolicus*. *Lotus alpinus* hatte bereits zwei beblätterte Triebe gebildet. Zwei der vier überlebenden Individuen von *Senecio carniolicus* hatten drei Blätter, die anderen nur ein Blatt und noch die Keimblätter. Von *Agrostis rupestris* hatten alle vorhandenen Individuen 3 bis 4 Blätter gebildet. Alle anderen vorhandenen Pflanzen trugen noch grüne Keimblätter.

5. DISKUSSION

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit bringen zahlreiche Anhaltspunkte zur besseren Erfassung der Keimungs- und Jungpflanzenphase bei hochalpinen Pflanzen. Unsere Untersuchungen zeigen klar, dass der komplexe Prozess der Fortpflanzung durch Samen oft sehr fein abgestimmt sein kann.

Diversität und Variabilität des Keimverhaltens. Das Keimverhalten der untersuchten Arten ist durch grosse *Diversität* charakterisiert. Diese grosse Vielfalt wurde auch in früheren Arbeiten aus den Schweizer Alpen beschrieben (LÜDI 1932, FAVARGER 1953, FOSSATI 1976, 1980, WEILENMANN 1980, ZUUR-ISLER 1981, SCHÜTZ 1983, URBANSKA und SCHÜTZ 1986). Sie ist vergleichbar mit Angaben aus den Rocky Mountains (PELTON 1956, AMEN 1967, BONDE 1965 a, b). Unterschiede im Keimverhalten lassen sich nicht nur durch fehlende, bzw. vorhandene Keimruhe oder verschiedene Keimruhetyphen erklären, sondern auch durch Veränderungen der Keimfähigkeit von Samen mit zunehmendem Samenalter. Die Diversität im Keimverhalten ist eng mit der *Variabilität* verknüpft: Das Keimverhalten variiert von Jahr zu Jahr, von Population zu Population und dürfte vom Erntezeitpunkt abhängig sein.

Das untersuchte Samenmaterial wurde zwei Hauptgruppen zugeordnet; schnell und gut keimende Arten wurden langsam und schlecht keimenden gegenübergestellt, wobei nur sich extrem verhaltende Arten einfach charakterisiert werden konnten. Lediglich eine Art (*Epilobium alpinum*) von über 60 Untersuchten zeichnete sich durch die vollständige Absenz einer Keimruhe aus. Sechs Arten wiesen dagegen konstant eine praktisch totale Keimruhe auf. Die meisten Arten zeigten jedoch eine grosse Flexibilität in ihrem Keimverhalten, wobei Keimungsrate und Keimungsverlauf voneinander abhängig zu sein schienen.

Die beobachteten Unterschiede im Keimverhalten von zahlreichen nicht oder

schlecht keimenden Arten nach einer Samenvorbehandlung, entsprechen den von HARPER (1977) definierten Keimruhetypen: Der angeborenen, induzierten und aufgezwungenen Keimruhe.

Oft war die undurchlässige Samenschale Ursache einer *angeborenen Keimruhe*. Dieser Typ von Keimruhe scheint bei alpinen Pflanzen einer der wichtigsten zu sein (z.B. PELTON 1956, BONDE 1965a,b, AMEN 1966, FOSSATI 1980). Es bestätigte sich, dass dieser Typ von Keimruhe bei *Leguminosae* häufig ist (siehe auch FOSSATI 1976, 1980, URBANSKA et al. 1979, URBANSKA und SCHÜTZ 1986, WEILENMANN 1980, 1981, GRIME et al. 1981, ISLER 1981, 1982, SCHÜTZ 1983). Leichte Samen einer Art schienen dabei schlechter zu keimen als schwerere und einige Autoren vermuten, dass eine Verkleinerung der Samen und eine Verdickung der Samenschale die Langlebigkeit der Samen erhöhen dürfte (HARPER et al. 1970). Nach einer mechanischen Skarifikation der Samenschale keimten alle Samen der von uns untersuchten Arten viel besser und schneller, als unbehandeltes Material. Viele *Leguminosae* scheinen auf eine Skarifikation am Samenrücken besonders positiv zu reagieren (URBANSKA et al. 1979, WEILENMANN 1980); in unseren Untersuchungen keimten die Samen unabhängig vom Ort der Skarifikation immer gleich gut. Eine harte Samenschale wurde ebenfalls bei zahlreichen Arten aus den Familien der *Gramineae*, *Caryophyllaceae* und *Compositae* beobachtet: Die Samen der untersuchten Arten dieser Familien keimten nach einer Skarifikation der Samenschale schneller und oft auch besser als unbehandeltes Material (FOSSATI 1980, WEILENMANN 1980, SCHÜTZ 1983). Die Bedeutung dieses Keimruhetyps dürfte darin liegen, dass verschiedene Samengenerationen und Genotypen während mehrerer Jahre aus der Samenbank rekrutiert werden können, da die Beschädigung der Samenschale, z.B. infolge Frost oder Bodenbewegung, jeweils nur einige Samen betrifft, bei denen die Keimung dadurch ermöglicht wird.

Eine andere Ursache einer angeborenen Keimruhe liegt in einem kleinen und/oder undifferenzierten oder gut ausgebildeten, aber inaktiven Embryo. Die Vorbehandlung der Samen mit Gibberellinsäure brach bei den

untersuchten Arten, die diesem Typ angehören, die Keimruhe oder erhöhte die Keimungsrate. Bei Arten, die oft eine totale angeborene Keimruhe aufwiesen, war Gibberellinsäure meist der entscheidende Faktor zur Auslösung der Keimung, z.B. bei *Arabis alpina*, *Phyteuma hemisphaericum* und *Linaria alpina*. In dieser Hinsicht stimmen unsere Beobachtungen mit Angaben von anderen Autoren überein (FOSSATI 1976, 1980, WEILENMANN 1980). Das Keimverhalten vieler dieser Arten war unabhängig von Erntejahr oder Substrat. Die Keimung konnte bei mehreren Arten aus der Familie der *Caryophyllaceae* durch Gibberellin aktiviert werden; dieses Verhaltensmuster bestätigt frühere Angaben (ZUUR-ISLER 1981, SCHÜTZ 1983). Interessant ist, dass bei den *Caryophyllaceae* die Keimungsrate stark erhöht wurde, die Keimung aber viel langsamer ablief als bei Versuchen mit unbehandelten Samen. Alle anderen untersuchten Arten aus verschiedenen Familien, deren Samen positiv auf Gibberellin reagierten, keimten nicht nur besser, sondern auch klar schneller als unbehandelte Samen. Eine starke Beschleunigung der Keimung nach einer Vorbehandlung der Samen mit Gibberellin wurde auch von FOSSATI (1980) und WEILENMANN (1980) beobachtet.

Sehr hohe Gibberellinkonzentrationen fördern zwar die Keimung, gleichzeitig aber auch das Längenwachstum der Zellen und die Ausbleichung der Jungpflanzen (vgl. z.B. ZUUR-ISLER 1981, DICKENMANN 1982). Auch unsere Ergebnisse bestätigen diese Tatsache: Von fünf untersuchten Arten konnten wir nur bei *Trisetum distichophyllum* eine Steigerung der Keimung bei tiefen Gibberellin-Konzentrationen ohne starke Schädigung der Jungpflanzen erzielen. Diese Ergebnisse zeigen klar, dass die Auslösung der Keimung mit der erfolgreichen Etablierung von neuen Genotypen keinesfalls gleichgesetzt werden kann. Es wäre interessant, die Jungpflanzenentwicklung von weiteren Arten zu untersuchen, deren Keimung durch Gibberellin ausgelöst werden konnte (VILLIERS 1972).

Samen von Arten, die einen physiologisch inaktiven oder kleinen und undifferenzierten Embryo haben, scheinen sehr lange keimfähig zu bleiben, wie z.B. Samen von *Arabis alpina* in unseren Feldversuchen. Im Labor

verbesserte sich die Keimung bei mehreren Arten massiv bei zunehmendem Samenalter. Unsere bisher erfolglosen Feldaussaaten mit Samen, die mit Gibberellinsäure vorbehandelt waren, lassen vermuten, dass die nach Behandlungen mit hohen Gibberellinkonzentrationen auftretenden Wachstumsstörungen den Keimlingen und Jungpflanzen nur geringe Überlebenschancen lassen. Vielleicht wurde die Keimung zwar stimuliert, aber die Wachstumsstörungen dürften sofort nach dem Erscheinen der Radikula einsetzen und zum raschen Absterben der Keimlinge führen. Versuche mit niedrigen Konzentrationen sollten unbedingt durchgeführt werden.

Es wird häufig angenommen, dass eine Stratifikationsperiode eine Erhöhung des endogenen Gibberellinspiegels induziert und so die Keimruhe gebrochen wird (VILLIERS 1972, HESS 1974). Untersuchungen von AMEN (1966) und FOSSATI (1976, 1980) zeigten aber, dass bei alpinen Taxa, die auf eine Gibberellinbehandlung positiv ansprechen, eine Kälteperiode die Keimung nicht auszulösen vermag. Das Verhalten von *Arabis alpina*, wo auch nach mehreren Überwinterungen die totale Keimungsrate niedrig blieb, bestätigt diese Annahme. Unsere Beobachtungen werden von anderen Autoren unterstützt (FOSSATI 1980, ZUUR-ISLER 1981, SCHÜTZ 1983). Dringend nötig wären Feldversuche mit altem Samenmaterial, wo der Erfolg grösser sein dürfte, als bei Verwendung von frisch geernteten Samen. Bei Arten, die sowohl auf eine Skarifikation, wie auch auf eine Gibberellinbehandlung mit verbesserter Keimungsrate reagierten, erhöhte eine kombinierte Vorbehandlung die Keimungsrate nochmals (FOSSATI 1976, 1980, WEILENMANN 1980, ZUUR-ISLER 1981, SCHÜTZ 1983). Die Tatsache, dass mehrere Keimruhemechanismen gleichzeitig auftreten können (VILLIERS und WAREING 1964), konnte auch in der vorliegenden Arbeit untermauert werden.

Eine angeborene Keimruhe von eher kurzer Dauer trat bei vielen von uns untersuchten Arten auf. Die meisten getesteten Arten aus den Familien der *Gramineae* und *Compositae* keimten besser und vor allem schneller nach einer kurzen Lagerung, als jene, die frisch geerntet wurden. Dieses Verhalten dürfte verhindern, dass die Samen kurz nach der Dispersion in einer

ungünstigen Jahreszeit keimen (RATCLIFFE 1961, NEWMAN 1963, GRIME 1981). Allerdings scheint diese Tendenz nicht konstant aufzutreten, wie einige unserer Versuche zeigten (SCHÜTZ und URBANSKA 1984).

Eine *induzierte Keimruhe* konnte in unseren Versuchen nur bei Experimenten mit Samen von *Achillea atrata* nachgewiesen werden. Es wird vermutet, dass die induzierte Keimruhe vor allem durch ungünstige Lichtverhältnisse ausgelöst wird, sei es weil die Samen im Boden vergraben sind oder weil sie an Orten mit dichter Vegetation liegen (WESSON und WAREING 1969 a,b, SILVERTOWN 1980).

Die *aufgezwungene Keimruhe* dürfte verhindern, dass die Samen in einer ungünstigen Jahreszeit keimen. Sie lässt sich in hohen alpinen Lagen vor allem gegen Ende der Vegetationsperiode feststellen und wird vermutlich durch Wassermangel und tiefe Temperaturen verursacht. In semi-ariden Gebieten wird sie ebenfalls durch Wassermangel, aber verbunden mit hohen Temperaturen, ausgelöst und verhindert die Keimung während der Trockenzeit.

Zusammenwirken von verschiedenen Keimruhemechanismen. Wie stark verschiedene Keimruhetyphen miteinander verknüpft sein können, sollen einige ausgewählte Beispiele zeigen:

Samen von vielen alpinen Arten keimten unmittelbar nach der Schneeschmelze; während der restlichen Vegetationsperiode traten jedoch nur noch vereinzelt Keimlinge auf.

Samen von *Silene willdenowii* zeigten unter kontrollierten Bedingungen eine teilweise angeborene Keimruhe (vgl. SCHÜTZ 1983). Im Felde wurde die angeborene Keimruhe offenbar durch eine aufgezwungene überlagert, wahrscheinlich mangels Wasser. In der alpinen Stufe dürfte zu geringe Feuchtigkeit an vielen Standorten einer der Hauptgründe für eine aufgezwungene Keimruhe sein (BILLINGS und MOONEY 1968).

Samen von *Biscutella levigata* treten unter natürlichen Bedingungen nach der Aussaat in eine aufgezwungene Keimruhe. Nach einer Überwinterung

keimten sie sehr gut. Auch in Aussatversuchen von GASSER (1986) wurden die höchsten Keimungsraten ebenfalls immer im Frühsommer, unmittelbar nach der Schneeschmelze festgestellt. In unseren Untersuchungen stiegen die Keimungsraten von *Silene willdenowii* und *Biscutella levigata* jährlich jeweils kurz nach der Schneeschmelze an. Die Samen blieben also über mehrere Jahre im Boden keimfähig. Unter natürlichen Bedingungen dürften deshalb von beiden Arten mehrere Samengenerationen im Boden vorhanden sein (vgl. GASSER 1986). Unter kontrollierten Bedingungen wurde bei *Silene willdenowii* jedoch eine massiv schlechtere Keimungsrate bei zunehmendem Samenalter beobachtet. Es scheint, dass die Art der Lagerung (konstante Temperatur von 4° C, gegenüber Temperaturschwankungen in alpinen Böden) einen Einfluss auf die Keimfähigkeit hat. Vergleiche der Feldbeobachtungen mit Labordaten haben bewiesen, dass das Auftreten einer aufgezwungenen Keimruhe durch Feldversuche festgestellt werden muss.

Bei alpinen Taxa aus der Familie der *Compositae* scheint ein kompliziertes System von Keimruhemechanismen zu bestehen. Nach der Ausstreuung keimten die Samen von vielen Arten schlecht, während sich nach einer kurzen Lagerung die Keimung verbesserte (vgl. auch GRIME et al. 1981). Bei mehrjähriger Lagerung konnte jedoch in unseren Versuchen eine Senkung der Keimungsraten nachgewiesen werden. Unsere Feldbeobachtungen zeigten, dass die Samen unter natürlichen Bedingungen vor allem in der 1. Vegetationsperiode nach der Aussaat keimten. Eine induzierte Keimruhe könnte dafür teilweise verantwortlich sein. Wassermangel und die herrschenden Lichtverhältnisse (WIDELL und VOGELMANN 1985) dürften im Felde oft eine aufgezwungene Keimruhe auslösen. Nach Frühsommeraussaaten keimten Samen von mehreren *Compositae* jedenfalls kaum. Diese Keimruhemechanismen werden oft noch von einer anderen, angeborenen Keimruhe überlagert, bzw. ergänzt: Durch eine teilweise undurchlässige Samenschale (WEILENMANN 1980, SCHÜTZ 1983). Weitere Daten über das Keimverhalten von *Compositae* wären wünschenswert.

Typische Verhaltensmuster für alpine Pflanzen traten auch bei Arten aus der

Familie der *Gramineae* auf: Erhöhung der Keimung bei 6 - 15 Monate alten Samen, positive Reaktion auf die Entfernung der Spelzen und Skarifikation der Samenschale (WEILENMANN 1980, FOSSATI 1980, SCHÜTZ 1983), gute Keimung auch nach mehrjähriger Lagerung (URBANSKA 1986) und Erhöhung der Keimungsrate nach einer Gibberellinbehandlung (FOSSATI 1980, WEILENMANN 1980). Eine aufgezwungene Keimruhe mangels Wasser dürfte weniger verbreitet sein, da Samen von mehreren Arten spontan nach einer Frühsommersaat keimten.

Allgemein werden Samen von alpinen Pflanzen als langlebig betrachtet (MARK 1965, BILLINGS und MOONEY 1968). Nur vier, der von uns untersuchten Arten zeigten eine markante Abnahme der Keimung während einer 39-monatigen Lagerung, wobei nicht sicher ist, ob die Samen abgestorben oder in Keimruhe sind. Bei den Samen der anderen Arten blieb die Keimungsrate entweder konstant hoch, stieg während der Lagerung an oder nahm wenigstens nur leicht ab nach 39 Monaten. Ähnliche Tendenzen konnten auch von FOSSATI (1980) und WEILENMANN (1980) beobachtet werden. Es scheint also, dass Samen von Pflanzen, die oberhalb der Waldgrenze in verschiedenen geographischen Regionen vorkommen, eine ähnliche Lebensdauer haben.

Die Langlebigkeit der Samen ist wichtig für die Bildung einer Samenbank im Boden (GRUBB 1977, HARPER 1977, COOK 1980). Diese ist von grosser Bedeutung für die Populationsdynamik und die genetische Variabilität in einer Population (AMEN 1966, GRIME et al. 1981, AMRITPHALE et al. 1984). Hochalpine Schuttpflanzen sind offenbar fähig zur Bildung einer Samenbank. Es wäre von grossem Interesse, die Samenbank in Schutthalden zu untersuchen, da darüber keine Angaben bekannt sind.

Mögliche Ursachen für die verschiedenen Keimungsstrategien.

Die unterschiedlichen Keimungsstrategien von alpinen Pflanzen werden zweifellos von verschiedenen Faktoren verursacht. Teilweise lassen sich Unterschiede im Keimverhalten auf die Vielfalt von allgemeinen Standortbedingungen zurückführen. So berichtet FOSSATI (1980), dass

Samen vieler Arten, die an Standorten mit kurzer Vegetationsperiode vorkommen, schnell und gut keimten. Nicht nur allgemeine ökologische Faktoren sondern auch beispielsweise die Mikrotopographie des Geländes, Feinerdegehalt und Wasserangebot beeinflussen das Keimverhalten (HARPER 1977, COOK 1979, FOSSATI 1980, ISLER 1981, BAZZAZ und SULTAN 1987). Auch biotische Faktoren wirken sich auf das Keimverhalten aus; in dichter Vegetation scheinen die Keimungsraten bei vielen Arten niedriger zu sein, als auf offenen Flächen. Viele Autoren vertreten die Auffassung, dass die Fortpflanzung durch Samen auf offenen Flächen erfolgsversprechend ist (FOSSATI 1980, CALLAGHAN und EMANUELSON 1985, GASSER 1986, MURRAY 1987). Der Zustand der Mutterpflanze und klimatische Faktoren, die während der Periode der Samenbildung auftreten, können auch das Keimverhalten beeinflussen (DICKENMANN 1982, URBANSKA und SCHÜTZ 1986). Unsere vergleichenden Versuche mit Samen von Arten, die einerseits im Garten, andererseits in der Natur geerntet wurden, bestätigen diese Aussage. Auch jährliche Unterschiede, die im Keimverhalten von Samen beobachtet wurden, die über mehrere Jahre hinweg immer den gleichen, natürlichen Populationen entnommen wurden, unterstützen diese Vermutung.

Die Herkunft des Saatgutes und die Lage der Untersuchungsflächen dürfte von grossem Einfluss auf das Keimverhalten sein. Bei Aussaaten von *Silene willdenowii* auf Serpentin (Herkunft der Samen aus Populationen von Serpentin) keimten beispielsweise nur wenige Samen (ZUUR-ISLER 1981). Samen aus Populationen von Serpentin scheinen schlechter zu keimen, als solche von Karbonat. Diese Unterschiede im Keimverhalten könnten auf die Bildung von edaphischen Rasen hinweisen. Ähnliche Beobachtungen wurden auch bei anderen alpinen Arten gemacht (WEILENMAN 1980, FOSSATI 1980, DICKENMANN 1982, SCHÜTZ und URBANSKA 1985, GASSER 1986).

Die Artenzusammensetzung des untersuchten Materials dürfte teilweise die Vielfalt im Keimverhalten verursachen. In der vorliegenden Arbeit wurden Arten aus 15 verschiedenen Familien untersucht. Nahverwandte Arten haben

während der Evolution oft ähnliche Anpassungsmechanismen entwickelt. So wiesen z.B. mehrere der in dieser Arbeit untersuchten Arten aus der Familie der *Compositae* und alle Taxa aus der Familie der *Leguminosae* eine einheitliche Samenanatomie und ein vergleichbares Keimverhalten auf. Unsere Ergebnisse bestätigten frühere Beobachtungen (URBANSKA et al. 1979, FOSSATI 1980, WEILENMANN 1980, ISLER 1981, SCHÜTZ 1983, URBANSKA und SCHÜTZ 1986).

Das Keimverhalten innerhalb einer systematischen Pflanzengruppe kann auch stark variieren. Dies wurde sowohl innerhalb einer Familie beobachtet (Familie der *Caryophyllaceae*; URBANSKA und SCHÜTZ 1986), wie auch innerhalb einer Gattung (Gattung *Carex*; AMEN und BONDE 1964, BOGENRIEDER 1974, FOSSATI 1976, ISLER 1981). Eine spezielle Bedeutung hat die intraspezifische Differenzierung in bezug auf das Keimverhalten (SCHÜTZ und URBANSKA 1984), weil mikroevolutionäre Vorgänge vermutet werden können.

Die Fluktuationen im Keimverhalten dürften durch die flexible Zuteilung von Ressourcen zugunsten der Fortpflanzung verursacht werden (McARTHUR und WILSON 1967, LEE und BAZZAZ 1982). Diese Flexibilität könnte auch durch nicht konkurrenzbedingte Faktoren ausgelöst werden. Die Diversität und die Variabilität im Keimverhalten von alpinen Taxa, schmälern den Wert von isoliert untersuchten Proben. Die Länge der Vegetationsperiode bzw. der Zeitpunkt der Ernte, können für Unterschiede im Keimverhalten verantwortlich sein. So können z.B. zwei Samenproben, die nur wenige Tage oder Wochen nacheinander geerntet wurden, grosse Unterschiede im Keimverhalten aufweisen.

Aussaatenentwicklung im Felde. Beobachtungen im Felde sind mit Fehlern behaftet. Oft können Keimlinge, die nach erfolgter Keimung sofort wieder absterben, nicht erfasst werden (SARUKHAN und HARPER 1973). Keimungsraten und Sterberaten sind deshalb wahrscheinlich grösser, als die beobachteten Daten vermuten lassen. Auch in unserer Arbeit dürfte vor

allem der Keimlings- und Jungpflanzen-Umsatz ("turnover") davon betroffen sein.

Silene willdenowii, *Biscutella levigata* und *Anthyllis alpestris* waren sehr erfolgreich bei Aussaten von unbehandeltem Samenmaterial. Die höchsten Keimungsraten wurden bei diesen drei Arten durch die tiefsten Sterberaten und die schnellste Entwicklung der Keimlinge und Jungpflanzen ergänzt. Im Vergleich zur Entwicklung von Individuen im Gewächshaus wurde die Wurzelbildung unter natürlichen Bedingungen stark gefördert. Wie gut sich die Individuen von *Silene willdenowii*, *Biscutella levigata* und *Anthyllis alpestris* etablieren konnten, zeigte sich daran, dass sie während der 3. bzw. 4. Vegetationsperiode nach der Aussaat bereits blühten. Bei *Biscutella levigata* konnten die experimentellen Populationen bereits durch das Auftreten von neuen Keimlingen, die aus Selbstaussaat stammten, verstärkt werden. Die Keimlinge waren in dichten Verbänden in der Nähe der Mutterpflanze gruppiert; ähnliche Beobachtungen hat GASSER (1986) geschildert. DICKENMANN (1980) fand bei *Ranunculus montanus* s.str. ebenfalls eine eingeschränkte Samenausbreitung. Auch bei *Epilobium alpinum* konnten wir dichte Keimlingsgruppen um die Mutterpflanze beobachten. Es scheint, dass bei einigen alpinen Arten die genetische Mobilität durch den kleinen Dispersionsradius eingeschränkt wird (vgl. aber HAMRICK 1987).

Die skarifizierten Samen von *Leguminosae*, keimten bei allen untersuchten Arten und auf beiden Substraten spontan nach der Aussaat im Frühsommer, schienen jedoch nur kurze Zeit im Boden haltbar zu sein. Nach einer Überwinterung keimten keine Samen mehr. Typisch war, dass praktisch alle Pflanzen, die eliminiert wurden, im ersten Winter eingingen. Winterverluste dürften vor allem auf Frost und Bodenbewegungen zurückzuführen sein (HEDBERG 1964, MARK 1965). Die Sommersterblichkeit ist nach BONDE (1968) auf die Austrocknung des Bodens zurückzuführen. Sie war bei den getesteten *Leguminosae* sehr niedrig und zeigte, dass kein Wassermangel bestand.

Die Jungpflanzenentwicklung der *Leguminosae* erfolgte auf den Karbonat-

flächen langsamer als auf Silikat. Die unterschiedlichen Sterberaten bewiesen, dass für einige Arten schlechte Etablierungsbedingungen herrschten. Auch die Überlebenden von Arten mit hoher Keimlingssterblichkeit schienen keine optimalen Entwicklungsmöglichkeiten zu haben. Möglicherweise sind diese Arten schlecht an offene Flächen angepasst (vgl. GIGON 1971, FOSSATI 1980).

Durch die Ergebnisse der Feldaussaaten konnten verschiedene Verhaltensmuster der experimentellen Populationen unterschieden werden. Folgende Prognosen können für die einzelnen Typen gemacht werden (vgl. S.121):

1. Der Typ BS wird durch *Biscutella levigata*, *Silene willdenowii* und *Anthyllis alpestris* bei Verwendung von unbehandelten Samen repräsentiert. Für diesen Typ kann ein weiteres Populationswachstum erwartet werden. Da sowohl *Biscutella levigata* als auch *Silene willdenowii* auf einer Fläche bereits in der 3. Vegetationsperiode nach der Aussaat in die generative Phase traten, darf in Zukunft mit weiteren aus Selbstaussaat stammenden Keimlingen gerechnet werden. Diejenigen Individuen, die bereits in der 3. oder 4. Vegetationsperiode stehen, sind gut etabliert und dürften kaum mehr dezimiert werden. Die Beobachtungen über weitere reproduzierende Individuen, die bei Abschluss unserer Feldbeobachtungen gefunden wurden, bestätigen diese Aussagen.

2. Der Typ Ls umfasst Arten aus der Familie der *Leguminosae*, deren Samen im Frühsommer skarifiziert ausgesät wurden. Da vor allem einjährige Jungpflanzen von der Selektion betroffen wurden, dürften die Bestände stabil bleiben. Ein Populationswachstum wäre erst möglich, wenn die generative Phase erreicht wird, was bei *Anthyllis alpestris* in der 4. Vegetationsperiode geschah. Die sich bereits gut entwickelnden neuen Samen lassen vermuten, dass die Samenbank im Boden durch Selbstaussaat verstärkt wird.

3. Der Typ AG wird durch *Achillea atrata* und *Gypsophila repens* vertreten. Die Entwicklung der experimentellen Populationen dürfte gleich

verlaufen, wie beim Typ Ls. Da aufgrund der Beobachtungen kaum mehr keimfähige Samen im Boden zu erwarten sind, scheint eine kurzfristige Zunahme der Individuenzahl unwahrscheinlich.

4. Der Typ DA wird durch *Dryas octopetala* und *Arabis alpina* repräsentiert. Falls weiterhin jährlich neue Samen keimen und die Populationen leicht anwachsen, könnte dieser Typ in Zukunft in den Aussaatflächen an Bedeutung gewinnen.

5. Der Typ LTT umfasst *Leontodon hyoseroides*, *Taraxacum alpinum* und *Trisetum distichophyllum*. Da Aufgrund der Beobachtungen kaum mehr keimfähige Samen im Boden erwartet werden können, scheint eine kurzfristige Zunahme der Individuenzahl unwahrscheinlich.

Das Verhaltensmuster im Felde scheint kaum von der taxonomischen Stellung der Arten abhängig zu sein. Ähnliche Beobachtungen hat auch TSCHURR (1987) über das individuelle Regenerationsverhalten von alpinen Pflanzen gemacht. Es ist anzunehmen, dass Lebensstrategien der Pflanzen weitgehend durch ökosystem-spezifische Faktoren beeinflusst werden.

Bedeutung der Ergebnisse für die biologische Erosionsbekämpfung in der alpinen Stufe. Daten über die Fortpflanzungsstrategien von alpinen Pflanzen sind wichtig im Hinblick auf die Erosionsbekämpfung in hohen Lagen. Die Zusammensetzung des Saatgutes entscheidet über Erfolg oder Misserfolg bei der Regenerierung von zerstörten Gebieten. Nach kommerziellen Gesichtspunkten zusammengesetzte Samenmischungen haben trotz hohem Pflegebedarf selten die erwünschte Wirkung (CERNUSCA 1984, URBANSKA 1985). Nur an die alpinen Lebensbedingungen angepasste, land- und standortgerechte Arten können erfolgreich sein (URBANSKA 1985, URBANSKA und SCHÜTZ 1986, CARLSON 1986). Die Suche nach geeigneten Arten zur Entwicklung eines Saatgutes sollte sich nicht ausschliesslich auf Pioniere beschränken, da auf vom Menschen geschaffenen Schuttflächen oft nicht nur typische Schuttpflanzen anzutreffen sind (MEISTERHANS 1988).

Eine geeignete Saatmischung muss Samen von einheimischen Arten mit

verschiedenen Eigenschaften enthalten. Folgende Samentypen werden empfohlen:

1. Es sollten teilweise Samen vorhanden sein, die sofort ***nach der Aussaat keimen***; bei einer Fröhsommerrassaat z.B. Samen vom Typ Ls. Bei Spätsommerrassaat keimten Samen der Typen BS und LTT nach einer Überwinterung spontan und gut. Es zeigte sich, dass von später keimenden Samen viele in der Nähe dieser Pioniere keimten, bzw. sich etablieren konnten. Beobachtungen von RYSER (mdl. Mitt.) bestätigen, dass auf Ansaatflächen vorhandene Pflanzen nicht unbedingt einen negativen Einfluss auf die Etablierung von weiteren Keimlingen haben. Ein anderer Grund für das gehäufte Auftreten von Keimlingen könnte darin liegen, dass "safe-sites" unregelmässig über die Versuchsflächen verteilt waren.
2. Sehr gut geeignet wären im weiteren Arten, deren Samen ***über mehrere Jahre verteilt keimen***. So können eventuell auftretende Lücken im Bestand wieder geschlossen werden. Sehr gut geeignet wäre unser Typ BS. Gute Keimung über mehrere Jahre hinweg, geringe Sterblichkeit, schnelle Jungpflanzenentwicklung und Samenproduktion schon nach 3 Jahren zeichneten diesen Verhaltenstyp aus. Mit Einschränkungen könnte auch der Typ DA empfohlen werden, allerdings können nach lediglich vier jähriger Beobachtungszeit keine abschliessenden Prognosen gemacht werden und weitere Untersuchungen sind hier notwendig.
3. Empfehlenswert sind allgemein Arten, die zu ***starkem klonalem Wachstum*** neigen und sich deshalb vegetativ fortpflanzen können. Dadurch werden die grossen Risiken bei der Fortpflanzung durch Samen gemildert. Überhaupt könnte eine Kombination von Aussaat und Einpflanzen von einzelnen klonalen Modulen erfolgreich sein (URBANSKA 1985, URBANSKA et al. 1987, TSCHURR 1987, SPATZ 1987). Diese Ansicht scheint sich in jüngsten Feldversuchen unserer Gruppe zu bestätigen (URBANSKA mdl.).

Die von uns im Felde verwendeten CURLEX-Decken zum Schutz der Aussaat, beeinflussten das Verhaltensmuster der untersuchten Arten. Es keimten zwar weniger Samen im Vergleich zu offenen Flächen, aber die

Sterberaten waren massiv tiefer, als auf offenen Flächen. Durch die CURLEX-Decken wurde ein neues "safe-site"-Mosaik geschaffen. Die schlechteren Lichtverhältnisse unter der CURLEX-Decke dürften ein wichtiger Grund für die tieferen Keimungsraten gewesen sein, da vor allem kleine Samen bei Dunkelheit oft eine ausgeprägte Keimruhe zeigen (KOLLER 1972, LEWIS 1973). Untersuchungen von FOSSATI (1976), GRIME et al.(1981) und GASSER (1986) zeigten, dass bei vielen alpinen Taxa Dunkelheit die Keimung negativ beeinflusst. Die unter den CURLEX-Decken vermutlich ausgeglicheneren Temperaturverhältnisse könnten ebenfalls einen Einfluss auf das Keimverhalten gehabt haben; in Ökosystemen mit kurzer Vegetationsperiode wird die Keimruhe oft erst durch relativ hohe Temperaturen gebrochen (MOONEY und BILLINGS 1961, AMEN und BONDE 1964, SAYERS und WARD 1966). Temperaturschwankungen, die auf offenen Flächen besonders gross sind, können die Keimung auslösen (THOMPSON und GRIME 1979).

Die Artendiversität war auf den CURLEX-Flächen grösser, als auf den offenen Flächen. Die dichte Faserstruktur fing Samen von nicht ausgesäten Arten ein und bot "safe-sites" zur Keimung und zur Etablierung. Es bestätigte sich, dass eine "safe-site" für die Keimung nicht mit einer für die Etablierung identisch sein muss (vgl. HARPER et al. 1965, HARPER und BENTON 1966, SHELDON 1974). "Safe-sites" müssen nicht nur die für die Keimung und Etablierung nötigen Elemente enthalten (HARPER 1977, COOK 1979), sondern auch ökosystem-spezifische Gefahren ausschliessen (URBANSKA und SCHÜTZ 1986). Mehrere Faktoren könnten für die günstigen Etablierungsbedingungen verantwortlich gewesen sein: Weniger Frost und Eispnadelbildung, Windstille, Stabilisierung der obersten Bodenschicht, geringere Auswaschung der Feinerde, ausgeglichene Temperaturverhältnisse, höhere Boden- und Luftfeuchtigkeit, Schutz vor Frass. Die Entwicklung der Jungpflanzen wurde dagegen leicht gehemmt, und die Pflanzen traten ein Jahr später in die generative Phase, als auf den offenen Flächen. Insgesamt erwies sich die CURLEX-Decke als sehr geeignet zur Regeneration von zerstörten Flächen in hohen alpinen Lagen, auch im

Vergleich zu anderen ingenieur-biologischen Verfahren zur Befestigung der Aussaaten. Weitere Untersuchungen an noch extremeren Standorten, als den in unserer Arbeit ausgewählten, wären notwendig für eine vollständige Erfassung der Eignung von CURLEX-Decken.

Überraschend war, dass die Aussaaten auf Karbonat viel erfolgreicher waren, als jene auf Silikat. Mögliche Gründe könnten sein: Höhere Lage und nördliche Exposition auf Silikat und Zusammensetzung des Saatgutes.

In der vorliegenden Arbeit wurden sowohl Fröhsommeraussaaten, wie auch Spätsommeraussaaten durchgeführt. Fröhsommeraussaaten haben den Vorteil, dass Wetterumschläge die Aussaaten nicht um ein Jahr verzögern können. Nachteile sind, dass nur wenige Arten nach der Aussaat spontan keimen können und dass die Samen bei der Aussaat schon mindestens ein Jahr alt sind. Nur Samenmaterial, dessen Keimfähigkeit auch durch längere Lagerung nicht beeinträchtigt wird, darf deshalb verwendet werden.

Spätsommeraussaaten können durch einen frühen Wintereinbruch verhindert werden. Vorteilhaft ist, dass Samen von vielen Arten nach einer Überwinterung gut keimen und das Saatgut weniger lang gelagert werden muss.

Unsere Ergebnisse zeigen, dass eine Regeneration von zerstörten Flächen in der alpinen Stufe unter günstigen Bedingungen möglich scheint bei Verwendung von einheimischem, standortsgerechtem Samenmaterial. Der ursprüngliche Zustand dürfte allerdings kaum wieder hergestellt werden können, da durch den menschlichen Einfluss eine ganz neue ökologische Situation geschaffen wurde (vgl. URBANSKA 1986, URBANSKA et al. 1987). Definitive Aussagen können jedoch erst nach weiteren Beobachtungen gemacht werden, da durch den Abbau der CURLEX-Decken auf diesen Flächen neue Standortsbedingungen entstanden sind, die sich auf die experimentellen Populationen auswirken könnten. Weitere hochalpine Arten sollten zudem auf ihr Verhalten geprüft werden, damit für die Entwicklung eines geeigneten Saatgutes ein breiteres Artenspektrum zur Auswahl steht. Versuche an extremeren Standorten sollten in zukünftigen Untersuchungen geplant werden.

ZUSAMMENFASSUNG

Das Keimverhalten und die Jungpflanzenentwicklung wurde bei zahlreichen alpinen Pflanzenarten untersucht. Die Arbeit umfasst Keimungsversuche unter kontrollierten Bedingungen, Beobachtungen im Gewächshaus und auf Experimentierflächen im Garten, sowie Aussaaten auf halbstabilisierten Schutthalden und auf planierten Skipisten in der alpinen Stufe. Die Feldaussaaten wurden zum Teil mit biologisch abbaubaren CURLEX-Decken geschützt.

Das Verhalten der untersuchten Arten zeichnete sich durch grosse *Diversität* und *Variabilität* aus. Einige Arten wiesen keine oder praktisch keine Keimruhe auf, während die Samen anderer Arten schlecht oder gar nicht keimten. Drei Keimruhetypen wurden erkannt:

Die *angeborene* Keimruhe aufgrund einer wasser- und gasundurchlässigen Samenschale war weit verbreitet und meistens lange wirksam. Diese Keimruhe konnte bei vielen Arten durch die Skarifikation der Samenschale gebrochen werden. Bei mehreren Arten war der kleine und undifferenzierte, bzw. inaktive Embryo für die angeborene Keimruhe verantwortlich. Die Behandlung solcher Samen mit Gibberellin konnte zwar die Keimruhe häufig brechen, beeinflusste die Jungpflanzenentwicklung jedoch negativ. Eine angeborene Keimruhe von kurzer Dauer wurde oft bei frischem Samenmaterial beobachtet.

Die *induzierte* Keimruhe trat bei Samen auf, die unter offenbar ungünstigen Bedingungen gelagert wurden. Sie konnte bei vergleichenden Versuchen mit Samen verschiedenen Alters festgestellt werden.

Die *aufgezwungene* Keimruhe wurde in Feldversuchen beobachtet. Dieser Keimruhetyp dürfte durch tiefe Temperaturen, die gegen Ende der Vegetationsperiode auftreten, verursacht worden sein.

Feldversuche zeigten deutlich, dass Standortverhältnisse, die für die Keimung günstig sind (sog. gesicherte Stellen bzw. "safe-sites"), nicht unbedingt identisch mit jenen sein müssen, die die Etablierung der Keimlinge und Jungpflanzen fördern.

Die *Diversität* im Verhalten der untersuchten Arten wurde sowohl durch allgemeine ökologische Faktoren wie auch durch Mikrostandortsverhältnisse beeinflusst. Genetische Komponenten (Evolution von verschiedenen Arten, Rassendifferenzierung) spielen hier ebenfalls eine bedeutende Rolle.

Die *Variabilität* im Verhalten könnte auf mehrere Faktoren zurückgeführt werden (klimatische Bedingungen während der Samenbildung, Fitness der Mutterpflanze, Zuteilung von Ressourcen zugunsten der Fortpflanzung durch Samen).

Die Untersuchungen bringen Anhaltspunkte zur biologischen Erosionsbekämpfung in der alpinen Stufe, wobei die im Felde beobachteten Verhaltensmuster bei der Entwicklung des Saatgutes aus einheimischen, standortgerechten Arten, berücksichtigt werden sollten. Die

Anwendung von biotechnischen Methoden zur Aussaatvorbereitung, der Aussaatzeitpunkt, sowie Vor- und Nachteile der CURLEX-Decken, werden diskutiert.

SUMMARY

Germinating behaviour and early development phases were investigated in numerous alpine taxa. The study comprises trials carried out under controlled conditions, observations in greenhouse and experimental garden, and also seeding experiments in semi-stabilized scree slopes and in machine-graded ski runs within the alpine vegetation belt. The field plots were partially protected with biologically degradable CURLEX blankets.

The behaviour of the plants studied was characterized by a pronounced *diversity* and *variability*. Some taxa manifested virtually no dormancy whereas seeds of the other ones germinated badly or not at all. Three types of seed dormancy were recognized:

Innate dormancy, mostly long-lasting, was frequently influenced by an impermeable seed coat. Scarification of such seeds often stimulated germination. In many cases, the innate dormancy was caused by an underdeveloped or physiologically inactive embryo; treatment with the gibberellic acid led then frequently to germination, but affected negatively the development of seedlings and young plants. A short-lasting innate dormancy was often observed in freshly harvested seeds.

Induced dormancy, occurring in seeds stocked under apparently unfavourable conditions, was revealed in comparative studies dealing with seed samples of various age.

Enforced dormancy was observed in the field trials. This type of dormancy seems to be mostly related to the temperature decrease occurring towards the end of the growing season.

The field trials demonstrated that safe-site conditions favourable to germination are not necessarily identical with those necessary to the seedling establishment and a successful development of young plants.

The *diversity* of behaviour of the plants studied is clearly related, on the one hand, to general ecological factors and, on the other hand, to microniche conditions. The genetical component (evolution of diverse species, racial differentiation) plays an important role, too. The *variability* in behaviour could have been influenced by several different factors, e.g. climatic conditions during seed development, fitness of the mother plant and/or a flexible allocation of resources indispensable to the successful reproduction by seed.

The study contributes to a better assessment of the biological erosion control within the alpine vegetation belt. The behaviour types described could be used as criteria for an optimal choice of the material foreseen for the seeding at high altitude. Such material

should consist of native plants which are well adapted to the extreme alpine environment. Are discussed, too, various biotechnical treatments helpful for the preparation of the seed material, a possibly best time for the seeding in the Alps, as well as advantages and disadvantages of the CURLEX blanket.

RÉSUMÉ

Le comportement germinatif et le développement des jeunes plantules ont été étudiés chez de nombreux taxons alpins. L'étude comprend les essais effectués en laboratoire, les observations faites dans une serre et dans un jardin expérimental, ainsi que les semis faits dans la zone alpine de végétation sur les pierriers semi-stabilisés et sur les pistes de ski aplanies à l'aide de machines. Les semis ont été en partie protégés par la couverture CURLEX biologiquement dégradable.

Le comportement des plantes étudiées a été caractérisé par une grande *diversité* et également par une *variabilité* très prononcée. Pratiquement aucune dormance n'était observée chez certains taxons alors que chez d'autres les graines germaient mal ou pas du tout. On a reconnu trois types de dormance:

La dormance innée due à une testa imperméable à l'eau et au gaz était très fréquente et, dans la plupart des cas, de longue durée. Cette dormance pouvait être interrompue chez beaucoup d'espèces par la scarification de la testa. Dans certains cas, la dormance innée était causée par un embryon sous-développé ou par un embryon physiologiquement inactif. Un traitement à l'acide gibbérellique a pu en effet lever la dormance assez souvent, mais le développement des plantules issues de la germination était perturbé. Les graines fraîchement récoltées ont fréquemment manifesté une dormance innée d'une courte durée.

La dormance induite a été observée chez les graines gardées sous des conditions de stockage apparemment défavorables. On l'a constatée en cours d'essais comparatifs faits avec des graines d'âges différents.

La dormance forcée fut observée dans les essais effectués sur le terrain. Ce type de dormance est apparu en général vers la fin de la saison de végétation, et il reste probablement en rapport avec la baisse de température.

Les travaux sur le terrain ont démontré que les conditions écologiques favorables pour la germination (abris ou "safe-sites") ne sont pas nécessairement identiques à celles qui assurent l'établissement des plantules.

La diversité du comportement des plantes étudiées est nettement liée d'une part aux facteurs écologiques généraux et d'autre part aux conditions de microniche. Les composantes génétiques (évolution des diverses espèces, formation des races) y jouent également un rôle important.

La *variabilité* du comportement pourrait être influencée par plusieurs facteurs différents, à savoir des conditions climatiques sous lesquelles les graines ont mûri, la fitness de la plante-mère ou encore la distribution flexible des ressources indispensables à la reproduction réussie par graines.

Des résultats présentés sont tirées des conclusions pertinentes quant au combat biologique contre l'érosion dans la zone de végétation alpine. Les types de comportement décrits pourraient servir de critères pour un choix optimal du matériel prévu pour les semis en altitude. Un tel matériel doit être composé de plantes indigènes, bien adaptées au milieu alpin extrême.

Sont discutés également divers traitements biotechniques précédant les semis, le moment le plus favorable aux semis dans la zone alpine, ainsi que les avantages et les désavantages de la couverture CURLEX.

LITERATURVERZEICHNIS

- ABRAHAMSON W.G., 1975: Reproductive strategies in dewberries. *Ecol.* **56**, 721-726.
- AMEN R.D., 1966: The extent and role of seed dormancy in alpine plants. *Quart. Rev. Biol.* **41**, 271-281.
- AMEN R.D., 1967: The effect of gibberellic acid and scarification on the seed dormancy in *Luzula spicata* L. *Physiol. Plant.* **20**, 6-13.
- AMEN R.D. und BONDE E.K., 1964: Dormancy and germination in alpine *Carex* from the Colorado Front Range. *Ecol.* **45**, 881-884.
- AMRITPHALE D., GUPTA J.C. und IYENGAR S., 1984: Germination polymorphism in sympatric populations of *Calotropis procera*. *Oikos* **42**, 220-224.
- ANGEVINE M.W. und CHABOT B.F., 1979: Seed germination syndromes in higher plants. In: SOLBRIG O.T., JAIN S., JOHNSON G.B. und RAVEN P.H. (Eds.), *Topics in plant population biology*. Columbia Univ. Press, New York. 188-206.
- ARMSTRONG E.A., 1982: A quantitative theory of reproductive effort in rhizomatous perennial plants. *Ecol.* **63**, 679-686.
- BASKIN J.M. und BASKIN C.C., 1971: Germination ecology of *Phacelia dubia* var. *dubia* in Tennessee glades. *Amer. J. Bot.* **58**, 98-104.
- BAZZAZ F.A. und REEKIE E.G., 1985: The meaning and measurement of reproductive effort in plants. In: WHITE J. (Ed.), *Studies on plant demography*. Acad. Press, London. 373-387.
- BAZZAZ F.A. und SULTAN S.E., 1987: Ecological variation and maintenance of plant diversity. In: URBANSKA K.M. (Ed.), *Differentiation in higher plants*. Acad. Press, London. 69-94.
- BILLINGS W.D. und 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. Rev. Ecol. Syst.* **2**, 405-438.
- BOGENRIEDER A., 1974: Vergleichende physiologisch-ökologische Untersuchungen an Populationen subalpiner Pflanzen aus Schwarzwald und Alpen. *Oecol. Plant.* **9**, 131-156.
- BONDE E.K., 1965a: Studies on the germination of seeds of Colorado alpine plants. *Univ. Colorado Stud. Ser. Biol.* **14**, 1-16.
- BONDE E.K., 1965b: Further studies on the germination of seeds of Colorado alpine plants. *Univ. Colorado Stud. Ser. Biol.* **18**, 1-30.
- BONDE E.K., 1968: Survival of seedlings of an alpine clover (*Trifolium nanum* Torr.). *Ecol.* **49**, 119-195.

- BRAUN-BLANQUET J., 1948-1949: Übersicht der Pflanzengesellschaften Rätens. *Vegetatio* **1**, 29-41, 129-146, 285-316; **2**, 20-37, 214-237, 341-360.
- BREEDLOVE D.E. und EHRLICH P.R., 1968: Plant-herbivore coevolution: Lupines and lycaenids. *Science* **162**, 671-672.
- BREEDLOVE D.E. und EHRLICH P.R., 1972: Coevolution: patterns of legume predation by a lycaenid butterfly. *Oecologia* **10**, 99-104.
- CADISCH J., 1953: Geologie der Schweizer Alpen. Wepf & Co., Basel. 480 S.
- CADISCH J. und LEUPOLD W., 1929: Geologische Karte von Mittelbünden 1:25000, mit Beiträgen von F. FREI und A. STRECKEISEN. Beitr. Geol. Karte der Schweiz, N.F. **49**.
- CALLAGHAN T.V. und EMANUELSON U., 1985: Population structure and processes of tundra plants and vegetation. In: WHITE J. (Ed.), The population structure of vegetation. Junk, Dordrecht. 339-439.
- CARLSON J.R., 1986: New developments in plant material for high elevations. Proc. 7th HAR Workshop, Fort Collins, 122-130.
- CERNUSCA A., 1984: Beurteilung der Schipistenplanierungen im Tirol aus ökologischer Sicht. *Verh. Ges. Ökol.* **12**, 137-148.
- COOK R.E., 1979: Patterns of juvenile mortality and recruitment in plants. In: SOLBRIG O.T., JAIN S., JOHNSON G.B. und RAVEN P.H. (Eds.), Topics in plant population biology. Columbia Univ. Press, New York. 207-231.
- COOK R.E., 1980: The biology of seeds in soil. In SOLBRIG O.T. (Ed.), Demography and evolution in plant populations. Bot. Monogr. **15**, 107-129.
- DICKENMANN R., 1982: Genetisch-ökologische Untersuchungen an *Ranunculus montanus* Willd. s.l. aus der alpinen Stufe von Davosa (Graubünden). Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich **78**, 89 S.
- DOUGLAS D.A., 1981: The balance between vegetative and sexual reproduction of *Mimulus primuloides* at different altitudes in California. *J. Ecol.* **69**, 295-310.
- EVENARI M., 1956: Seed germination. *Radiat. Biol.* **3**, 518-549.
- FAVARGER C., 1953: Sur la germination des gentianes. *Phyton* **4**, 275-289.
- FOSSATI A., 1976: Die Keimung von Hochgebirgspflanzen. Diplomarbeit Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich. 167 S. (unveröff.)
- FOSSATI A., 1980: Keimverhalten und frühe Entwicklungsphase einiger alpiner Taxa. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich **73**, 180 S.
- FOSTER S.A. und JANSON C.H., 1985: The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecol.* **66**, 773-780.
- GAMS H., 1942: Pflanzengesellschaften der Alpen. *Jb. Ver. Alpenpflanzen und Tiere* **14**, 1-29.

- GASSER M., 1986: Genetic-ecological investigations in *Biscutella levigata* L. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich **85**, 87 S.
- GIGON A., 1971: Vergleich alpiner Rasen auf Silikat- und Karbonatboden. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich **48**, 160 S.
- GRIME J.P., MASON G., CURTIS A.V., RODMAN J., BAND S.R., MOWTORTH M.A.G., NEAL A.M. und SHAW S., 1981: A comparative study of germination characteristics in a local flora. J. Ecol. **69**, 1017-1045.
- GROSS K.L. und WERNER P.A., 1982: Colonizing abilities of biennial plant species in relation to ground cover: implications for their distributions in successional sere. Ecol. **63**, 921-931.
- GRUBB P.J., 1977: The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biol. Rev. **52**, 107-145.
- HAMRICK J.L., 1987: Gene flow and distribution of genetic variation in plant populations. In: URBANSKA K.M. (Ed.), Differentiation in higher plants. Acad. Press, London. 53-68.
- HARPER J.L., 1967: A Darwinian approach to plant ecology. J. Ecol. **55**, 247-270.
- HARPER J.L., 1977: Population biology of plants. Acad. Press, London. 892 S.
- HARPER J.L., CLATWORTHY J.N., McNAUGHTON S.J. und SAGAR G.R., 1961: The evolution and ecology of closely related species living in the same area. Evolution **15**, 209-227.
- HARPER J.L., WILLIAMS J.I. und SAGAR G.R., 1965: The behaviour of seeds in soil. I. The heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the establishment of plants from seeds. J. Ecol. **53**, 273-286.
- HARPER J.L. und BENTON R.A., 1966: The behaviour of seeds in soil. II. The germination of seeds on the surface of water supplying substrate. J. Ecol. **54**, 151-166.
- HARPER J.L. und ODGEN 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.
- HARPER J.L., LOVELL P.H. and MOORE K.G., 1970: The shapes and sizes of seeds. Ann. Rev. Ecol. Syst. **1**, 327-356.
- HARTNETT D.C. und BAZZAZ F.A., 1985: The integration of neighbourhood effects by clonal genets in *Solidago canadensis*. J. Ecol. **73**, 415-427.
- HAWTHORN W.R. und CAVERS P.B., 1976: Population dynamics of perennial herbs *Plantago major* L. und *P. rugellii* Decne. J. Ecol. **64**, 511-527.
- HEDBERG O., 1964: Features of afroalpine plant ecology. Acta Phytogeogr. **49**, 1-144.
- HEITHAUS E.R., STASHKO E. und ANDERSON P.K., 1982: Cumulative effects of plant-animal interactions on seed production by *Bauhinia ungulata*, a neotropical

- plant-animal interactions on seed production by *Bauhinia ungulata*, a neotropical legume. Ecol. **63**, 1294-1302.
- HESS E., 1909: Über die Wuchsformen der alpinen Geröllpflanzen. Diss. Univ. Zürich. 296 S.
- HESS D., 1974: Pflanzenphysiologie. Ulmer, Stuttgart. 373 S.
- HESS H., LANDOLT E. und HIRZEL R., 1967 - 1972: Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. Birkhäuser, Basel. 3 Bde. 2690 S.
- HOFER H., 1981: Der Einfluss des Massenschlages auf alpine Sauerbodenrasen am Beispiel der Gurgler Heide und Beobachtungen zur Phänologie des *Curvuletums*. Ber. nat. med. Ver. Innsbruck **68**, 31-56.
- HÜNERWALD D. und RÜSCH W., 1982: Skipistenplanierungen und Geländekorrekturen. Auswirkungen der Eingriffe auf den Boden und die Pflanzendecke. Ber. EAFV **237**, 12-13.
- KARSSON C.M., 1980/81: Environmental conditions and endogenous mechanisms involved in secondary dormancy of seeds. Israel J. Bot. **29**, 45-64.
- KING T.J., 1975: Inhibition of seed germination under leaf canopies in *Arenaria serpyllifolia*, *Veronica arvensis* and *Cerastium holosteoides*. New Phytol. **75**, 87-90.
- KLEHOW K.M. und RAYNAL D.J., 1983: Population biology of an annual plant in a temporally variable habitat. J. Ecol. **71**, 691-703.
- KOLLER D., 1972: Environmental control of seed germination. In KOZLOWSKI T.T. (Ed.), Seed biology, Vol.2. Acad. Press, New York. 2-93.
- LANDOLT E., 1967: Gebirgs- und Tieflandsippen von Blütenpflanzen im Bereich der Schweizer Alpen. Bot. Jb. **86**, 463-480.
- LANDOLT E., 1986: The family of *Lemnaceae* - a monographic study. 1. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich **71**, 566 S.
- LEE T.D. und BAZZAZ F.A., 1982: Regulation of fruit and seed production in an annual legume, *Cassia fasciculata*. Ecol. **63**, 1363-1373.
- LEWIS H., 1973: The origin of diploid neospecies in *Clarkia*. Amer. Nat. **107**, 161-170.
- LÜDI W., 1932: Keimungsversuche mit Samen von Alpenpflanzen. Mitt. Natf. Ges. Bern **46**, 50 S.
- MARK A.F., 1965: Flowering, seeding and seedling establishment of narrow-leaved snow tussock, *Chinochloa rigida*. N.Z.J. Bot. **3**, 180-193.
- McARTHUR R.H. und WILSON E.O., 1967: The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press, New York. 203 S.
- McCONNAUGHAY K.D.M. und BAZZAZ F.A., 1987: The relationship between gap size and performance of several colonizing annuals. Ecol. **68**, 411-416.
- MEAGHER T.R. und ANTONOVICS J., 1982: The population biology of *Chamaelirium*

- luteum*, a dioecious member of the lily family: Life history studies. *Ecol.* **63**, 1690-1700.
- MEISTERHANS E., 1977: Menschliche Einflüsse in der alpinen Stufe um Davos. Diplomarbeit Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel. 142 S. (unveröff.)
- MEISTERHANS E., 1988: Einfluss des Menschen auf die Vegetation der alpinen Stufe bei Davos, insbesondere Skipistenplanierungen. Diss. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich. (im Druck)
- MEISTERHANS-KRONENBERG H. und KRÜSI B.O., 1986: Auswirkungen des Skibetriebes auf subalpine Fettwiesen (Polygono-Trisetion) im Raum Davos (Schweiz). Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich **88**, 131-152.
- MILES J., 1973: Early mortality and survival of self-sown seedlings in Glenfeshie, Inverness-Shire. *J. Ecol.* **61**, 93-98.
- MOONEY H.A. und BILLINGS W.D., 1960: The annual carbohydrate cycle of alpine plants as related to growth. *Am. J. Bot.* **47**, 594-598.
- MOONEY H.A. und BILLINGS W.D., 1961: Comparative physiological ecology of arctic and alpine populations of *Oxyria digyna*. *Ecol. Monogr.* **31**, 1-29.
- MOSIMANN T., 1981: Geoökologische Standortindikatoren für die Erosionsanfälligkeit alpiner Hänge nach Geländeingriffen für Pistenanlagen. *Geomethodica* **6**, 143-174.
- MOSIMANN T., 1983: Landschaftsökologischer Einfluss von Anlagen für den Massenskisport. *Mat. Physiogeogr. Basel* **3**, 1-72.
- MOSIMANN T. und LUDER P., 1980: Landschaftsökologischer Einfluss von Anlagen für den Massenskisport. 1. Gesamtaufnahme des Pistenzustandes im Skigebiet Crap Sogn Gion/Laax GR. *Mat. Physiogeogr.* **1**, 57 S.
- MURRAY D.F., 1987: Breeding systems in the vascular flora of Arctic North America. In: URBANSKA K.M. (Ed.), *Differentiation in higher plants*. Acad. Press, London. 239-262.
- NAYLOR R.E.L., 1985: Establishment and peri-establishment mortality. In: WHITE J. (Ed.), *Studies on plant demography*. Acad. Press, London. 95-109.
- NEWMAN E.I., 1963: Factors controlling the germination date of winter annuals. *J. Ecol.* **51**, 625-638.
- NOGLER G.A., 1984: Genetics of apospory in apomictic *Ranunculus auricomus*. V. Conclusion. *Bot. Helv.* **94**, 411-422.
- OGDEN J., 1974: The reproductive strategy of higher plants. II. The reproductive strategy of *Tussilago farfara* L. *J. Ecol.* **62**, 291-324.
- PELTON J., 1956: A study of seed dormancy in eighteen species of high altitude Colorado plants. *Butler Univ. Bot. Stud.* **13**, 74-84.
- PIANKA E.R., 1970: On r- and K-selection. *Amer. Nat.* **104**, 592-597.
- PISEK A., SOHM H. und CATELLIERI E., 1935: Untersuchungen über osmotischen

- Wert und Wassergehalt von Pflanzen und Pflanzengesellschaften der alpinen Stufe. Beih. Bot. Cbl. **3**, 634-675.
- RATCLIFFE D., 1961: Adaptation to habitat in a group of annual plants. J. Ecol. **49**, 187-203.
- RAUNKIAER C., 1910: Statistik der Lebensformen als Grundlage für biologische Pflanzengeographie. Beih. Bot. Cbl. **27**, 172-206.
- SARUKHÀN J. und HARPER J.L., 1973: Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. und *R. acris* L.: I. Population flux and survivorship. J. Ecol. **61**, 675-716.
- SAYERS R.L. und WARD R.T., 1966: Germination responses in alpine species. Bot. Gaz. **127**, 11-16.
- SCHAFFER W.M., 1974: Optimale reproductive effort in fluctuating environments. Amer. Nat. **108**, 783-790.
- SCHAFFER W.M. und SCHAFFER M.V., 1979: The adaptive significance of variations in reproductive habit in the *Agavaceae*. 2. Pollinator foraging behaviour and selection for increased reproductive effort. Ecol. **60**, 1051-1069.
- SCHAUER T., 1981: Vegetationsveränderungen und Florenverlust auf Skipisten in den Bayerischen Alpen. Jb. Ver. Schutz der Bergwelt **46**, 149-179.
- SCHMID B., 1984: Life histories in clonal plants of the *Carex flava* group. J. Ecol. **72**, 93-114.
- SCHÜTZ M., 1983: Keimverhalten und frühe Lebensphasen alpiner Pflanzen von Silikat- und Kalkschuttstandorten. Diplomarbeit Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich. 123 S. (unveröff.)
- SCHÜTZ M. und URBANSKA K.M., 1984: Germinating behaviour and growth potential in *Taraxacum alpinum* ($2n = 32$) from the Swiss Alps. Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich **51**, 118-131.
- SCHROETER C., 1926: Das Pflanzenleben der Alpen. Eine Schilderung der Hochgebirgsflora. 2. Aufl. Raustein, Zürich. 1288 S.
- SCHWARZENBACH F.H., 1982: Skipistenplanierungen aus der Sicht des Naturschutzes. Ber. EAFV **237**, 34-36.
- SCHWEIZERISCHE METEOROLOGISCHE ZENTRALANSTALT, 1982-1986: Ergebnisse der täglichen Niederschlagsmessungen.
- SCHWEIZERISCHE METEOROLOGISCHE ZENTRALANSTALT, 1982-1986: Monatlicher Witterungsbericht.
- SHELDON J.C., 1974: The behaviour of seeds in soil. 3. The influence of seed morphology and the behaviour of seedlings on the establishment of plants from surface lying seeds. J. Ecol. **62**, 47-66.

- SILVERTOWN J.W., 1980: Leaf-canopy induced seed dormancy in a grassland flora. *New Phytol.* **85**, 109-118.
- SMITH B.H., 1983 a: Demography of *Floerkea proserpinaroides* a forest-floor annual. *J. Ecol.* **71**, 405-412.
- SMITH B.H., 1983 b: Demography of *Floerkea proserpinaroides*. 3. Dynamics of seed and seedling population. *J. Ecol.* **71**, 413-425.
- SMITH H., 1973: Light quality and germination: Ecological implications. In: HEYDECKER W. (Ed.), *Seed ecology*. Butterworth, London. 219-232.
- SMITH C.C., 1975: The coevolution of plants and seed predators. In: GILBERT L.E. und RAVEN P.H. (Eds.), *Coevolution of animals and plants*. Univ. Texas Press, Austin. 51-77.
- SÖYRINKI N., 1954: Vermehrungsökologische Studien in der Pflanzenwelt der Bayerischen Alpen. *Ann. Bot. Soc. "Vanamo"* **27**, 232 S.
- SOLBRIG O.T., 1980: Demography and evolution in plant populations. *Bot. Monogr.* **15**, 219 S.
- SOMSON P., 1984: Structure des organes hypogés de quelques espèces lithophiles pyrénéennes en relation avec la dynamique des pierriers. *Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich* **51**, 78-117.
- SPATZ G., PARK G.J. und WEIS G.B., 1987: Untersuchungen zur Einwanderung autochthoner Arten auf planierten und begrüneten Schipisten in der subalpinen und alpinen Stufe. *Natur und Landschaft* **62**, 293-295.
- STEBLER F.G. und SCHRÖTER C., 1889: Die besten Futterpflanzen. III. Die Alpen-Futterpflanzen. Wyss, Bern. 192 S.
- STEPHENSON A.G., 1984: The regulation of maternal investment in an indeterminate flowering plant (*Lotus corniculatus*). *Ecol.* **65**, 113-121.
- STRUIK G.J., 1965: Growth patterns of some native annual and perennial herbs in southern Wisconsin. *Ecol.* **46**, 401-420.
- THOMPSON K. und GRIME J.P., 1979: Seasonal variation in the seedbanks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J. Ecol.* **67**, 893-922.
- TSCHURR F.R., 1987: Regenerationsverhalten und vegetative Fortpflanzung bei einigen Alpenpflanzen. Diplomarbeit Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich. 70 S. (unveröff.)
- URBANSKA K.M., 1974: L'agamospermie, système de reproduction important dans la spéciation des Angiospermes. *Bull. Soc. Bot. Fr.* **121**, 329-346.
- URBANSKA K.M., 1984: Plant reproductive strategies. In GRANT F.W. (Ed.), *Plant biosystematics*. Acad. Press, Montreal. 211-228.
- URBANSKA K.M., 1985: Some life history strategies and population structure in asexually reproducing plants. *Bot. Helv.* **95**, 81-97.

- asexually reproducing plants. Bot. Helv. **95**, 81-97.
- URBANSKA K.M., 1986: High altitude revegetation research in Switzerland - problems and perspectives. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich **87**, 155-167.
- URBANSKA K.M., SCHWANK O. und FOSSATI A., 1979: Variation within *Lotus corniculatus* L.s.l. from Switzerland. II. Reproductive behaviour of *L. alpinus* (DC) Schleicher. Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich **46**, 62-85.
- URBANSKA K.M. und SCHÜTZ M., 1986: Reproduction by seed in alpine plants and revegetation research above timberline. Bot. Helv. **96**, 43-60.
- URBANSKA K.M., HEFTI-HOLENSTEIN B. und ELMER G., 1987: Performance of some alpine grasses in single-tiller cloning experiments and in the subsequent revegetation trials above timberline. Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich **53**, 64-90.
- VETTERLI L., 1982: Alpine Rasengesellschaften bei Davos. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich **76**, 232 S.
- VILLIERS T.A., 1972: Seed dormancy. In: KOZLOWSKI T.T. (Ed.), Seed biology. Vol. 2. Acad. Press, New York. 220-281.
- VILLIERS T.A. und WAREING P.F., 1964: Dormancy in fruits of *Fraxinus excelsior*. J. Exp. Bot. **15**, 359 S.
- WALTER H. und LIETH H., 1960-1967: Klimadiagramm-Weltatlas. Jena.
- WEILENMANN K., 1980: Bedeutung der Keim- und Jungpflanzenphase für alpine Taxa verschiedener Standorte. Diplomarbeit Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich. 133 S. (unveröff.)
- WEILENMANN K., 1981: Bedeutung von Keim- und Jungpflanzenphase für alpine Taxa verschiedener Standorte. Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich **48**, 68-119.
- WEINER J., 1982: A neighbourhood model of annual-plant interference. Ecol. **63**, 1237-1241.
- WEAVER J., 1919: The ecological relations of roots. Carnegie Inst. Washington. 128 S.
- WERNER P.A., 1977: Ecology of plant populations in successional environments. Syst. Bot. **1**, 246-268.
- WERNER P.A., 1979: Niche differentiation and coexistence in plants: the role of seeds and seedlings. In: SOLBRIG O.T., JAIN S., JOHNSON G.B. und RAVEN P.H. (Eds.), Topics in plant population biology. Columbia Univ. Press, New York. 287-310.
- WESSON G. und WAREING P.F., 1969a: The role of light in the germination of naturally occurring populations of buried weed seeds. J. Exp. Bot. **20**, 402-413.
- WESSON G. und WAREING P.F., 1969b: The induction of light sensitivity in weed seeds by burial. J. Exp. Bot. **20**, 414-425.

- Taraxacum* seed and fruit coats: their role as light filters. *Physiol. Plant.* **64**, 34-40.
- WILLIAMS G.C., 1975: Sex and evolution. Princeton Univ. Press, New Jersey.
- ZARZYCKI K. und RYCHLEWSKI J., 1972: Sex ratios in Polish natural populations and seedling samples of *Rumex acetosa* L. and *R. thyrsiflorus* Fing. *Acta Biol. Carcov.* Ser. **15**, 135-151.
- ZOETTL. H., 1951: Die Vegetationsentwicklung auf Felsschutt in der alpinen Stufe des Wettersteingebirges. *Jb. Ver. Schutze Alpenpflanzen- und Tiere* **16**, 10-74.
- ZUMBÜHL G., 1986: Vegetationskartierung des MaB6-Testgebietes Davos. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich* **88**, 13-113.
- ZUUR-ISLER D., 1981: Zum Keimverhalten von alpinen Pflanzen auf Serpentinböden. Diplomarbeit Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich. 104 S. (unveröff.)
- ZUUR-ISLER D., 1982: Germinating behaviour and early life phases of some species from alpine serpentine soils. *Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich* **49**, 76-107.

Adresse des Autors: Martin Schütz, dipl. natw. ETH
Geobotanisches Institut ETH
Stiftung Rübel
Zürichbergstrasse 38

CH-8044 Zürich

ANHANG FARBTAFELN

Fig.62. Pflanzenentwicklung auf ungeschützter Fläche auf planierter Skipiste. Aussaat: Frühsommer 1984.

- a) Allgemeiner Aspekt in der 4. Vegetationsperiode. Im Vordergrund: Reproduzierende *Biscutella levigata*.
- b) Reproduzierende *Silene willdenowii*.
- c) Jungpflanzen von *Oxytropis jacquinii* und *Silene willdenowii*.

Development of plants in machine-graded unprotected ski run plot sown in early summer 1984.

- a) *General aspect in the fourth vegetation period. In the foreground: reproducing Biscutella levigata.*
- b) *Reproducing Silene willdenowii.*
- c) *Young plants of Oxytropis jacquinii and Silene willdenowii.*

Fig.63. Pflanzenentwicklung auf mit CURLEX-Decken geschützter Fläche auf planierter Skipiste (a,b) und auf ungeschützter Fläche auf halbstabilisierter Schutthalde (c). Aussaat: Frühsommer 1984.

- a) Nichtreproduzierende Pflanzen von ausgesäten Arten (*Silene willdenowii*, *Gypsophila repens*, *Biscutella levigata*, *Anthyllis alpestris*, *Oxytropis jacquinii*) und eingewanderte Individuen (*Poa alpina*, *Arabis pumila*, *Hutchinsia alpina*, *Sedum atratum*).
- b) Reproduzierende *Anthyllis alpestris* aus Aussaaten und reproduzierende, eingewanderte *Poa alpina* und *Sedum atratum*.
- c) Reproduzierende *Biscutella levigata*.

Development of plants in machine-graded ski run plot protected with CURLEX blankets (a,b) and in unprotected plot upon half-stabilized scree (c) sown in early summer 1984.

- a) *Non-reproducing plants issued from seeding (Silene willdenowii, Gypsophila repens, Biscutella levigata, Anthyllis alpestris, Oxytropis jacquinii) and immigrant individuals (Poa alpina, Arabis pumila, Hutchinsia alpina, Sedum atratum).*
- b) *Reproducing Anthyllis alpestris issued from seeding as well as reproducing immigrant Poa alpina and Sedum atratum.*
- c) *Reproducing Biscutella levigata.*

Fig.62.

a



b



c



Fig.63.



TABELLEN- UND FIGURENINDEX

	Seite		Seite		Seite
Tab. 1.	23	Fig.18.	66	Fig.48.	105
Tab. 2.	41	Fig.19.	66	Fig.49.	106
Tab. 3.	41	Fig.20.	67	Fig.50.	108
Tab. 4.	42	Fig.21.	68	Fig.51.	109
Tab. 5.	43	Fig.22.	70	Fig.52.	110
Tab. 6.	45	Fig.23.	71	Fig.53.	111
Tab. 7.	51	Fig.24.	71	Fig.54.	112
Tab. 8.	52	Fig.25.	73	Fig.55.	113
Tab. 9.	53	Fig.26.	73	Fig.56.	114
Tab.10.	65	Fig.27.	74	Fig.57.	115
Tab.11.	69	Fig.28.	75	Fig.58.	116
Tab.12.	82	Fig.29.	77	Fig.59.	116
		Fig.30.	78	Fig.60.	117
Fig. 1.	22	Fig.31.	80	Fig.61.	119
Fig. 2.	27	Fig.32.	81	Fig.62.	150
Fig. 3.	28	Fig.33.	84	Fig.63.	151
Fig. 4.	28	Fig.34.	85		
Fig. 5.	41	Fig.35.	87		
Fig. 6.	42	Fig.36.	88		
Fig. 7.	46	Fig.37.	89		
Fig. 8.	50	Fig.38.	91		
Fig. 9.	55	Fig.39.	93		
Fig.10.	57	Fig.40.	94		
Fig.11.	57	Fig.41.	95		
Fig.12.	59	Fig.42.	97		
Fig.13.	59	Fig.43.	98		
Fig.14.	60	Fig.44.	99		
Fig.15.	61	Fig.45.	101		
Fig.16.	61	Fig.46.	103		
Fig.17.	63	Fig.47.	104		

