

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

**Herausgeber:** Geobotanisches Institut, Stiftung Rübel (Zürich)

**Band:** 108 (1992)

**Artikel:** Experimentelle Untersuchungen über das Regenerationsverhalten bei alpinen Pflanzen = Experimental studies on the regenerative behaviour of alpine plants

**Autor:** Tschurr, Floris Reto

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-308972>

### 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>**

**Experimentelle Untersuchungen über das  
Regenerationsverhalten bei alpinen Pflanzen**

Experimental studies on the regenerative behaviour of  
alpine plants

Floris Reto TSCHURR

1992



## INHALT

<b>Vorwort</b>	5
<b>1. Einleitung</b>	7
1.1. Regeneration bei Pflanzen: Begriffe, Problemstellung	7
1.2. Regeneration auf verschiedenen Stufen der biologischen Organisation	8
1.3. Regeneration nach Beschädigung	12
1.3.1. Beschädigungsarten	12
1.3.2. Die Regeneration beeinflussende Faktoren	12
1.3.3. Kompensatorisches Wachstum	17
1.3.4. Beschädigung oberirdischer Strukturen	19
1.3.5. Beschädigung unterirdischer Strukturen	20
1.4. Regenerationspotential	23
1.5. Evolutive Aspekte des regenerativen Verhaltens	26
<b>2. Untersuchungsgebiet, Material und Methoden</b>	29
2.1. Zum Untersuchungsgebiet	29
2.2. Material	32
2.3. Versuchsbedingungen im Gewächshaus und in der Klimakammer	32
2.4. Zu den einzelnen Gewächshaus- und Klimakammerversuchen	33
2.5. Versuchsbedingungen im Feld	36
2.6. Zu den einzelnen Feldversuchen	37
2.7. Statistische Auswertung	42
<b>3. Resultate</b>	43
3.1. Gewächshaus- und Klimakammerversuche	43
3.1.1. Einzelrametklonierungen (SRC) im Gewächshaus	43
3.1.2. Einzelrametklonierungen (SRC) in der Klimakammer	52
3.1.3. Multirametklonierungen (MRC) im Gewächshaus	53
3.1.4. Maximumklonierungen im Gewächshaus	55
3.1.5. Maximumklonierungen in der Klimakammer	61
3.1.6. Rametgrösse und regeneratives Verhalten im Gewächshaus	67
3.1.7. Düngerversuche im Gewächshaus	64
3.1.8. Verfügbarer Wurzelraum und regeneratives Verhalten	65
3.1.9. Zum Austreibungsvermögen von Wurzelstücken im Gewächshaus	66
3.1.10. Blattschnitt-Versuch im Gewächshaus	67
3.2. Feldversuche	71
3.2.1. Einzelrametklonierungen	71
3.2.1.1. Rametproduktion	71
3.2.1.2. Blütenbildung nach der Anpflanzung	74
3.2.1.3. Verhalten der einzelnen Sippen im SRC-Feldversuch	77
3.2.2. Multirametklonierungen (MRC)	81
3.2.3. Rametgrösse und regeneratives Verhalten	83
3.2.4. Düngerversuch	84
3.2.5. Direkte Klonierungen	86
3.2.6. Populationsdichte	88
3.2.7. Blattschnittversuche	90

3.3.	Vergleich von Gewächshaus- und Feldversuchen	90
3.3.1.	Einzelrametklonierungen	90
3.3.2.	Multirametklonierungen	91
3.3.3.	Rametgrösse und regeneratives Wachstum	92
3.3.4.	Düngereinfluss auf das regenerative Wachstum	92
3.3.5.	Zu den Blattschnittversuchen	93
3.4.	Einwanderung in die Versuchsflächen	94
<b>4.</b>	<b>Diskussion</b>	<b>101</b>
	Zusammenfassung	113
	Summary	114
	Literatur	116

## VORWORT

Diese Arbeit entstand in den Jahren 1988-92 am Geobotanischen Institut der ETH. Ausgangspunkt bildete die Hoffnung, ein praxisrelevantes Thema, die Renaturierung von planierten Skipistenflächen, mit den Werkzeugen einer Grundlagendisziplin, der Populationsbiologie, verknüpfen zu können. Die Idee für das Projekt stammte von Frau Prof. Dr. K.M. Urbanska, der ich für die Leitung des Projektes und die fruchtbare Zusammenarbeit zu grossem Dank verpflichtet bin. Herr Prof. Dr. E. Landolt stellte die Infrastruktur zur Verfügung, steuerte wertvolle Anregungen bei und ermöglichte eine optimale Arbeitsatmosphäre, dafür danke ich ihm ebenfalls bestens. Ohne die Mithilfe zahlreicher Personen wäre diese Arbeit nicht realisierbar gewesen: In die praktische Tätigkeit eingeführt wurde ich durch Gabriela Elmer, bei den Versuchen unterstützten Tino Fotsch, Dr. Max Gasser, René Graf, Markus Hofbauer, Elisabeth Hsu, Barbara Leuthold, Stefan Locher, Katharina Rentsch, Erwin Schäffer und Christine Tschurr. Nebst praktischer Mithilfe wussten meine Kollegen von der Alpinen Gruppe kritische Momente zu überbrücken: Remo Flüeler, Andreas Hasler, Thomas Wilhalm. Computerprobleme löste Dr. Hans-Ruedi Binz, fachliche Beratung erhielt ich von Dr. Peter Ryser. Zusätzliche positive Umfeldeinflüsse stammten von: Anita Hegi, Anny Honegger, Rene Gilgen, Ueli Graf, Dr. Regula Dickenmann, Franziska Andres, Reinhold Rusterholz, Yvonne Widmer, Markus Wilhelm. Allen diesen genannten sowie den beteiligten ungenannten Personen spreche ich meinen aufrichtigen Dank aus.

Der Familie Rüesch, Clavadel, danke ich für die freundliche Beherbergung während der Feldarbeiten.

Meiner Frau Christine danke ich von Herzen für ihr selbstloses Zurückstehen und die kräftige moralische Unterstützung, die nicht mit Worten aufgewogen werden kann. Meinen Eltern und Schwiegereltern bin ich zutiefst verbunden für ihr grosses Verständnis, Entgegenkommen und die Kinderhütedienste.

Die Finanzierung des Projekts wurde vom Schweizerischen Nationalfonds und vom BUWAL mitgetragen und sei an dieser Stelle mit Nachdruck verdankt.



## 1. EINLEITUNG

### 1.1. REGENERATION BEI PFLANZEN: BEGRIFFE, PROBLEMSTELLUNG

Der Begriff "Regeneration bei Pflanzen" wurde und wird in der Literatur meistens einseitig verwendet und sehr verschieden interpretiert. Eine der Schwierigkeiten für einen umfassenden Gebrauch liegt in der fehlenden Unterscheidung zwischen Wachstum und Fortpflanzung. So verwendete GRIME (1979) beispielsweise Regeneration synonym mit Fortpflanzung. Auch GRUBB (1977) verband Regeneration mit Fortpflanzung und führte den Begriff der Regenerationsniche ein, mit der er die ökologischen Verhältnisse meinte, die nach dem Absterben eines Individuums einem neuen Individuum zur Verfügung stehen. HARPER (1977) hingegen konzentrierte sich auf die Regeneration einzelner Pflanzen nach deren Beschädigung. Er untersuchte die Regeneration nach der Verletzung von Kambiumgewebe bei Bäumen oder jene nach Blattentfernung bei Kräutern und Gräsern. TOMLINSON (1974) nannte Meristemreuerungen regenerativ, wenn sie der Erhaltung dienten und limitiert wuchsen, im Gegensatz zur Fortpflanzung, die seines Erachtens ein prolativer Prozess ist.

Eine umfassendere Definition, die die vorgenannten einschließt, liefert URBANSKA (1992). "Regeneration ist ein biologischer Ersatzprozess, der auf der natürlichen Wiedererzeugung verlorener Teile beruht." Darunter fallen sowohl Fortpflanzungsvorgänge wie der Ersatz eines reifen Individuums durch ein neues reifes Individuum der nächsten Generation durch sexuelle oder asexuelle Mechanismen, als auch Wachstumsprozesse wie die Bildung neuer Gewebe und Organe nach einer Beschädigung bzw. der Ersatz der beschädigten Gewebe und Organe. Damit wird der Regeneration als fundamentalem, auf allen Stufen der biologischen Organisation auftretendem Prozess, Rechnung getragen. Die vorliegende Arbeit richtet sich nach dieser breitgefassten Definition.

Die unterschiedliche Behandlung von Regenerationsprozessen in der Literatur hängt zumindest teilweise mit den uneinheitlichen Ansichten über das Konzept des Individuums bei Pflanzen zusammen. In der vorliegenden Arbeit wurde aus praktischen Gründen auf das Konzept des biologischen Individuums abgestützt (URBANSKA 1985, 1989): Ein biologisches Individuum ist ein

strukturell einheitlicher, physiologisch selbständiger Organismus sexueller bzw. asexueller Herkunft.

Regeneration tritt einerseits als Komponente eines normalen Lebenszyklus auf, andererseits kann sie durch eine Beschädigung einer einzelnen Pflanze oder einer Population in Gang gesetzt werden. Die Erfassung von Regenerationsprozessen ist entsprechend kompliziert.

Meine Untersuchungen beschränkten sich auf die in der Natur häufig vorkommende Regeneration nach Beschädigung von Pflanzenteilen. Innerhalb dieses Bereiches wurden hauptsächlich Wachstumsprozesse von oberirdischen Strukturen klonal wachsender Pflanzen beobachtet, die demographisch ermittelt werden konnten. Es ging also um Prozesse, die auf Individuumsstufe in Erscheinung treten.

Folgende Fragen bildeten den Rahmen für die Konzeption der Versuche und repräsentieren gleichzeitig die Problemstellung:

Kann eine Beschädigung das Wachstum einer Pflanze stimulieren, sind damit Veränderungen in der Populationshierarchie zu erwarten? Laufen Regenerationsprozesse nach einem fixen Muster bzw. Signal ab oder treten sie plastisch auf, je nach Kombination der auslösenden Faktoren oder Konstitution der Pflanze? Wird der Regenerationsvorgang aus gespeicherten Reserven gespiesen oder wird er spontan, durch laufende Vorgänge, eingeleitet und unterstützt? Wenn er aus Reserven unterstützt wird, müsste es ein maximales Regenerationspotential geben. Stirbt dann die Pflanze, wenn es ausgeschöpft ist? Ist Regeneration eine obligate oder eine alternative Überlebensstrategie für jede Pflanze? Kann wahlweise oder gleichzeitig auf Individuumsstufe und Populationsstufe regeneriert werden? Zentrale Bedeutung kommt der Frage zu, wie stark das Regenerationspotential genutzt werden könne.

Beschädigungen wurden unter anderem simuliert durch Klonierungen, d.h. dem Abtrennen vegetativer Einheiten eines Individuums. Das regenerative Wachstum von 19 Pflanzenarten ist in zehn verschiedenen Experimenten im Gewächshaus, in der Klimakammer und im Feld anhand des Rametzuwachses nach Beschädigung ermittelt worden.

## **1.2. REGENERATION AUF VERSCHIEDENEN STUFEN DER BIOLOGISCHEN ORGANISATION**

Einige Aspekte der Regeneration treten beiläufig auf, bei Bäumen etwa als

Austreiben der Knospen im Frühling. URBANSKA (1992) ordnet diese Art von Regeneration der Fluchtstrategie von Pflanzen zu, die determiniert ist und ein Ausweichen gegenüber Stressfaktoren erlaubt. Im Gegensatz dazu betrachtet sie die Regeneration, die zur Bewältigung von Verlusten auf Individuum- und Populationsstufe dient als Teil der Toleranzstrategie.

Zur Erfassung der Regeneration vor allem auf Individuumebene ist eine zuverlässige Einheit gesucht. Für klonal wachsende Pflanzen scheint die Situation besonders komplex zu sein. Bei Untersuchungen der Regeneration nach Beschädigungen bieten sich morphologisch-phänologische Beobachtungen an, verändert doch eine Beschädigung das Biomasse-Verteilungsmuster der gesamten Pflanze (LUBBERS und LECHOWICZ 1989).

Im folgenden werden einige regenerative Vorgänge auf den verschiedenen Stufen der biologischen Organisation kurz aufgezeigt. Die einzelne Aufzählung darf nicht darüber hinwegtäuschen, dass Überlappungen der verschiedenen Ebenen häufig sind. Ein Beispiel für Regeneration auf **Molekülstufe** beherbergen photosynthetisierende Zellen: Werden Chlorophyllmoleküle durch hohe UV-Strahlung beschädigt, regenerieren sie bis zu einem gewissen Beschädigungsgrad wieder (ÖQUIST 1983). Auf **zellulärer Stufe** findet sich Regeneration etwa beim Anreissen einer Zelle nach Eisnadelbildung. Auf **Stufe Gewebe** erscheint Regeneration hauptsächlich als Wundverheilung: Die Wunde vernarbt, um Schutz vor Infektionen, Austrocknung usw. zu erhalten. Aber auch isolierte Gewebeteile können regenerieren, was sich die moderne Pflanzenzucht zunutze macht. So regenerierten Blattstückchen von zwei *Cucumis*-Arten zu embryoähnlichen Strukturen mit Trieben (ORCZYK et al. 1988). *Gerbera*-Blattstückchen werden heute zur kommerziellen Zucht von Pflanzen auf Hormonlösungen herangezogen (VONARBURG 1989). Einige Autoren betrachten Regeneration auf dieser Stufe grundsätzlich als Förderung des vegetativen Wachstums (z.B. ABRAHAMSON 1980).

Das Regenerationsverhalten oberirdischer Pflanzenteile wurde auf **Organstufe** vor allem in bezug auf die Blattdemographie von Bäumen untersucht (HEICHEL und TURNER 1983), aber auch die Bedeutung der Position von Blättern am Stengel nach einer Beschädigung wurde abgeklärt (CONSTABLE und RAWSON 1980). Über die Regeneration von Wurzeln ist wenig bekannt, obwohl Herbivorie an unterirdischen Teilen bedeutend umfangreicher sein dürfte als an oberirdischen (COLEMAN et al. 1976). Aussagen sind entsprechend uneinheitlich. DETLING und Mitarbeiter (1980) beobachteten z.B. nach Entfernung von 37% der Wurzeln von *Bouteloua gracilis* eine Wachstumseinbusse an

allen Pflanzenteilen. ANDERSEN (1987) hingegen schloss aus einer Literaturstudie, dass bis zu einer gewissen Limite der Wurzelbeschädigung keine Pflanzenfunktionen beeinträchtigt wurden und Wurzelregeneration eintrat.

Wachstum läuft bei Pflanzen meistens als Addition neuer Grundbaueinheiten ab. Die Suche nach der Grundeinheit des Pflanzenbaus hat einige Modelle hervorgebracht, von denen heute das **Metamermodell** (SMIRNOVA 1970) am verbreitetsten ist. Das Metamer wurde ursprünglich als funktionelle anatomische Grundeinheit eines Sprosses, hauptsächlich bei einkeimblättrigen, grasartigen Pflanzen, angesehen und zur Beschreibung oberirdischer Pflanzenteile benutzt. Metamere umfassten ein Blatt oder Blätter mit zugehörigen Meristemen und ein Internodium, und waren in einer vertikalen Abfolge übereinander angeordnet. Für Zweikeimblättrige beschrieb KOBAIASHY (1975) erstmals metamere Einheiten. WHITE (1979) definierte das Metamer als die Grundeinheit eines Triebes, d.h. einer Achse mit zugehörigen Anhängen und seitlichen Meristemen, die morphologisch und/oder anatomisch aufgefasst werden kann.

Regeneration auf Metamerniveau dürfte infolge der rein theoretischen Definition von Metameren schwer nachzuweisen sein und wäre konsequenterweise vorhanden, wenn beschädigte Metamerteile ersetzt würden.

Natürlich antwortet eine Pflanze nicht nur durch Biomasseverschiebungen auf einen äusseren Impuls, ihre phänotypische Plastizität kann sich auch im Biomasseverteilungsmuster niederschlagen, was das Erkennen der Regenerationsvorgänge erschwert. WATSON und CASPER (1984) erwähnten analog den morphologischen Metameren auch physiologische, sogenannte IPU's (*integrated physiological units*), die ebenfalls relativ autonom funktionieren. Mit diesem Modell kann ein Vergleich von morphologischen und physiologischen Regenerationsprozessen unternommen werden.

Auf einer dem Metamer übergeordneten Organisationsstufe wurde für klonal wachsende *Carex*-Arten der Begriff sympodiales Modul (NOBLE et al. 1979) geprägt, zu dem jeweils ein Rhizominternodium oder mehrere mit einem zugehörigen Trieb zählen. Dieser wiederum anatomischen Beschreibung wird heute das **Ramet** vorgezogen. Ein Ramet ist eine vegetative Einheit, die durch klonales Wachstum als Teil eines Individuums gebildet wurde (HARPER und WHITE 1974, KAYS und HARPER 1974). Entscheidend ist dabei allein die Überlebensfähigkeit des Ramets im Falle einer Abtrennung vom Mutterorganismus.

Miteinander verbundene Ramets eines biologischen Individuums bilden ein

System, das in Stresssituationen schwerpunktmässige Investitionen erlaubt an den Orten des grössten Bedarfs. Solche Ressourcenverschiebungen sind für die Pflanze jedoch mit einem Aufwand verbunden und lohnen sich nur, wenn in diesem Verbund eine bestimmte Anzahl Ramets miteinander zusammenge- schlossen sind. Für *Carex bigelowii* wurden fünf zusammenhängende Rametgenerationen im Sinne einer minimalen physiologischen Einheit als notwendig bezeichnet, damit die gegenseitige Abhängigkeit überhaupt einen Nutzen bringt (JÓNSDÓTTIR und CALLAGHAN 1988). Eine maximale Anzahl Ramets, deren Überschreiten eine Pflanze beeinträchtigen würde, konnten die- selben Autoren aber nicht ermitteln.

Mit Regeneration auf Rametstufe ist jeweils der Ersatz verloren gegangener Rametteile gemeint.

Regeneration bis und mit **Individuumsstufe** bedeutet immer Wachstum. Die- se Verknüpfung des Individuums mit seinen über- und untergeordneten Orga- nisationsniveaux wurde von HALLÉ et al. (1978) treffend mit einer Metapher beschrieben: Das Individuum als Metapopulation, d.h. die Ramets als "Popula- tionsglieder", das Individuum als "Population". Als regenerativ auf Indivi- duumsstufe werden hier explizit nur jene Wachstumsprozesse bezeichnet, die verlorengegangene Individuenteile zu ersetzen vermögen. Dieser Ersatz wird durch sekundäre Meristeme gewährleistet. Überlebt ein Individuum eine Be- schädigung, sind theoretisch drei Reaktionen möglich: 1. Die Pflanze erduldet den Schaden und vernarbt nur die entstandene Wunde, ohne Ersatz zu schaf- fen für verlorene Teile. 2. Die Pflanze kompensiert (s. Kap. 1.6.) nicht an der Schadenstelle selbst, sondern durch intensiveres Wachstum anderer Organe. 3. Die Pflanze ersetzt, d.h. regeneriert, die verlorenen Organe. Auf Gewebe- stufe findet Regeneration also immer statt nach der Beschädigung eines Indi- viduums, nämlich durch Wundverheilung. Auf Organstufe handelt es sich lediglich im dritten Fall um einen Regenerationsprozess. Er ist in der Praxis schwer vom expansiven Wachstum der Pflanze zu unterscheiden und wird oft von ihm begleitet. Nach dieser Interpretation der Regeneration könnte es Pflanzen geben, die nicht regenerationsfähig sind (URBANSKA 1992).

Unter den regenerationsfähigen Pflanzen ist abzuklären, welche Teile wie stark regenerieren können. Dass hier Einschränkungen existieren, wurde an neun *Sphagnum*-Arten gezeigt, bei denen nicht alle Teile, nämlich die Blätt- chen, regenerieren konnten (POSCHLOD und PFADENHAUER 1989).

Auf **Populationsstufe** tritt Regeneration entweder als Wachstum, als Fort- pflanzung oder als Kombination beider Prozesse auf. Regeneratives Wachs-

tum ist anzutreffen, wenn Individuen einer Population beschädigt wurden, es erfolgt wie erwähnt aus sekundären Meristemen. Fortpflanzung manifestiert sich im Ersatz von Individuen durch Abspaltung von Ramets, also ebenfalls aus sekundären Meristemen, oder durch Rekrutierung neuer Individuen aus der Diasporenbank der Population oder eingewanderter Diasporen, also aus Primärmeristem. Für die Regeneration von Populationen mittels Samen ist die Verfügbarkeit geeigneter Schutzstellen (HARPER 1961) ein entscheidendes Kriterium (SCHÜTZ 1988), indirekt natürlich auch die Samenbeschaffenheit. In intakten **Phytozönosen/Ökosystemen** tritt Regeneration immer auf, weil allein die Fortpflanzung der Individuen für eine dauernde, wenn auch nicht kontinuierliche, Erneuerung sorgt. Am ausgeprägtesten zeigt sie sich wenn die Störung von aussen kommt, etwa durch Klimaänderungen (CONNELL 1978) oder Erdrutsche, oder wenn sie künstlich verursacht ist (Pistenplanien, Flächenbrände). In diesem Sinne kann auch von der Regeneration ganzer Ökosysteme gesprochen werden (KLÖTZLI 1991). Ihre Produktivität ist viel stabiler als jene von Individuen oder auch von Populationen, weil jedes Individuum und jede Art eine eigene Kombination von optimalen Bedingungen erfordert und ein übergeordnetes System eine breitere Streuung solcher Kombinationen beherbergt und deshalb besser abgepuffert ist (CHAPIN und SHAVER 1985).

### 1.3. REGENERATION NACH BESCHÄDIGUNG

#### 1.3.1. Beschädigungsarten

Für die Beschädigung einer Pflanze sind in der Natur zahlreiche biotische Faktoren wie Verbiss bzw. Entblätterung (BRISKE und ANDERSON 1990, NOWAK und CALDWELL 1984), Tritt (DUFFEY et al. 1974, MCNAUGHTON 1976), Insektenbefall (COTTAM et al. 1986, GANGE und BROWN 1989, HARRIS 1973), verantwortlich. Aber auch abiotische Faktoren, zum Beispiel Bodenbewegungen (HARTMANN 1957, GASSER 1986, SOMSON 1984), Frost (BILLINGS et al. 1978, SAKAI und LARCHER 1987), Feuer (BRITTON et al. 1990), spielen in dieser Hinsicht eine wichtige Rolle. Für die Pflanze ist massgebend, an welcher Stelle sie beschädigt wird, d.h. welche Gewebe, Organe oder Ramets betroffen sind und wie tiefgreifend der Schaden ist. Ein spezieller Aspekt der Beschädigung wird oft bei klonal wachsenden Pflanzen beobachtet: die Frag-

mentation eines Individuums in Ramets oder Rametgruppen, beispielsweise durch Steinschlag. Dieser Vorgang wird erzwungene Klonierung genannt (URBANSKA 1992) und zieht eine Beschädigung der Verbindungsstrukturen nach sich.

### 1.3.2. Die Regeneration beeinflussende Faktoren

Für die Regenerationsfähigkeit einer Pflanze nach einer Beschädigung sind diverse Parameter entscheidend, die wichtigsten werden im folgenden kurz aufgezeigt.

**Lebenszyklus.** Je nach Art oder sogar je nach Individuum und in Abhängigkeit von äusseren Faktoren benutzen Pflanzen unterschiedlichste Strategien, um effizient zu gedeihen und sich fortzupflanzen. Eine lange Dormanzphase beispielsweise mag vorteilhaft sein in einer zeitweise ressourcenlimitierten Umgebung, wo Regenerationsprozesse nur gezielt in Gang gesetzt werden können. Dormanz muss nicht bloss in der Samenphase erlebt werden, auch ausgewachsene Pflanzen kennen diese Sparstrategie. So wurden die Wachstumsprozesse bei Individuen von *Festuca rubra* gedrosselt, nachdem ihre Triebe von Heuschrecken kahlgefressen worden waren (KURKIN 1976 in RABOTNOV 1978). Die jeweiligen Alters-Entwicklungsphasen einer Pflanze (RABOTNOV 1945) können bei Regenerationsvorgängen von grosser Bedeutung sein.

Wann treten die ersten Regenerationsprozesse im Leben einer Pflanze auf, in welcher Phase einer Population? Ähnlich dem Einsetzen der Fortpflanzung durch Samen im Leben einer Pflanze, die erst beginnt, wenn entwicklungsrelevante Parameter wie die Pflanzengrösse (WERNER 1975) oder die Ressourcenverfügbarkeit (SOLBRIG 1981) optimiert worden sind, könnte Regeneration auf Individuumsstufe ebenfalls erst zu erwarten sein, wenn die Konstitution der Pflanze diesen Mehraufwand erlaubt. Die Lebenserwartung einer Pflanze spielt dabei mit Sicherheit eine Rolle. Einjährige und monokarpe mehrjährige Arten dürften höhere Anteile in die Fortpflanzung investieren als iteropare Mehrjährige, denn für ein kurzlebiges Individuum lohnt sich eine hohe, eventuell einmalige Investition eher als für ein langlebiges, das noch Reserven für die Zukunft zurückhalten wird (BAZZAZ et al. 1987). Es ist deshalb denkbar, dass kurzlebige und monokarpe Pflanzen kleinere Anteile für Regenerationsprozesse einsetzen können, weil in solchen Fällen das Überleben der Population vorrangig ist. Eine generelle Aussage über die Regenerationsfähigkeit

einzelner Stadien sowohl auf Individuum- wie auf Populationsebene ist jedoch nicht möglich, weil diese Stadien speziell bei klonal wachsenden Pflanzen oft gleichzeitig auftreten (JERLING 1988). Nicht allein der Umsatz an Ramets kann verschieden hoch sein, auch das Alter der einzelnen Individumsteile variiert mitunter stark. Eine gegenseitige Beeinflussung der Teile ist deshalb folgerichtig (LÖVETT-DOUST 1981b, HARTNETT und BAZZAZ 1985, JÓNSDÓTTIR und CALLAGHAN 1988). Damit taucht ein neues Problem auf: Werden Regenerationsprozesse bei klonal wachsenden Pflanzen zentralistisch, vom aktivsten Individuumbereich her, gesteuert oder gleichmäßig von allen Pflanzenteilen getragen?

**Architektur der Pflanze.** In lockerem Verbund wachsende Guerilla-Pflanzen breiten sich über eine verhältnismässig grosse Fläche aus, so dass die Beschädigung meistens nur einen kleinen Teil des Individuums betrifft. Phalanx-Pflanzen wachsen kompakt, ein Schaden kann deshalb einen grossen Teil oder das ganze Individuum beeinträchtigen oder zerstören. Es ist zu erwarten, dass Regenerationsprozesse nach einer Beschädigung unterschiedlich ablaufen, bei Guerilla-Pflanzen z.B. eher als Transportprozesse, bei Phalanx-Pflanzen z.B. durch die Remobilisierung von Speicherstoffen. Allerdings bilden die Typisierungen "Guerilla" und "Phalanx" zwei Pole eines Kontinuums. Beide Wuchsformen können sogar im selben Individuum gleichzeitig vertreten sein. In *Carex bigelowii*-Populationen wurden beispielsweise drei Rametkategorien unterschieden, die dem Guerillatyp, dem Phalanxhabitus oder einer Intermediärform entsprachen (CARLSSON und CALLAGHAN 1990), so dass z.B. einer Beschädigung differenziert begegnet werden kann.

**Standort.** Die Pflanze muss ihre Bedürfnisse aus der Angebotspalette eines Standortes abdecken und die an diesen Standort gebundenen Einflüsse verkraften können. Nicht Übereinstimmen von Bedürfnis und Angebot kann zu Stresssituationen führen und Konsequenzen für das regenerative Wachstum der Individuen nach sich ziehen. Gleiches gilt für die Populationsstufe. Die zentrale Bedeutung des Phänomens "Stress" (*environmental stress*) wurde von HARPER (1977) hervorgehoben. Beschädigung als in der Natur häufiger Stressfaktor eignet sich insofern gut zur Erfassung des Regenerationsverhaltens. Zusammen mit einem anderen Wirkfaktor kann sie allerdings völlig neue Reaktionen provozieren und sich unter Umständen für die Pflanze positiv erweisen (CRAWLEY 1987).

Neben der bereits erwähnten klimatischen Abhängigkeit der Regeneration lässt sich eine Standortsabhängigkeit allein schon aus der Beobachtung ablei-

ten, dass die Ressourcenverfügbarkeit die meisten Entwicklungsschritte mitreguliert.

Auf Populationsstufe ist die Standortsabhängigkeit der Geschlechter zweihäusiger Arten bekannt: Von fünf Arten waren männliche Individuen an trockenen Standorten generell übervertreten, während weibliche Pflanzen feuchtere Stellen bevorzugten (FREEMAN et al. 1976). Sogar in einhäusigen Arten ist diese Abhängigkeit der Ausbildung der Geschlechterfunktionen geläufig. Die Untersuchung zweihäusiger Pflanzen zeigte außerdem, dass weibliche Individuen grössere Ressourcenanteile in die Fortpflanzung investierten als männliche (WALLACE und RUNDEL 1979), und damit einen Regenerationsprozess mittels Samen favorisierten, so dass verlorene Individuen erfolgreich ersetzt werden konnten.

Das **Ausmass der Beschädigung**. Untersuchungen über das Ausmass von Beschädigungen stammen mehrheitlich aus dem Gebiet der Herbivorenforschung. Ein Drittel aller Insektenarten in Mitteleuropa sind herbivor (TSCHARNTKE 1991), ihre Auswirkungen gehören zur normalen Umwelt der Pflanzen. Eine grundlegende Beziehung ist die Herbivor-Optimierungskurve (MCNAUGHTON 1983). Ihr zufolge nimmt die Netto-Primärproduktion von Pflanzen mit zunehmender Beweidungsintensität zu, bis ein Maximum erreicht wird. Noch stärkere Beweidung vermindert die Nettoprimärproduktion bis auf Werte weit unter jenen von unbeweideten Pflanzen. Vielfach bilden jedoch nur oberirdische Herbivoreffekte Gegenstand von Untersuchungen und das Ausmass der Beschädigung von unterirdischen Organen wird nicht erfasst.

Das **Beschädigungsmuster**. Selektive Herbivorie, etwa durch Insekten, beeinträchtigt oft nur einzelne Gewebe, kann aber massive Biomasseverluste verursachen. Die Verluste werden allerdings oftmals durch die zahlreichen mutualistischen Beziehungen, in die die Herbivoren eingebunden sind, in Grenzen gehalten. Unselektive Beschädigungen, wie Beweidung in Graslandökosystemen, sind schlechter abgepuffert. Auch bei kontrolliertem Biomasse- oder Blattflächenverlust rufen verschiedene Beschädigungsmuster unterschiedliche Wachstumsprozesse hervor. So entwickelte *Sesbania vesicaria* im Gewächshaus nach Wegschneiden jedes zweiten Blattes eine kleinere Wuchsform und hatte höhere Samengewichte insgesamt und Samengewichte pro Frucht als Kontrollpflanzen, beim Wegschneiden jeweils der halben Blätter wuchs sie grösser, produzierte aber nur 70% des Samengewichtes von Kontrollpflanzen (MARSHALL 1989).

**Dauer und Häufigkeit** bzw. Regelmässigkeit der Beschädigung sind kurzfristig für das Wachstum, langfristig für die gesamte Fitness einer Pflanze bedeutsam. Ist eine Pflanze nach einmaliger Beschädigung in der Lage, die Verluste auszugleichen, bedeutet dies noch nicht, dass eine Wiederholung der Beschädigung genauso gut überstanden würde. Bekannte Beispiele für den Einfluss der Schadenshäufigkeit stammen aus der Landwirtschaft, wo häufiger Wiesenschnitt höhere Erträge abwirkt als ein- oder zweimaliger Schnitt pro Jahr, weil dadurch die Konkurrenz der empfindlicheren Zweikeimblättrigen verringert wird und produktive Gräser ihren Zuwachs steigern können (z.B. MORTIMER und AHLGREN 1936). Hingegen hat ein zu strenges Schnittregime (englische Rasen) oder zu starke Beweidung eine Reduktion der Gesamt-Trockenbiomasse zur Folge, weil die hohe oberirdische Produktion auf Kosten der unterirdischen Biomasse geht (ALBERT 1927, ELLISON 1960).

**Konkurrenz** zwischen den einzelnen Ramets eines Individuums dürfte kaum ein gewichtiger Faktor sein für Regenerationsprozesse, wurde doch ein gegenseitiger negativer Einfluss von Schwesteramets aufeinander und die Bedeutung der Distanz zwischen den Ramets von verschiedenen Autoren negiert (z.B. ERIKSSON 1988). Hingegen kann sich Konkurrenz auf Populationsstufe, etwa zwischen verschiedenen Arten, indirekt auf die Regeneration auswirken, wenn z.B. Beschädigungen wie Beweidung die konkurrenzstärkeren Pflanzen beeinträchtigt und dadurch Raum für die Regeneration konkurrenzschwächerer Pflanzen frei wird (MCNAUGHTON 1979).

Der **Zeitpunkt** der Beschädigung schlägt sich einerseits in bezug auf die Lebensphase der betroffenen Individuen nieder, andererseits bezogen auf die Jahreszeit. Keimblätter von angiospermen Pflanzen regenerieren nach einer Verletzung nicht mehr. Abgesehen davon, dass die Keimblattregeneration einen altersunabhängigen Sonderfall darstellen könnte, ist deshalb anzunehmen, dass die Regeneration von Organen erst in einem bestimmten Alter eines Individuums einsetzt, während in den früheren Lebensphasen nur die Zell- bzw. Gewebestufen involviert sind. Daneben muss der Zeitpunkt eines Schadenereignisses in der Vegetationssaison berücksichtigt werden. Frühjahrsfröste haben jeweils Ertragsausfälle bei Kirschbäumen und Reben zur Folge, weil die beschädigten Blüten nicht mehr regenerieren. Die Regeneration von Wurzeln nach einer experimentellen Klonierung gelang bei einigen Alpenpflanzen am besten im Frühling, am schlechtesten im Sommer (pers. Beob.).

Auf Populationsstufe fällt der Zeitpunkt von Beschädigungen am stärksten ins

Gewicht, wenn die Population sehr klein ist oder einen hohen Umsatz aufweist. Oft wirken Beschädigungen als Regulatoren in der Populationsentwicklung von Pflanzen. Das Auftreten des Lärchenwicklers im 8-10-Jahreszyklus konnte ganze Lärchenpopulationen beeinträchtigen. Die Folgen waren jeweils Wachstumsverminderungen und Gehaltsveränderungen der Nadeln bei den betroffenen Lärchen, an geschädigten Ästen trieben die Knospen im folgenden Frühjahr verspätet aus (BENZ 1974).

### 1.3.3. Kompensatorisches Wachstum

Um das regenerative Verhalten der Pflanzen nach Beschädigungen quantitativ zu erfassen, wird meistens der Begriff des kompensatorischen Wachstums gebraucht. Kompensatorisches Wachstum reicht von der Wundverheilung bis zum Erzielen einer Nettoproduktivität über jener von unbeschädigten Kontrollpflanzen.

BELSKY (1986) gliederte den Kompensationsprozess aufgrund des Gesamt-trockengewichtes in 1) Überkompensation, 2) exakte Kompensation und 3) Unterkompensation. Überkompensation tritt auf, wenn das Gesamt-trockengewicht (verlorene Gewebe inbegriffen) von beweideten oder geschnittenen Pflanzen nach einer Wachstumsphase grösser ist als dasjenige von intakten Kontrollpflanzen. Sie entspricht dem Teil der Herbivor-Optimierungskurve (s. Kap. 1.3.2.: Ausmass), der oberhalb der Netto-Primärproduktivität (NPP) der Kontrollpflanzen liegt. Exakte Kompensation herrscht vor, wenn das Gesamt-trockengewicht der behandelten und unbehandelten Pflanzen übereinstimmt. Sie fällt mit der NPP der Kontrollpflanzen zusammen. Unterkompensation bezeichnet ein geringeres Gesamt-trockengewicht der beweideten oder geschnittenen Pflanzen gegenüber unbehandelten Kontrollpflanzen. Sie wird geringer als die NPP der Kontrollpflanzen ausfallen.

Die Unterteilung von BELSKY erleichtert die Quantifizierung von Beschädigungen. Für das Verständnis des Regenerationsprozesses ist jedoch auch eine qualitative Gliederung des kompensatorischen Wachstums hilfreich. Es schliesst einerseits regeneratives Wachstum mit ein, das für die Wundverheilung oder den Ersatz von beschädigten bzw. natürlicherweise abgestorbenen Organen verantwortlich ist. Andererseits gehört expansives Wachstum dazu, das die räumliche Vergrösserung bereits etablierter Individuen vollzieht.

Treten nach der Beschädigung von Pflanzenorganen Überkompensationen, exakter Ausgleich oder Unterkompensationen auf, können entweder die be-

schädigten Organe ersetzt und damit Regenerationsprozesse an den Schadstellen eingeleitet werden, oder die Kompensationen werden allein durch expansives Wachstum in anderen Organen wahrgenommen. Es ist nicht genau bekannt, ob überkompensierende Pflanzen regenerationsfreudiger sind als unterkompensierende, ebensowenig die energetische Deckung der Regenerationsprozesse: findet sie aus gespeicherten Reserven statt oder durch Steigerung der Photosyntheseaktivität bzw. wie gross ist das Verhältnis beider Anteile?

Überkompensation bezogen auf das Gesamtrockengewicht und die reproduktiven Strukturen von Pflanzen ist nur mit grossem Aufwand nachzuweisen. Sie wurde nach Herbivorie bis jetzt nur selten festgestellt, z.B. durch PAIGE und WHITHAM (1987) an *Ipomopsis aggregata*. Elchfrass bewirkte an dieser Pflanze einen 95%-igen oberirdischen Biomasseverlust. Neun Fitnessparameter wurden gemessen, Überkompensation zeigte sich in der Anzahl Blütenstände, Blüten, Früchte, Wurzel- und Gesamtbiomasse. Weil die Samenzahl pro Frucht, Samengewichte, Samenkeimungserfolg und Keimplingsüberleben im Vergleich zu unbeschädigten Pflanzen unverändert blieben, konnte gesamthaft eine 2,4mal höhere Fitness als Folge der Beweidung errechnet werden.

Unterkompensation ist generell zu erwarten, wenn Pflanzen beschädigt werden, die bereits unter Nährstoffmangel oder Konkurrenzdruck leiden, umgekehrt fördern gute Nährstoffversorgung und konkurrenzfreie Verhältnisse eine allfällige Überkompensation (COTTAM et al. 1986). Hier wird die Problematik von Laborversuchen erkennbar (BELSKY 1987), weil sie meistens unter den letztgenannten Verhältnissen stattfinden. Gerade Herbivorinteraktionen sind sehr komplex und sollten auf mindestens drei trophischen Ebenen untersucht werden (TSCHARNTKE 1990). Erst dann sind Kompensationsprozesse wie z.B. bei *Impatiens sultani* überhaupt erklärbar. Diese Pflanze produzierte unmittelbar nach künstlicher Entblätterung verschiedener Intensität extrafloralen Nektar mit dramatisch erhöhtem Aminosäuregehalt. Dieser Nektar steigerte die Besuchsattraktivität für Ameisen, die die Pflanzen vor Herbivoren schützten und eine weitere Entblätterung verhinderten (SMITH et al. 1990).

Besonders interessant ist ein Beispiel der Kompensation nach Beschädigung, die den Lebenszyklus von Pflanzen änderte: Das einjährige Gras *Poa annua* stirbt üblicherweise nach dem Blühen ab. Durch wöchentliches Mähen konnte sie über Jahre weiterbestehen und wurde dadurch eigentlich zu einer mehrjährigen Pflanze (CRAWLEY 1983).

### 1.3.4. Beschädigung oberirdischer Strukturen

Beschädigungen von oberirdischen Pflanzenteilen haben meistens eine Änderung des Ressourcenverteilungsmusters zur Folge. Sie äussert sich einerseits in der jeweiligen Richtung der Verlagerungen, andererseits in den Kosten dafür. Diese pflanzeninternen Aspekte sind eng verzahnt mit den Auswirkungen der Beschädigungen nach aussen, beispielsweise durch eine Anpassung im Lebenszyklus oder durch neue Konkurrenzverhältnisse.

Untersuchungen über die Beschädigung oberirdischer Strukturen konzentrieren sich, neben der Beschädigung durch experimentelle Entblätterung unter kontrollierten Bedingungen, hauptsächlich auf das Herbivorenproblem. Von besonderem Interesse sind Fälle, in denen Regeneration nach der Beschädigung oberirdischer Strukturen verstärkt und effizient einsetzt, wo also Regeneration von Übercompensation begleitet wird. Dies ist unter anderem bei verschiedenen Alpenpflanzen beobachtet worden (GASSER 1989, HASLER 1988, TSCHURR 1987, WILHALM 1990).

Beweidung kann verschiedene Regenerationsmechanismen in Gang setzen. Das Verhalten der Herbivoren selbst ist bereits ein Lenkmechanismus für die betroffene Pflanze, je nach deren Futterpräferenzen (MOSS und HEWSON 1985). Daneben reagieren die Pflanzen selbst spezifisch. Ein Beispiel dafür lieferten *Puccinellia phryganodes* und *Carex subspathacea*, die beide im Eulitoral der Hudson Bay vorkommen. Starke Beweidung durch Gänse regte beide Arten zu einer erhöhten Netto-Primärproduktion an. *P. phryganodes* erreichte sie durch die Bildung zahlreicher neuer Triebe (BAZELY und JEFFRIES 1989), *C. subspathacea* dagegen steigerte an der gleichbleibenden Anzahl Trieben die Blattzahl (KOTANEN und JEFFRIES 1987). Mehrere Autoren verweisen jedoch darauf, dass Pflanzenreaktionen auf Herbivorie nicht in erster Linie artspezifisch erfolgen, sondern vielmehr vom physiologischen Zustand der Pflanze abhängig seien (z.B. MASCHINSKI und WHITHAM 1989). Noch ungenügend erforscht sind Sekundäreffekte der Beweidung auf die Regeneration, z.B. Speichelhormone von Herbivoren, die als kurzfristige Wachstumsstimulation für die Pflanzen herausselektiert worden sind, wie sie etwa von Weissschwanz-Gnus in der Serengeti bekannt sind (MCNAUGHTON 1976), oder auch der Effekt starker Düngung durch die Herbivoren selbst (CARGILL und JEFFRIES 1984). Solche Einflüsse wie auch die Verteilungsmuster vor und nach Beschädigungen sollten unbedingt berücksichtigt werden, um die Regeneration richtig erfassen zu können (VERKAAR 1987).

Die Folgen der Beschädigung von Blättern hängen eng mit dem Entwicklungsstadium zusammen, in dem sich die Pflanze befindet. In der Natur werden oft junge Blätter abgeweidet, weil sie nährstoffreicher sind und höhere Proteingehalte besitzen als alte Organe. Solche Verluste können durch höhere Photosyntheseleistung der älteren Blätter kompensiert werden (BINNIE und CLIFFORD 1980). Die Selektivität der Blattentfernung, das Blattentfernungs muster, spielt aber auch altersunabhängig eine Rolle (MARSHALL 1989, s. Kap. 1.3.2.), speziell unter der Annahme, dass eine Pflanze aus integrierten physiologischen Einheiten (WATSON und CASPER 1984, s. Kap. 1.2.) aufgebaut sei. Die Selektivität äussert sich unter anderem in der Menge der beschädigten Blätter. Diese Beziehung wurde von LUBBERS und LECHOWICZ (1989) an *Trillium grandiflorum* untersucht. Je grösser der Blattverlust auftrat, desto weniger Assimilate wurden in unterirdische Organe abgeleitet. In den Rhizomen selbst wurden die Assimilate nach oberirdischer Beschädigung grösstenteils gespeichert und nicht mehr für das Wurzelwachstum verwendet, wie das bei intaktem Blattwerk geschehen wäre. Zwischen Speicherung und Fortpflanzung durch Samen bestand eine negative Korrelation, d.h. je mehr gespeichert wurde im Wurzelsystem, desto weniger Ressourcen standen für die Fortpflanzung durch Samen zur Verfügung. Die Autoren vermuteten, dass auch das klonale Wachstum stärker gehemmt worden wäre als die Wurzelspeicherung, wenn diese Pflanze klonal wachsen würde. Vergleiche zum Experiment mit *Trillium grandiflorum* fehlen, da der Einfluss oberirdischer Beschädigungen auf die Wurzelentwicklung bis anhin grösstenteils ignoriert wurde (VERKAAR 1988).

Werden Infloreszenzen entfernt oder beschädigt, ändert sich das Ressourcenverteilungsmuster einer Pflanze (HARPER 1977). Bei klonal wachsenden Pflanzen resultiert daraus oft eine Intensivierung des klonalen Wachstums. Anuelle Pflanzen scheinen dagegen eher ihre reproduktiven Strukturen zu regenerieren. So trieb z.B. *Senecio vulgaris* nach Beschädigung der Hauptachse sofort Seitenknospen aus, die bis dahin gehemmt worden waren (HARPER und OGDEN 1970). Auf die Speicherung von Ressourcen in den Wurzeln braucht die Entfernung von Infloreszenzen keinen direkten Einfluss zu haben, weil die Kohlenhydrate in den Rhizomen aus den Blättern stammen.

### **1.3.5. Beschädigung unterirdischer Strukturen**

Organe, die die limitierende Ressource aufnehmen, erhalten unter mittleren

Verhältnissen höhere Investitionen, damit ein Gleichgewicht, bezogen auf den betreffenden Standort bzw. den physiologischen Zustand der Pflanze, aufrecht erhalten werden kann (BLOOM et al. 1985).

Dieses Gleichgewicht spiegelt sich in einem relativ konstanten Verhältnis zwischen Spross- und Wurzelbiomasse. Die Entfernung oder Beschädigung von Wurzelbiomasse führt deshalb unter mittleren Verhältnissen allgemein zu einer gedrosselten Wasser- und Nährstoffaufnahme (BROWER 1983, CRAWLEY 1983), meistens auch zu reduziertem Spross- und kompensatorischem Wurzelwachstum (MÜLLER 1991) oder zu apikalen Dominanzeffekten (DE KROON et al. 1991). Unter veränderten Bedingungen ändert sich auch dieses Spross/Wurzelverhältnis, z.B. bei guter Nährstoffversorgung wird relativ mehr Biomasse in den Trieben und weniger in den Wurzeln akkumuliert. Dass aber auch andere Verhaltensmuster auftreten können, belegen die Untersuchungen von SHIPLEY (1989). Er konnte an 68 Arten, die unter optimalen Bedingungen kultiviert worden waren, ein konstantes Spross/Wurzelverhältnis bestätigen und daraus ableiten, dass die Ermittlung allein der oberirdischen Biomasse ausreiche, um die maximale relative Wachstumsrate von Pflanzen abzuschätzen.

Natürliche Wurzelbeschädigungen sind sehr verbreitet, aber wenig untersucht. Eine der häufigen Schadursachen ist die Wurzelherbivorie. MÜLLER (1991) fand z.B. an *Centaurea maculosa* allein 21 Insektenarten, die die Wurzeln der zweijährigen Pflanze als Nahrung nutzten. Die Folgen der Wurzelherbivorie für Regenerationsmechanismen sind jedoch erst im Zusammenspiel mit den Standortsfaktoren und den spezifischen Pflanzen- und Tiereigenschaften zu beurteilen.

Eine weitere Ursache für Wurzelbeeinträchtigungen ist die mechanische Beschädigung. Die daraus resultierende erzwungene Klonierung wurde häufig bei alpinen Pflanzen beschrieben, z.B. von HARTMANN (1957, 1959). SOMSON (1984) klassierte eine Reihe von Schutthaldenpflanzen in den Pyrenäen aufgrund ihres Wuchsverhaltens bei häufigen Substratbewegungen. Er schuf eigens eine Gruppe, die mechanische Beschädigungen mit Hilfe von Ausläuferbildung und regenerativem Wachstum meistert. Solche Arbeiten sind mehrheitlich beschreibender Natur, quantitative Angaben liegen kaum vor.

Bei der Beschädigung unterirdischer Strukturen sollte die Stelle bekannt sein, an der Wurzeln durchtrennt oder verletzt wurden, um Regeneration diagnostizieren zu können. Aus praktischen Gründen beschränken sich die bisherigen Beobachtungen vorwiegend auf Laborversuche.

Die Durchtrennung der meist unterirdischen Verbindung zwischen Ramets durch erzwungene Klonierung entspricht einem Fortpflanzungsprozess. Wird von einem Mutterindividuum, das aus einem Rametverband besteht und die Eltern- oder P-Generation darstellt, ein einzelnes Ramet abgetrennt, sei es hier Tochterramet oder -individuum genannt, und repräsentiert die F<sub>1</sub>-Generation. Bei vielen Pflanzen sind optisch keine Altersunterschiede zwischen einzelnen Ramets der P-Generation erkennbar, weshalb die Mutter/Tochterterminologie dann rein willkürlich verwendet wird. In der Einzelrametklonierung (URBANSKA 1986) werden die Ramets einzeln wieder eingepflanzt und können danach weitere Generationen bilden. Betrachtet man allein die Phase nach der Einpflanzung, wird am sinnvollsten eine ähnliche Benennung gewählt: Ausgangsramets werden als Mutterindividuen bezeichnet, jene der nachfolgenden Generationen als Tochterramets.

Auf Individuumsstufe sind die Folgen einer Durchtrennung zwischen Ramets also an zwei Organismen zu betrachten, dem Mutter- und dem Tochterindividuum. Die meisten Untersuchungen beschäftigen sich mit den Kompensationsprozessen der Mutterindividuen. Dort haben Stolondurchtrennungen oft eine Umverteilung von Ressourcen in der Pflanze zur Folge. Bei *Ranunculus repens* wurden Trockengewichtsanteile in Organe verschoben, die die Selbständigkeit des Individuums erhöhten, was auf Kosten des klonalen Wachstums geschah (LOVETT-DOUST 1981a). *R. repens* kompensierte also den Verlust zuerst durch eine Ressourcenumverteilung. Der Ersatz der abgetrennten Wurzeln und die Bildung neuer Ramets wurde erst später aufgenommen. Diese Reaktion ist nur eine Möglichkeit, auf eine Durchtrennung von Wurzeln zu antworten. Sehr verbreitet sind apikale Dominanzreaktionen. Sie verfolgen dasselbe Ziel, die raschestmögliche Selbständigkeit des beschädigten Individuums wiederherzustellen. Dieses Ziel wird aber nicht durch eine Konsolidierung der bestehenden Strukturen erreicht, sondern durch eine Risikoauflösung auf neu produzierte klonale Einheiten. Die Hemmung von schlafenden Rhizomknospen durch apikale Meristeme fällt dann weg, sobald diese Apikalmeristeme abgetrennt oder funktionsunfähig werden. An *Carex bigelowii*-Rhizomen wurde beobachtet, dass selbst neunjährige Rhizomabschnitte, die längst keine assimilierenden oberirdischen Organe mehr trugen, nach Abtrennung des Apikalmeristems wieder austrieben (JÓNSDÓTTIR und CALLAGHAN 1988). Das dürfte für die meisten klonal wachsenden Pflanzen gelten. Solche schlafenden Knospen sind aber auch von einjährigen Pflanzen, z.B. *Senecio vulgaris* (HARPER und OGDEN 1970), bekannt. Dieses apikale Dominanzver-

halten ist definitionsgemäss nicht regenerativ, weil es nicht an der beschädigten Stelle stattfindet und keinen Ersatz für die abgetrennte(n) Einheit(en) liefert.

Regeneratives Wachstum ist hingegen oft an den abgetrennten Tochterindividuen festzustellen, die als Ersatz für die Verbindung zum Muttermodul (P) Wurzeln und neue Ramets bilden.

Die Abgrenzungsmöglichkeiten von regenerativem und expansivem Wachstum nach unterirdischer Beschädigung hängen stark von der Architektur einer Pflanze ab und sind auf Individuumsstufe nicht immer gewährleistet.

#### 1.4. REGENERATIONSPOTENTIAL

Das Regenerationspotential bezeichnet die Fähigkeit zur Ausnutzung aller pflanzenverfügbaren Ressourcen, die die Regeneration eines Individuums bzw. einer Population sichert. Es hängt vermutlich direkt vom Wachstumsvermögen der Pflanzen ab. Auf Individuumsebene vom Wachstumsvermögen der einzelnen Organe, auf Populationsebene von der Summe des Organwachstumsvermögens der Individuen sowie der Kapazität der vorhandenen Diasporen plus dem Einwanderungspotential von Diasporen. Gerade für Individuen wurde dieses Problem bisher wenig untersucht. Als Mass für das Regenerationspotential einer klonal wachsenden Pflanze wurde die Anzahl der maximal möglichen Klonierungen pro Saison vorgeschlagen, die eine Pflanze unbeschadet übersteht (TSCHURR 1987).

Ob das Regenerationspotential konstant sei oder variabel, und ob es für die Pflanze ein optimales oder gar ein maximales Regenerationspotential gebe, hängt von mehreren zugrundeliegenden Parametern ab. Der Aufbau eines Individuums dürfte, zumindest bei grösseren und mehrjährigen Rhizomsystemen, das Regenerationspotential mitbestimmen, wenn man davon ausgeht, dass ein Stofffluss stattfindet und eine grosse Struktur auch grosse Reserven anlegen kann. So wurde die Bedeutung der Pflanzengrösse von *Clintonia borealis* für das Regenerationspotential an zwei Parametern nachgewiesen, die Bestandteil dieses Potentials sind: der Rametmortalität und des klonalen Wachstums (ASHMUN und PITELKA 1985). Ein weiteres Argument für einen Zusammenhang zwischen Regenerationspotential und Individuengrösse liefert der Vergleich mit den ersten Lebensstadien einer Pflanze. Dort repräsentiert die Keimplingsgrösse das embryonale Kapital (HARPER und OGDEN 1970).

Umgekehrt kann das Regenerationspotential genutzt werden, um den Habitus einer Pflanze an verschiedene Beschädigungen anzupassen. Es ist z.B. allgemein bekannt, dass sich beweidete Gräser stärker verzweigen und mehr Triebe bilden (MCNAUGHTON 1979, OWEN und WIEGERT 1981, JERLING 1988).

Klonal wachsende Pflanzen sind oft langlebig. Hohes Alter gerade bei beweideten Gräsern wird als Anpassung an die Beschädigung interpretiert (OWEN und WIEGERT 1981). Die Pflanzen sind zu klonalem Wachstum gezwungen, weil eine Samenbildung verunmöglicht wird. Es ist deshalb anzunehmen, dass das Regenerationspotential beibehalten werden kann. Bei künstlicher vegetativer Fortpflanzung, sei es im Labor oder mittels Stecklingen, dürfte ein solches ungemindertes Regenerationspotential jedoch abnehmen, da eine Anpassung normalerweise über evolutive Zeiträume hinweg stattfindet. Immerhin vermutete HARTMANN (1957) eine Ermüdung bei Pflanzen aus künstlicher vegetativer Fortpflanzung. In einem gewissen Alter können viele Pflanzen Umschaltungen (*trade offs*) ihres Metabolismus vornehmen. Bei *Agropyron caninum* und *A. repens* ist dieses Alter mit der Fähigkeit zur Fortpflanzung mittels Samen erreicht. Sie schalten um zwischen vegetativem Wachstum und Blütenbildung, je nachdem, welche Strategie effizienter ist (TRIPATHY und HARPER 1973). Gleichzeitig bedeutet diese Umschaltung eine Wahlmöglichkeit zwischen Vorgängen auf Individuum- oder auf Populationsstufe. Etliche Pflanzen dürften demnach die Wahl haben, wie sie ihr Regenerationspotential einsetzen wollen. Bei Einjährigen werden Umschaltungen offenbar anders gehandhabt. HARPER (1977) unterschied zwei Kategorien. In die erste reihte er einjährige Pflanzen ein, die zuerst nur vegetativ wachsen, gefolgt von einer Umschaltung mit anschliessender Blütenbildung und Absterben der Individuen. Zur zweiten Kategorie zählte er Pflanzen, die vegetatives Wachstum und Blütenbildung parallel fördern oder derart häufige Umschaltungen vornehmen können, dass beide Vorgänge gleichzeitig wahrgenommen werden. Solche Umschaltungen treten jedoch nicht allein altersabhängig auf, sondern auch willkürlich als Antworten auf Beschädigungen, z.B. infolge wechselnder Futterpräferenzen von Herbivoren (DIRZO 1985).

Eine saisonale Abhängigkeit des Regenerationspotentials gilt als gesichert, sie wurde sowohl im Feld- (NOBLE et al. 1979) wie im Laborversuch (TSCHURR 1990) nachgewiesen. Es muss deshalb über eine ganze Saison hinweg erhoben werden.

Das gesamte Regenerationspotential wird unter normalen Verhältnissen kaum ausgeschöpft. Viele Pflanzen assimilieren unter ihrem Optimum, weil Orte

für den Verbrauch der Assimilate fehlen (HEICHEL und TURNER 1983, KÖRNER 1984). Nach der Beschädigung von Organen sind deshalb leicht Überkompensationen möglich. Eine anhaltende Beschädigung dürfte bei gewissen Pflanzen eine dauernde Überkompensation zur Folge haben und einer Effizienzsteigerung gleichkommen, bis sich die Pflanzen wieder darauf eingestellt haben, mutmaßte SOLBRIG (1981). Ob die Höhe des Regenerationspotentials von der Reichhaltigkeit des Ressourcenangebotes abhängt, ist unklar. Einerseits deutet die Feststellung darauf hin, dass Pflanzen von reicheren Standorten höhere potentielle Wachstumsraten besitzen als solche von armen Standorten (GRIME 1977), und deshalb möglicherweise über ein höheres Regenerationspotential verfügen. Andererseits sind Pflanzen mit geringen potentiellen Wachstumsraten sehr häufig, vor allem an extremen Standorten, was vermuten lässt, dass Umschaltungen stattfinden können: anstatt hohe relative Wachstumsraten zu erzielen kann eine Pflanze die Ressourcen effizienter nutzen, die beiden Verhaltensweisen bildeten so gesehen Alternativen (CHAPIN 1980). Damit es sich aber um wirkliche Alternativen handelt, darf eine erhöhte Nutzungseffizienz die beschriebene Umschaltungsmöglichkeit zwischen Individuum- und Populationsstufe nicht einschränken. Dies scheint nicht der Fall zu sein, denn punkto Ressourcenbedarf und Initialkosten dürfte die Ausbildung beider Strategien, Fortpflanzung durch Samen und klonales Wachstum, äquivalente Ansprüche haben (RYLE 1972).

Auch auf Populationsstufe selbst sind Umschaltungen zwischen verschiedenen Nutzungen des Regenerationspotentials bekannt. Sie konnten beispielsweise durch Qualitätsänderungen des Ressourcenangebotes direkt erzwungen werden: Populationen von *Polygonum viviparum*-Bulbillen regenerierten entsprechend der Zusammensetzung des Nährmediums zu kurzlebigem, sehr dichtem Kallus oder zu langlebigem und spärlichem (CARAMIELLO et al. 1987).

Ein wichtiger Aspekt der Regenerationsfähigkeit einer Population ist ihre genetische Vielfalt, die eng mit der Populationsgrösse und dem reproduktiven Verhalten einer Population zusammenhängt. Dass das Regenerationsvermögen bei gewissen Pflanzen direkt vererbbar sein könnte, lässt ein Versuch an diploiden *Medicago sativa*-Stämmen vermuten. Dort wurde vererbte Regenerationsunfähigkeit nachgewiesen, indem selektiv Individuen herangezüchtet wurden, bei denen keine Knospendifferenzierung mehr stattfand (REISCH und BINGHAM 1980). Ganz allgemein aber ist die genetische Vielfalt umso entscheidender, je kleiner eine Population ist, da die Risikoverteilung umso

geringer ausfällt. Kleine Populationen sind deshalb stärker von einer genetisch ungünstigen Konstellation betroffen. Ungünstig heisst vor allem, dass die Population einen geringen Grad an Polymorphismus aufweist, aber auch die Neigung zu Homozygotie kann sich negativ auswirken (LOESCHKE 1988). Ausserordentliche Beschädigungen einer Population mit starker Dezimierung als Folge werden dann zu einem genetischen Problem, wenn die Population sich nicht rasch genug wieder erholt. Die Reduzierung allein, der "Flaschenhals", durch den die Population durchgeht, beeinflusst die Qualität der Regeneration nicht primär, denn die genetische Varianz nimmt erst über mehrere Generationen der Beeinträchtigung hinweg massiv ab (LOESCHKE 1988). Der Verlust genetischer Varianz kann durch Mutationen nur dann ausbalanciert werden, wenn die effektive Population eine bestimmte Grösse aufweist. FRANKLIN (1988) schlug aufgrund von empirischen Untersuchungen an *Drosophila*-Populationen die Mindestzahl von 500 Individuen vor.

## **1.5. EVOLUTIVE ASPEKTE DES REGENERATIVEN VERHALTENS**

Die evolutive Erfassung der Regeneration bei Pflanzen hängt wiederum von der biologischen Organisationsstufe ab, auf der sie betrachtet wird. Evolution muss mindestens auf Stufe Individuum ablesbar sein, und zwar aus der Ökologie der Individuen, weil dort die relevanten Selektionsvorgänge erscheinen (HUTCHINSON 1965). Geburts- und Sterberaten von Individuen sind gute Parameter, da sie evolutiv ausschlaggebend sind, während Geburts- und Sterberaten von Ramets bloss die Konstitution und Grösse der biologischen Individuen anzeigen (vgl. HARTNETT und BAZZAZ 1985).

Dass Regenerationsfähigkeit ein "Urmuster" im Verhalten von Pflanzen ist, wie z.B. die Fortpflanzung, ist unsicher, obwohl Beschädigungen, etwa durch hohe Lichtintensitäten, als ursprünglich angenommen werden können. Nach OWEN und WIEGERT (1981) könnte die Entwicklung des Regenerationsvermögens auch parallel zu derjenigen von Herbivoren erfolgt sein, die sie ins Miozän datieren. VAN DER MEIJDEN und Mitarbeiter (1988) formulierten kürzlich eine Hypothese, die Regeneration als Alternativstrategie zur Herbivorabwehr von Pflanzen erachtete. Die Alternative wurde diesen Autoren zufolge entwickelt für Fälle, in denen sich höhere Investitionen in Verteidigungsmechanismen nicht lohnen, weil sie zu kostspielig ausfallen würden oder weil damit

der Herbivorendruck nicht wirksam gesenkt werden könnte. Dieselben Autoren postulierten, Pflanzen hätten entweder ein gut entwickeltes Regenerationsvermögen und eine schwache Abwehrfähigkeit oder umgekehrt oder dann Zwischenformen beider Strategien.

Schon früher wurden Umschaltungen als evolutive Strategien interpretiert, die Pflanzen bessere Anpassungsfähigkeit und effizientere Nutzung der sich verändernden Umgebung erlauben sollte. Als Beispiel sei die Umschaltung zwischen Guerilla- und Phalanxwachstum genannt. CARLSSON und CALLAGHAN (1990) stellten sie in *Carex bigelowii*-Populationen fest und sahen darin eine evolutive Strategie.

Auf Populationsstufe dürfte die Häufigkeit solcher Umschaltungen während der Sukzession von Populationen eine entscheidende Grösse sein, die vermutlich auch ein Mass für die Fitness der jeweiligen Populationen darstellt. Gerade die drohende Reduktion der Pflanzenfitness durch Herbivorie wäre ein guter Grund, von Umschaltungsmöglichkeiten zwischen Abwehr und Regeneration Gebrauch zu machen (VAN DER MEIJDEN et al. 1988). Der Populationsumsatz selbst lässt sich anhand von sogenannten "Halblebenszeiten" feststellen, nach denen die Hälfte der Individuen abgestorben sind (SARUKHAN und HARPER 1973). Es wäre wünschenswert, wenn Konzepte zur Erfassung der Regeneration sowohl die Individuum- wie auch die Populationsstufe berücksichtigten. Bezogen auf den Umsatz zu regenerierender Einheiten wären z.B. auch Halblebenszeiten für einzelne Ramets anzugeben.

Mit fortschreitender Sukzession ändert sich die Populationsstruktur, und zwar immer dann, wenn die Umgebungsstimuli Reaktionen ausserhalb der durchschnittlichen Bandbreite der phänotypischen Plastizität aller Individuen hervorrufen. Diese Änderungen entsprechen dann einer Adaptation der Population an diese Umgebungsstimuli, die immer auf eine bestmögliche Fortpflanzung abzielt (JANION 1989). Solche Adaptationen haben insofern regenerativen Charakter, als sie auf einem Generationenumsatz auf Populationsstufe, also dem Ersatz der Individuen durch neue, beruhen. Ob die Populationsentwicklung gerichtet sei, hat grundsätzliche Bedeutung für die Beschreibung des Verlaufs der Regeneration in Populationen. Ein zyklischer Wechsel ist nach SILVERTOWN (1991) bei Pflanzen genauso möglich wie in Tierpopulationen. Der Nachweis sei bis heute nur darum schwierig geblieben, weil infolge des modularen Wachstums und der daraus resultierenden Langlebigkeit der Individuen einer Population enorme Beobachtungszeiten notwendig sind. Daneben ist das noch weitgehend unerforschte Problem der Selbstklonierung bei

klonal wachsenden Pflanzen ein zusätzliches Erschweris, das neuer Untersuchungsmethoden bedarf.

Noch zu erforschen ist, ob der Betrag des Regenerationspotentials sowohl auf Individuum- wie auf Populationsstufe unverändert bleibt während der Sukzession. Gewiss spielt primär eine Rolle, ob die Sukzession selbst kontinuierlich abläuft. Herbivore z.B. können sie wirksam beschleunigen oder verlangsamen (LUBCHENCO 1983, McBRIEN et al. 1983). Vor allem vegetativ sich fortpflanzende Populationen können verschwinden, wenn sich die Umgebungsverhältnisse stark änderten. Langsame Änderungen über längere Zeit hingen lassen oft kaum Unterschiede zum ursprünglichen Verhalten erkennen. So hatte die starke Beweidung von nordamerikanischen Steppen durch Säuer während beinahe fünf Jahrzehnten geringe Biomasseunterschiede im Vergleich mit unbeweideten Pflanzen ergeben (MILCHUNAS und LAUENROTH 1989). Regeneration als Überlebensstrategie von Populationen hängt in diesem Sinne von der Regelmässigkeit der Umgebungsbedingungen ab. Evolutive Wechsel ereignen sich oft in kleinen Populationen (FRANKLIN 1980). Deshalb müsste der evolutive Aspekt des Regenerationspotentials vorwiegend dort untersucht und experimentelle Studien mit Feldbeobachtungen in Einklang gebracht werden.

## 2. UNTERSUCHUNGSGEBIET, MATERIAL UND METHODEN

### 2.1. ZUM UNTERSUCHUNGSGEBIET

Es wird im folgenden lediglich eine kurze Beschreibung des Untersuchungsgebietes eingeflochten, da genaue Angaben über dasselbe Gebiet bereits in früheren Arbeiten aufgeführt wurden (vgl. z.B. CADISCH et al. 1929, GIGON 1971, FOSSATI 1980). Die Versuchsflächen lagen einerseits auf Karbonatböden im Strelagebiet, andererseits auf silikatischer Unterlage am Jakobshorn (Fig. 1). Die Karbonatflächen lagen auf 2400 m ü.M. und wiesen unterschiedliche Hangneigung auf: von ebener Kuppenlage bis Schräglage mit 15% Steilheit auf einer buckligen, maschinell bearbeiteten 12-jährigen Skipistenplanierung. Eine Korngrösse von 5 cm und mehr und ein geringer Feinerdeanteil waren die herausstechendsten Merkmale. Die Piste überzog eine breite Hügelflanke, die im unteren Teil steil abfiel und konvex war, im oberen Teil konkave Form hatte und abflachte, mitunter einige Schneetälchen einschloss. Die umgebende Vegetation konnte als ein *Seslerietum* beschrieben werden und bildete vorab in den steileren Partien die charakteristischen Treppenrasen aus. Die Flächen waren ESE-exponiert.

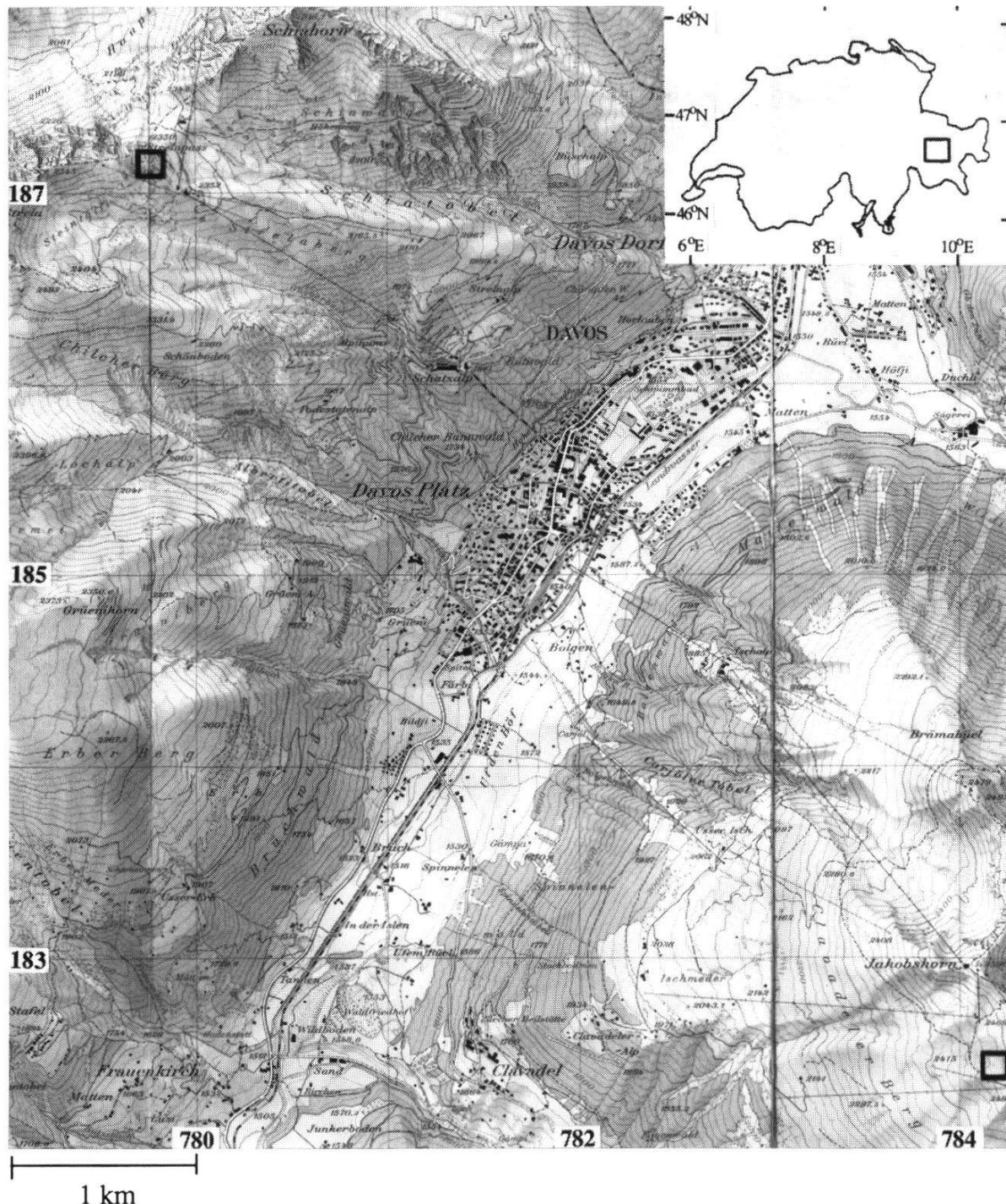
Die Flächen auf Silikat befanden sich 2500 m ü.M. und hatten eine einheitliche Neigung von ca. 3%. Sie lagen auf einer Planierung, die teilweise in einem *Curvuletum*, aber auch in einer ursprünglichen Geröllflur, angelegt worden war. Die ebenfalls maschinell hergerichtete, bandförmige Planierung war neun Jahre alt und verfügte über einen deutlich höheren Feinerdeanteil als jene auf Karbonat. Die Korngrösse betrug durchschnittlich ca. 2-3 cm. Die umgebende Vegetation konnte auf der hangunteren Partie als *Curvuletum* mit hohem Deckungsgrad angesprochen werden, hangaufwärts bestand bereits eine Geröllhalde. Alle Flächen waren WNW-exponiert.

Das Untersuchungsgebiet war während den vier Versuchsjahren geprägt durch warme Winter. Die Berichte der Schweizerischen Meteorologischen Zentralanstalt lieferten für die Untersuchungsperiode 1987-90 folgendes Bild des Klimageschehens auf dem Weissfluhjoch (2690 m ü.M.):

**1987:** Überdurchschnittlich hohe Jahresniederschläge und deutlich höhere Jahrestemperaturen als im mehrjährigen Mittel charakterisierten das Jahr. Zwölf Wochen waren ohne Schneedeckung, wobei der Schnee erst in den letzten Julitagen wegschmolz. Während im Juni die doppelten und im Juli die dreiviertelfachen mittleren Niederschläge fielen, musste der Oktober mit der

Hälften der durchschnittlichen Menge auskommen.

**1988:** Ein beträchtlicher Wärmeüberschuss und einen der drei wärmsten Januare seit der Jahrhundertwende setzten die Wärmeperiode des Vorjahres fort. 14 Wochen blieben der Vegetation zwischen der Schneedeckung, be-



**Fig. 1.** Lage des Untersuchungsgebietes (reproduziert mit Bewilligung des Bundesamtes für Landestopographie vom 2.12.1991). Die Versuchsflächen sind mit Rechtecken markiert.

*Location of the study site (Permission for copyright by the Swiss Federal Office of Topography from December 2, 1991).*

ginnend Mitte Juli. Einzig der August war mit 132% der mittleren Niederschläge feucht in jenem Sommerhalbjahr.

**1989:** Wiederum trat ein hoher Wärmeüberschuss von 2.0 bis 2.5°C im Jahresvergleich auf mit grosser Trockenheit im Januar. Niederschlagsdefizite und eine hohe Sonnenscheindauer zeichneten den Oktober und November aus. Die Mitteltemperaturen der Sommermonate entsprachen dem Durchschnitt.

**1990:** Die Folge sehr warmer Jahre erfasste auch 1990. Es wurde der wärmste Februar seit über 120 Jahren aufgezeichnet. Der August ist der einzige Monat während der vierjährigen Arbeit ohne Schneefall und erhielt lediglich die Hälfte der durchschnittlichen Niederschläge. Die Mitteltemperaturen der Monate Juni bis August lagen deutlich über dem langjährigen Durchschnitt. Darauf folgte ein kalter September, während dem an 17 Tagen Schnee fiel. Im November fiel mit 141% der mittleren langjährigen Menge viel Schnee.

**Tab. 1.** In den Versuchen verwendetes Pflanzenmaterial.

*Plant material used in the experiments.*

S = Substrat (Ca = Karbonat, Si = Silikat); H = Höhe über Meer in (m); Exp. = Exposition;  
\* = Landeskarte der Schweiz, 1: 25 000, Blatt 1197 und 1217.

Art	Fundort(e)	S	H	Exp.	Koordinaten*
<i>Achillea atrata</i>	Schiahorn	Ca	2450	SE	780.800/187.650
	Ducantal	Ca	2100	E	784.520/175.550
	Witihüreli	Si	2600	NE	785.600/181.000
	Strelagrat	Ca	2460	ESE	779.625/187.190
	Strela	Ca	2480	SE	779.550/187.300
	Ducantal	Ca	2100	E	784.520/175.550
	Schiahorn	Ca	2580	SE	780.600/187.725
	Ducantal	Ca	2300	SE	783.320/174.280
	Gotschnagrat	Ca	2280	ENE	783.625/192.500
	Jakobshorn	Si	2620	WSW	784.325/182.630
<i>Chrysanthemum alpinum</i>	Jatzhorn	Si	2600	o	784.700/182.350
	Strela	Ca	2440	SE	779.750/187.120
	Chörbshorn-Gipfel	Si	2640	o	777.775/184.800
	Jatzhorn	Si	2560	SW	784.550/182.375
	Strela	Ca	2440	SE	779.500/187.150
	Vorder-Latschüel	Si	2420	SE	778.900/186.450
	Jakobshorn	Si	2620	WSW	784.325/182.630
	Wannengrat	Si	2440	N	778.500/185.825
	Ducantal	Ca	2280	ESE	783.400/174.225
	Vorder-Latschüel	Si	2460	SE	779.020/186.500
<i>Luzula lutea</i>	Jakobshorn	Si	2540	W	784.300/182.625
	Schiahorn	Ca	2440	SE	780.775/187.600
	Wannengrat	Si	2440	NW	778.575/185.850
	Schiahorn	Ca	2440	SE	780.775/187.600
	Vorder-Latschüel	Si	2420	SE	779.075/186.450
	Wannengrat	Si	2460	NNE	778.725/185.840
	Wannengrat	Si	2460	NNW	778.530/185.825

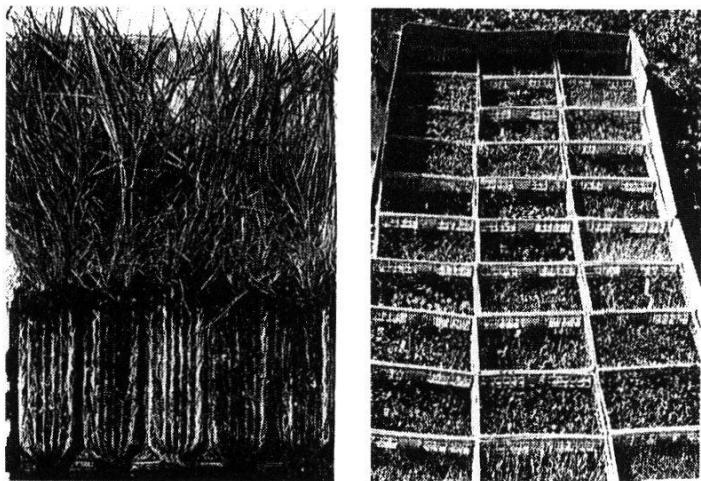
## 2.2. MATERIAL

Die Auswahl der verwendeten Pflanzen (Tab. 1) richtete sich nach der Maxime, jeweils möglichst von derselben Population zu sammeln, ohne lokale Schäden an bestehenden Populationen anzurichten. Die Namengebung stützte sich dabei auf HESS et al. (1967-72). Alle Pflanzen wurden sorgfältig mit Spitzschaufeln aus der Erde gelöst, in Clavadel (1660 m ü.M.) bewässert und nach höchstens einem Tag in Zürich (470 m ü.M.) in Töpfe eingepflanzt, um später, nach einer Erholungsphase, kloniert zu werden.

## 2.3. VERSUCHSBEDINGUNGEN IM GEWÄCHSHAUSS UND IN DER KLIMAKAMMER

Das verglaste Gewächshaus in Zürich (470 m ü.M.) war mit elektronisch gesteuerten Sonnenstoren ausgestattet, die einen konstanten Temperaturwert in der Hauptkammer gewährleisten sollten. Die untersuchten Pflanzenproben wurden alle in einer ebenfalls beschatteten Nebenkammer aufbewahrt, die im Winter nicht beheizt war, jedoch keine Fröste erhielt. Die Verglasung wirkte als partieller UV-Filter, dessen Wirkung nicht berücksichtigt wurde. In der Klimakammer herrschte eine konstante Temperatur von 13°C, die Luftfeuchtigkeit betrug 70% und Licht brannte während 14 Stunden/Tag. Im Sommer wurde an beiden Orten täglich, im Winter zweimal wöchentlich, mit Leitungswasser gegossen. Milben und Blattläuse wurden mit Pestiziden ferngehalten. Als Substrat für alle Versuchsserien diente eine Mischung aus einer handelsüblichen Blumentopferde (170-270 mg/l Stickstoff, 190-300 mg/l Phosphat, 210-330 mg/l Kalium), Perlit und Sand im Verhältnis 8:2:1. Perlit ist ein grobkörniges Kunststoffpräparat, das die Luftdurchlässigkeit und die Wasseraufnahmefähigkeit des Substrates erhöht.

Als Pflanzbehälter fanden fünfkammerige Rootrainer®-Elemente (Spencer Lemaire, Kanada) Verwendung. Eine einzelne Kammer hatte einen Querschnitt von 2.8 mal 2.0 cm<sup>2</sup>, war 10.0 cm tief und unten geöffnet. Die Elemente waren aufklappbar und erleichterten dadurch das Herausnehmen der angezogenen Individuen. Rootrainer® bestehen aus Polyvinylchlorid und lassen sich mehrmals gebrauchen. Sie wurden nebeneinander in Klapp-Harassen aufgestellt, so dass 210 Individuen auf einer Fläche von  $\frac{1}{4}$  m<sup>2</sup> Platz fanden (Fig. 2). Die Pflanzen wuchsen darin bis zu einer gewissen Grösse unter konkurrenzfreien Bedingungen heran.



**Fig. 2.** Rootrainer®-Pflanzbehälter. Links: Geöffnetes Segment, zu beachten die linearen Wurzelprofile; rechts: Klapp-Harasse mit Rootrainer-Elementen für je 210 Individuen.  
*Rootrainer®-elements. Left: Opened segment, note the linear root profiles; right: fold boxes with rootrainer®-elements for 210 individuals.*

Je nach Wuchsform der Pflanzen konnte die Klonierung von Hand ausgeführt werden, speziell bei Guerilla-Strategen, von denen jedoch meistens nur noch einzelne Ramets bewurzelt blieben; Ramets von dichten oder verholzten Strukturen wurden mit dem Skalpell voneinander getrennt, wobei die Wurzeln möglichst auf alle Ramets verteilt wurden.

#### 2.4. ZU DEN EINZELNEN GEWÄCHSHAUS- UND KLIMAKAMMERVERSUCHEN

Die Reihenfolge der durchgeföhrten und nachfolgend besprochenen Versuche (Tab. 2) wurde bewusst aus der Logik ihrer Konzeption und nicht nach zunehmender Komplexität oder nach der Ähnlichkeit der Versuche zueinander gewählt. Die Einzelrametklonierung bildete das Basisexperiment, aus dem die übrigen entwickelt worden waren. Dieses Vorgehen ermöglichte ein allmähliches Einkreisen des Themas Regeneration auf Individuumebene, das auf diese Weise auf dem weitgehend unerforschten Versuchsgebiet flexibler zu handhaben war - quasi im Baukastensystem - als eine zum vornherein fixierte Versuchsanordnung. Für die Feldversuche treffen diese Bemerkungen genauso zu, die Übersicht (Tab. 2) fasst deshalb alle Experimente zusammen.

**Einzelrametklonierung (SRC=Single Ramet Cloning):** Im Felde wurden klonal wachsende Pflanzen gesammelt und in Zürich in Töpfen eingepflanzt,

**Tab. 2.** Durchgeführte Versuche. GH = im Gewächshaus, KK = in der Klimakammer angelegt.

*Experiments carried out. GH = in the greenhouse, KK = in the growth chamber.*

Experiment	GH	KK	Feld
Einzelramet-Klonierung SRC	x	x	x
Multirametklonierung MRC	x	-	-
Maximumklonierung	x	x	-
Rametgrösse und regeneratives Verhalten	x	-	x
Düngerversuch	x	-	x
Verfügbarer Wurzelraum und regeneratives Verhalten	x	-	-
Austreibungsvermögen von Wurzelstücken	x	-	-
Blattschnittversuch	x	-	x
Direkte Klonierung	-	-	x
Populationsdichte	-	-	x

wo sie bis zum Versuchsbeginn verblieben. Die einzelnen Ramets wurden bis zu einer minimalen Grösse, die noch wuchsfähig ist (Erfahrungswerte, je nach Art), voneinander separiert und eingepflanzt. Meistens verfügten die Ramets nach dieser Behandlung kaum mehr über Wurzeln. In einwöchigem Turnus wurde ihr Überleben und der Rametbestand während ca. sechs Wochen protokolliert. In den Jahren 1986 und 87 geschah dies pauschal pro Versuchspopulation, von 1988 bis 90 einzeln für jedes Ausgangsramet bzw. -individuum, im folgenden kurz Modul genannt. Die Zahl der Module wurde bei Versuchsbeginn als 100% definiert. Zuwächse und Verluste erhielten Prozentwerte bezogen auf den Ausgangszustand, d.h. eine Versuchspopulation mit 10% Rametverlusten nach sechs Wochen wurde mit 90% Rametbestand angegeben. Meistens stellten zwischen 50 und 100 Module eine experimentelle Population eines Taxons dar. Entstehende Blüten wurden zugunsten des vegetativen Wachstums weggeschnitten, die Blätter von Gräsern entsprechend kurzgehalten. Die SRC-Behandlungen fanden im Frühling, im Sommer und im Herbst statt.

**Multirametklonierung (MRC):** Im MRC-Verfahren wurden Rametgruppen als Ausgangseinheiten betrachtet. Die einzelnen Serien umfassten Gruppen von jeweils zwei, vier oder sechs miteinander verbundenen Ramets. Die Rametgruppen wurden miteinander und mit den SRC-Serien punkto Überleben und Rametbestand verglichen. Es wurden nur Gruppen verwendet, deren Ramets noch eindeutig miteinander verbunden waren. Im Unterschied zur SRC-Behandlung waren die Module durchwegs bewurzelt. Die Wachstumsbedingungen entsprachen denjenigen im SRC-Versuch. Der Endbestand an Ramets bezog sich immer auf die Anzahl der Ausgangsindividuen bei Versuchsbeginn. Ein als 4er-Gruppe kloniertes Modul, das nach sechs Wochen sechs Ra-

mets trug, figurierte demnach mit 150% Rametbestand.

**Maximumklonierung:** Nach einer regulären SRC-Behandlung und sechswöchiger Wachstumsphase wurden die Individuen mit dem grössten Rametzuwachs für eine nächste Klonierung ausgesondert. Die maximal mögliche Anzahl Wiederholungen dieses Vorgangs pro Saison sollte durch geschickte Wahl des Klonierungszeitpunktes realisiert werden. Dieser hing dabei von der Entwicklung bzw. Klonierbarkeit der Pflanzen ab und zielte immer darauf ab, eine möglichst hohe Ausbeute an Ramets zu erhalten. Die Schicksale der einzelnen Ramets wurden während des gesamten Versuchs protokollarisch festgehalten. Jeder neue Klonierungsschritt begann wieder mit einem Modulbestand von 100%.

**Serien mit unterschiedlicher Rametgrösse:** Die beiden Gruppen "grosser Ramets" und "kleine Ramets" setzten sich weitgehend aus extremen Größenvarianten zusammen. Kleine Ramets hatten bei allen Arten ungefähr die halbe Grösse grosser Ramets. Die Versuchsanordnung entsprach derjenigen im SRC-Experiment. Zur Klonierung gelangten möglichst wenige und möglichst grosse, d.h. zahlreiche Ramets umfassende, Pflanzen.

**Düngerversuch:** Mit Certoplant Royal® wurde ein Langzeidünger gewählt, der speziell das Wurzelwachstum fördern sollte (8.5% Stickstoff, 7.0% Phosphat, 10.0% Kalium, 2.0% Magnesium). Für eine erfolgreiche Verankerung nach einer späteren Einpflanzung in der alpinen Stufe ist dieser Prozess von existentieller Bedeutung, zumal die Vegetationszeit sehr kurz ist und die oberirdische Biomasse danach zu grossen Teilen ins Wurzelwerk zurückgezogen wird. Der pulverförmige Dünger wurde in Konzentrationen von 100g/m<sup>2</sup> und 50g/m<sup>2</sup> auf die mit Gartenerdemischung gefüllten Rootrainer® aufgetragen. Eine gründliche Wässerung verteilte die Nährstoffe in der oberen Erdschicht, worin die klonierten Individuen anschliessend eingepflanzt wurden. Nach dieser einmaligen Düngerapplikation erfolgte dasselbe Prozedere wie im SRC-Versuch.

**Topfversuche:** Die vor allem bei den Multiramet-Klonierungen beobachtete Raumknappheit in den engen Rootrainer®-Kammern gab den Anlass, Plastiktöpfe mit 12.5 cm oberem und 9.7 cm unterem Randdurchmesser und einer Tiefe von 11.0 cm als Behälter auszutesten und mit den Rootrainer® zu vergleichen. In beiden Gefässen wurden die beschriebenen Multirametklonierungen mit je 20 Ausgangsindividuen durchgeführt.

**Test des Austreibungsvermögens von Wurzelstücken:** Von 16 Arten wurden je 10 Wurzelstücke von verschiedenen Individuen und von 1 cm Länge ca. 1 cm tief in Saatschalen eingepflanzt. Die beschriebene Erdemischung

und das übliche Bewässerungsregime im Gewächshaus bildeten die Umgebung. Erfasst wurde nicht die maximale Überlebensrate, sondern lediglich das Austreibungsvermögen in % der Anzahl eingepflanzter Wurzelstücke, ungeachtet einem späteren Absterben bereits ausgetriebener Einheiten.

**Blattschnittversuch:** Von drei Arten dienten je 30 einzelklorierte Ramets als Ausgangsmaterial. Die jeweils 30 Ramets wurden in drei Gruppen aufgeteilt und einer unterschiedlichen Behandlung unterzogen: Die erste Gruppe stellte die Kontrolle und entsprach einer normal SRC-behandelten Population. In der zweiten Gruppe wurden alle Blätter quer zur Blattachse halbiert. Die dritte Gruppe erlitt den radikalsten Eingriff durch Wegschneiden aller Blätter direkt über dem Vegetationspunkt, d.h. eine Totalentlaubung. Der Blattschnitt erfolgte unmittelbar nach der Einzelrametklonierung, die Anzahl vorhandener Ramets bei Versuchsende in % der Ausgangsindividuen gab das Mass für den Regenerationserfolg ab.

## 2.5. VERSUCHSBEDINGUNGEN IM FELD

Vor der Einpflanzung in die Feldflächen gelangten sämtliche Pflanzen nach Clavadel (1660 m ü.M.) zu einer zweiwöchigen Akklimatisierung, was einer Höhenlage der unteren subalpinen Vegetationsstufe entspricht. Danach wurden sie mitsamt der verbliebenen Gartenerdemischung der Rootainerkammern in mit Pickeln gehauene Vertiefungen der alpinen Pistenplanierungen gesteckt. Die Versuchsflächen waren zuvor allesamt vollständig von allfälliger Vegetation befreit worden.

Die eingepflanzten Individuen erhielten reichlich Wasser und wurden mit Curlex®-Matten abgedeckt. Curlex®-Matten bestehen aus harzfreiem, sehr weichem Pappelholz und sind biologisch abbaubar. Ein feinmaschiges Polyäthylennetz, das sich durch die UV-Strahlung zersetzt, wurde über die Matten gelegt und im Boden verankert. Die Matten sollten ein eigenes, mildereres Mikroklima schaffen, d.h. Feuchtigkeit zurückhalten, vor allem durch ihre Funktion als Windschutz, sowie die oft enormen Temperaturdifferenzen etwas reduzieren, generell also als Frostschutz wirken. Die Bedeckung diente durch ihre dreidimensionale Struktur gleichzeitig als Diasporenfalle. Ge pflanzt wurde am 21./22.7.87, am 30./31.8.88 und am 17./18.7.89. Im Winter herrschte auf allen Versuchsflächen Massenskibetrieb, der Schnee wurde regelmässig von Pistenpräpariergeräten gewalzt.

## 2.6. ZU DEN EINZELNEN FELDVERSUCHEN

Alle Versuche wurden dicht nebeneinander angeordnet, um möglichst ähnliche Versuchsbedingungen zu erhalten (Fig. 3, 4).

**Einzelrametklonierungen:** Von den nach der Klonierung im Gewächshaus in Zürich angezogenen, in Clavadel akklimatisierten und anschliessend auf den Skipisten eingepflanzten Modulen war lediglich die ursprüngliche Modulzahl nach der Klonierung bekannt, unmittelbar vor der Auspflanzung wurde nicht ausgezählt. Insofern spiegelten die Wachstums- bzw. Verlustraten der Ramets nicht das Verhalten im Feld allein, sondern die gesamte Entwick-

### Feldflächen 1987

ACA	AGA	ARA	CAC	CAS	ERU	HEV	MYA	RAM	ARA 110/m <sup>2</sup>	CAC 110/m <sup>2</sup>
SRC	ACA 110/m <sup>2</sup>	HEV 110/m <sup>2</sup>								

### Feldflächen 1988

ACA	AGA	CAC	CAS	MYA	HEV	RAM	ACA	CAS
SRC	SRC	SRC	SRC	SRC	SRC	SRC	MRC	MRC
CAC HEV MYA CAC ACA CAC								
MRC	MRC	MRC	+/-	+/-	d SRC			

### Feldflächen 1989

MYA d SRC	ACA d SRC	RAM d SRC	ACA d SRC	MYA 2.Klon.	MYA Dü SRC	ACA Dü SRC	CAC Dü dSRC	ANA Dü dSRC	ACA MRC
CAC d SRC	ANA d SRC	MYA d SRC	CAC d SRC		CAC Dü SRC	MYA Dü dSRC	ACA Dü dSRC	MYA Dü dSRC	CAC MRC

**Fig. 3.** Bepflanzungsschemata der Karbonat -Versuchsflächen auf dem Strela.

*Planting schedules of the plots on carbonatic soil on Strela.*

SRC = Einzelrametklonierung - *single ramet cloning*, MRC = Multirametklonierung - *multi ramet cloning*, +/- = Einfluss der Rametgrösse - *influence of the rametsize*, 110/m<sup>2</sup> = Populationsdichteversuch - *population density experiment*, Dü = Düngerversuch - *fertilizer experiment*, direkt SRC = Klonierung unmittelbar vor der Einpflanzung - *cloning treatment immediately before planting*. 2. Klon. = Individuen aus dem Maximum-Klonierungsversuch - *individuals taken from the maximum cloning experiment*.

ACA = *Achillea atrata*, AGA = *Agrostis alpina*, ANA = *Anthyllis alpestris*, ARA = *Arabis alpina*, CAC = *Campanula cochleariifolia*, CAS = *Carex sempervirens*, ERU = *Erigeron uniflorus*, HEV = *Helictotrichon versicolor*, MYA = *Myosotis alpestris*, RAM = *Ranunculus montanus*

lung vom Zeitpunkt der Klonierung im Gewächshaus bis zur Kontrolle im Feld.

Für die Auszählung der Ramets jedes Moduls mussten die Curlex®-Matten sorgfältig angehoben werden, was jedoch keinerlei Beeinträchtigungen für die Vegetation nach sich zog.

Alle Module wurden, getrennt nach Art, nach einem definierten Pflanzmuster plaziert (Fig. 5). Bei einer Flächendichte von 30 Module/m<sup>2</sup> gelangten 40 Individuen in jedes Versuchsquadrat. Die hangoberste Reihe I zählte jeweils 10

### Feldflächen 1987

CAS	ERU	HEV	HIA	MYA	RAG	SEC	SEC 110/m <sup>2</sup>
SRC	RAG 110/m <sup>2</sup>						

### Feldflächen 1988

CHA	FER	HIA	HEV	MYA	RAG	SEC	CAS	MYA
SRC	SRC	SRC	SRC	SRC	SRC	SRC	MRC	MRC
SEC	CHA	FER	SEC	SEC	SEC			
MRC	+/-	+/-	+/-	d SRC	d MRC			

### Feldflächen 1989

CHA 110/m <sup>2</sup>	SEC d SRC	CHA d SRC	HIA d SRC	SEC d SRC	MYA 2.Klon.		MYA Dü SRC	CHA Dü SRC	SEC Dü dSRC	RAG Dü dSRC
MYA	HEV	MYA	RAG	CHA	SEC		SEC	MYA	CHA	
110/m <sup>2</sup>	d SRC	d SRC	d SRC	d SRC	Dü SRC		Dü SRC	Dü dSRC	Dü dSRC	
SEC      CHA										
MRC      Dü SRC										
HEV      SEC										
MRC      Dü SRC										

**Fig. 4.** Bepflanzungsschemata der Silikat -Versuchsflächen auf dem Jakobshorn.

*Planting schedules of the plots on silicatic soil on Jakobshorn.*

SRC = Einzelrametklonierung - *single ramet cloning*, MRC = Multirametklonierung - *multi ramet cloning*, +/- = Einfluss der Rametgrösse - *influence of the ramet size*, 110/m<sup>2</sup> = Populationsdichteversuch - *population density experiment*, Dü = Düngerversuch - *fertilizer experiment*, direkt SRC = Klonierung unmittelbar vor der Einpflanzung - *cloning treatment immediately before planting*. 2. Klon. = Individuen aus dem Maximum-Klonierungsversuch - *individuals taken from the maximum cloning experiment*.

CAS = *Carex sempervirens*, CHA = *Chrysanthemum alpinum*, ERU = *Erigeron uniflorus*, FER = *Festuca rubra*, HEV = *Helictotrichon versicolor*, HIA = *Hieracium alpinum*, MY = *Myosotis alpestris*, RA = *Ranunculus grenierianus*, SEC = *Senecio carniolicus*.

Individuen, um gegen zu erwartende Abschwemmung nach Regen und Schneeschmelze sowie Geröllbewegungen, besonders auf Karbonat, besser gewappnet zu sein. Alle übrigen sechs Reihen waren mit je fünf Modulen bestückt.

**Multiramet-Klonierungen:** Im Unterschied zu den SRC-Versuchen wurde die Rametzahl aller Module nach der Pflanzung erfasst. Die Gegenüberstellung der beiden Experimente lieferte deshalb ein verzerrtes Bild. Weil jedoch im MRC-Versuch immer mindestens 2er- oder 3er-Gruppen kloniert worden waren, hätte eine Berechnung des Rametwachstums analog zum SRC-Versuch eine halbierte oder gedrittelte Zuwachsrate für den MRC-Versuch ergeben, an den Resultaten änderte sich generell nichts dadurch.

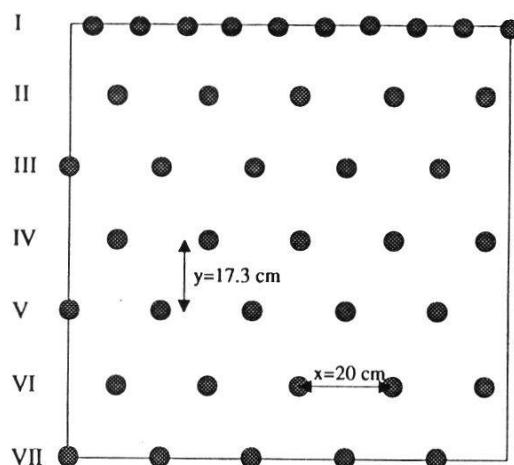
Jede Art wurde in einer Dichte von 30 Modulen/m<sup>2</sup> gepflanzt, es gelangten also 35 Module in jedes Versuchsquadrat (Fig. 6).

**Rametgrösse und regeneratives Verhalten:** Die im Gewächshaus nach unterschiedlicher Grösse klonierten Individuen gelangten gemäss üblichem Vorgehen zur Akklimatisation nach Clavadel und danach auf die Versuchsflächen. Es kam dasselbe Pflanzmuster wie im MRC-Versuch zur Anwendung. Individuen mit grossen Ramets nahmen die oberen Reihen des Versuchsquadrates einer Art ein, solche mit kleinen Ramets die unteren. Je nach verfügbaren Individuen wurde auf ein ausgeglichenes Verhältnis zwischen den beiden Größenklassen geachtet. Wiederum bildete die Zahl der Ausgangsindividuen nach der Klonierung die Basis für die Errechnung der Zuwächse bzw. Verluste.

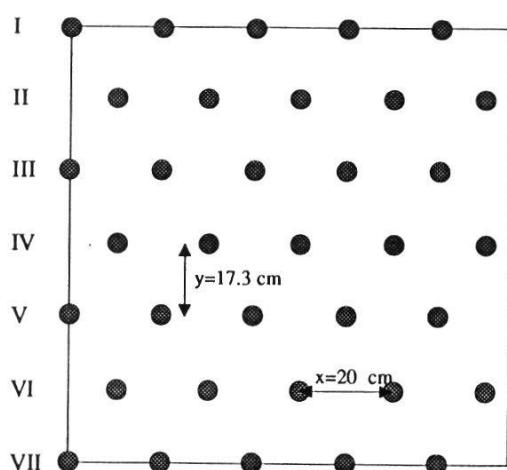
**Düngerversuche:** Im SRC-Verfahren herangezogene Individuen wurden, je zwei Arten pro m<sup>2</sup>, eingepflanzt. Die Anordnung von je fünf Modulen in acht Reihen entsprach einer Flächendichte von 53.3 Modulen/m<sup>2</sup>, bei einem Modularabstand von 15 cm und einem Reihenabstand von 12.5 cm. Danach erhielt jedes Versuchsquadrat eine einmalige Streudüngung von 50 g Certoplant-Royal®/m<sup>2</sup>, die gleichmässig verteilt wurde und durch die Bewässerung in die oberste Bodenschicht eindrang.

**Direkte Klonierungen im Feld:** Nach einer erstmaligen Klonierung im Gewächshaus gemäss SRC-Behandlung wurde auf der Versuchsfläche, unmittelbar vor der Einpflanzung, jedes Modul nochmals in einzelne Ramets kloniert. Die so gewonnenen Ramets besaßen grösstenteils keine Wurzeln, hatten durch die vorangegangene Akklimatisationsphase aber bereits wieder ihre natürliche Wuchsform erlangt. Der im SRC-Verfahren mitgelieferte Erdballen aus den Rootrainer-Elementen musste unter den neu klonierten Ramets aufgeteilt werden. Das Pflanzmuster blieb dasselbe wie im Düngerversuch,

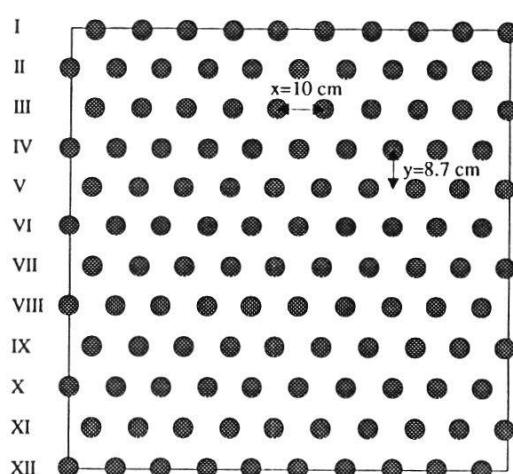
**Fig. 5.**



**Fig. 6.**



**Fig. 7.**



**Fig. 5-7.** Pflanzmuster für die Versuchsquadrate der Arten.

*Planting schedule for the square plots of the species .*

**Fig. 5.** Im SRC-Experiment - *In the SRC experiment.*

**Fig. 6.** Im MRC-Experiment - *In the MRC experiment.*

**Fig. 7.** Im Populationsdichte-Experiment ( $110 \text{ Individuen}/\text{m}^2$ ).

*In the population density experiment ( $110 \text{ individuals}/\text{m}^2$ ).*

*Myosotis alpestris* von Silikat hatte sich zusätzlich in einem mit 110 Individuen/m<sup>2</sup> bepflanzten Versuchsquadrat zu bewähren. Eine zweite Ausnahme bildete *Senecio carniolicus*, die neben der üblichen SRC- zusätzlich eine MRC-Behandlung erhielt.

In einem Ergänzungsexperiment wurde dieselbe Düngermenge wie im Dünnergerversuch appliziert, d.h. 50 g Certoplant-Royal®/m<sup>2</sup>.

**Feldversuche mit höherer Populationsdichte:** Als Vergleich zu den SRC-Versuchen mit einer Populationsdichte von 30 Individuen/m<sup>2</sup> wurden Module einiger Arten parallel mit einer Dichte von 110 Individuen/m<sup>2</sup> angepflanzt (Fig. 7). Auf Karbonat entsprach diese Dichte dem minimal realisierbaren Pflanzabstand, da die Korngrösse der Bodenoberfläche oft bereits diese Grössenordnung erreichte. Auf Silikat liess sich dieses Pflanzmuster problemlos einrichten. Es wurde gleich wie im SRC-Experiment vorgegangen.

**Blattschnittversuche im Feld:** Von den drei untersuchten Taxa wurden je 20 Pflanzen mit farbigen Drahtschlingen in der natürlichen Vegetation markiert. Jeweils die Hälfte aller Pflanzen pro Taxon wurde geschnitten, die andere Hälfte diente als Kontrolle. Die Schnittbehandlung bestand in einer Halbiebung der Blätter quer zur Blattachse. Zur Auswahl gelangten möglichst grosse, vitale und rametreiche Pflanzen. Die Anzahl vorhandener Ramets wurde zu Beginn und am Ende des Versuchs erhoben. Eine allfällige Beweidung der Versuchspflanzen kann beinahe ausgeschlossen werden, da die Drahtschlingen rund um die Pflanzen ein ernsthaftes Hindernis boten und eine Schreckfarbenzeichnung trugen.

**Erhebung der Einwanderung in die Versuchsflächen:** Die Versuchsquadrate der Arten aus dem SRC-Experiment, das 1987 angelegt und 1988 wiederholt worden war, hatten sich 1989 und 1990 einer Kontrolle auf eingewanderte Pflanzen aus der Umgebung zu unterziehen, so dass das Einwanderungsverhalten auf ein- bis dreijährigen Versuchsflächen ermittelt werden konnte. Das Quadrat jeder Art wurde einzeln mit einem 1 m · 1 m-Aluminiumrahmen, der in 10 mal 10 Felder gerastert war, abgedeckt und die nicht eingepflanzte Vegetation kartiert. Unterschieden wurden dabei je ausgewachsene Pflanzen und Keimlinge von Zweikeimblättrigen und Einkeimblättrigen. Das Artenspektrum der Einwanderer und die Blühaktivität flossen als zusätzliche Angaben mit in die Protokolle ein.

Für die exakte Erfassung vor allem der Keimlinge mussten die Curlex®-Matte entfernt werden, was jedoch, wie erwähnt, ohne Nachteile für die Vegetation bewerkstelligt wurde.

## 2.7. STATISTISCHE AUSWERTUNG

Bei Prüfung auf Signifikanz wurden nichtparametrische Tests durchgeführt (ZAR 1984) und nur das Rangverhalten getestet: Für paarweise verbundene Datenserien der Wilcoxon-Vorzeichen-Rangsummentest (WT), für die Saisonabhängigkeit der SRC-Versuche der Kruskal-Wallis Test (KW). Der MRC-Versuch im Gewächshaus wurde mit einer Einfaktoren-Varianzanalyse (ANOVA) abgesichert. Gerechnet wurde mit dem StatView® SE+ Graphics Softwarepaket von Abascus Concepts, Berkeley.

### 3. RESULTATE

#### 3.1. GEWÄCHSHAUS- UND KLIMAKAMMERVERSUCHE

##### 3.1.1. Einzelrametklonierungen (SRC) im Gewächshaus

Es wurden zwischen einer Klonierung und bis zu fünf Wiederholungen pro Taxon durchgeführt. Insgesamt gelangten 24 Taxa von Karbonat oder Silikat in 63 Serien zur Klonierung (Tab. 3).

Das Rametzuwachs-Verhalten der klonierten Module lässt sich in drei Gruppen ordnen.

In der **Gruppe a** figurierten Pflanzen, die während der sechs- bis achtwöchigen Beobachtungszeit nach der Klonierung einen Rametzuwachs, also Überkompensation, zeigten (Fig. 8). Dazu zählten *Achillea atrata*, *A. moschata*, *Anthyllis alpestris*, *Arabis alpina*, *Campanula cochleariifolia*, *Chrysanthemum alpinum*, *Myosotis alpestris*.

Zur **Gruppe b** gehörten Pflanzen mit konstanter Rametzahl nach der Klonierung, d.h. einigermassen exakter Kompensation (Fig. 8). Entweder erlitten die Pflanzen einen Klonierungsschock, überlebten aber grösstenteils, ohne mit einem Rametzuwachs zu reagieren, oder ein grosser Rametzuwachs wurde durch eine ebenso hohe Sterblichkeit kompensiert. Vertreter dieser Gruppe waren *Agrostis alpina*, *Carex sempervirens*, *Erigeron uniflorus*, *Helictotrichon versicolor* von Karbonat, *Hieracium alpinum*, *Luzula lutea*, *Ranunculus montanus*, *Ranunculus grenierianus*, *Senecio carniolicus*.

In die **Gruppe c** wurden unterkompensierende Pflanzen, mit Rametabnahme nach der Klonierung, eingeordnet (Fig. 8). Darunter fielen *Festuca rubra*, *Helictotrichon versicolor* von Silikat, *Linaria alpina*, *Veronica bellidiodoides*.

Frühlingsklonierungen wurden allgemein am besten ertragen: Die Pflanzen reagierten mit den grössten Rametzunahmen. In den Herbstserien zeigten sich allerdings wenig Schwankungen, während die Sommerklonierungen am meisten Einbussen bewirkten ( $P<0.001$  KW). Das Verhalten von *Achillea atrata* war ein repräsentatives Beispiel dafür (Fig. 8).

Die Produktivität der einzelnen Serien war infolge der jahreszeitlichen Abhängigkeit unterschiedlich, weshalb sich für einen Überblick die Gegenüber-

**Tab. 3.** Einzelramet-Klonierungen im Gewächshaus, Daten der Jahre 1986-90.

M = Module - *modules*, R = Ramets - *ramets*, n = Module bzw. Ramets bei Versuchsbeginn; *modules or ramets at the beginning of the experiment, respectively*; Ca = von Karbonat - *from carbonate soil*, Si = von Silikat - *from silicate soil*.

Taxon	n	Datum	Anzahl Tage seit Versuchsbeginn Werte in % von n														
			13	16	20	24	27	30	34	37	41	44	48	51	55		
<i>Achillea atrata</i>	108	14.10.86	13	16	20	24	27	30	34	37	41	44	48	51	55		
		M	91	85	83	83	80	77	77	80	79	79	78	78	78		
		R	97	92	90	90	86	85	89	98	106	110	119	125	139		
		4.5.87	4	8	11	14	18	21	25	28	32	36	39	43			
		M	100	100	97	97	98	98	97	97	95	95	95	93			
	60	R	108	115	118	125	132	153	157	178	188	193	192	190			
		2.7.88	8	15	22	26	32	39	47								
		M	99	87	79	79	74	66	69								
	77	R	103	100	97	95	97	99	100								
		17.7.88	8	12	18	25	33	40									
		M	89	85	74	68	62	56									
		R	99	94	87	82	82	78									
		6.7.89	8	15	23	29	35	41									
<i>Achillea moschata</i>	85	M	88	84	80	78	78	78									
		R	108	126	146	152	140	176									
		17.7.88	7	11	17	24	32	39									
		M	98	98	88	73	68	61									
		R	123	118	123	116	115	105									
	120	23.10.86	4	7	11	15	18	21	25	28	32	35	39	42	46		
		M	99	98	98	98	98	97	96	97	97	98	93	91			
		R	101	101	106	108	108	108	113	115	117	120	122	118	116		
		2.7.88	8	22	26	32	39	47	54								
		M	100	92	85	83	80	77	73								
<i>Agrostis alpina</i>	105	R	101	97	91	113	98	88	83								
		23.10.86	4	7	11	15	18	21	25	28	32	35	39	42	46		
		M	99	98	98	98	98	97	96	97	97	98	93	91			
		R	101	101	106	108	108	108	113	115	117	120	122	118	116		
		2.7.88	8	22	26	32	39	47	54								
	120	M	100	92	85	83	80	77	73								
		R	101	97	91	113	98	88	83								
		17.7.88	8	22	26	32	39	47	54								
		M	100	92	85	83	80	77	73								
		R	101	97	91	113	98	88	83								
<i>Anthyllis alpestris</i>	55	27.5.89	9	15	26	32	41	48	55	63	69	80					
		M	100	100	95	93	89	87	87	87	87	87					
		R	104	107	100	111	124	153	155	175	176	191					
		4.5.89	9	15	26	32	41	48	55	63	69	80					
		M	100	100	95	93	89	87	87	87	87	87					
	90	R	104	107	100	111	124	153	155	175	176	191					
		21.10.86	6	9	13	17	20	23	27	30	34	37	41	44	48		
		M	96	93	91	86	82	81	85	85	85	83	83	82	81		
		R	114	113	112	111	111	120	131	136	146	149	152	150	168		
		4.5.87	4	8	11	14	18	21	25	28	32	36	39	43	50	53	
<i>Arabis alpina</i>	130	M	100	98	96	97	95	94	90	90	89	87	86	85	86		
		R	100	99	97	98	98	98	97	127	182	201	235	229	255	274	262
		17.7.88	7	11	17	24	32	39									
		M	89	87	67	42	21	12									
		R	93	88	68	43	21	12									
	100	20.10.86	7	10	14	18	21	24	28	31	35	38	42	45	49		
		M	99	98	97	91	91	91	91	91	91	91	89	89	87	86	
		R	152	151	153	153	157	157	157	158	179	179	188	191	214		
		4.5.87	4	8	11	14	18	21	25	28	32	36	39	43	50	53	
		M	100	99	98	98	97	96	96	95	95	95	94	92	92	92	
<i>Campanula cochleariifolia</i>	119	R	111	110	109	111	114	120	126	133	148	155	158	171	174	176	
		16.7.88	8	12	18	25	33	40									
		M	66	58	49	37	30	29									
		R	71	62	50	37	31	31									
		6.7.89	8	15	23	29	35	41									
	60	M	93	78	70	65	65	65									
		R	97	85	90	93	88	100									
		6.4.90	11	18	25	32	38										
		M	100	100	96	98	98										
		R	108	122	134	232	256										
<i>Carex sempervirens</i> Si	97	23.10.86	4	7	11	15	18	21	25	28	32	35	39	42	46		
		M	99	99	98	95	92	91	91	92	92	92	90	89	87		
	60	R	99	10	101	101	98	99	99	100	102	103	100	99	99		
		2.7.88	8	15	22	26	32	39	47	54							
	146	M	100	97	70	67	50	48	43	40							
		R	103	100	77	70	60	58	55	52							
	146	21.10.86	6	9	13	17	20	23	27	30	34	37	41	44	48		
		M	100	99	97	95	91	90	90	90	90	90	86	86	84		
		R	102	101	102	101	98	97	97	96	95	96	92	92	90		

**Tab. 3.** Fortsetzung - *continued*

Taxon	n	Datum	Anzahl Tage seit Versuchsbeginn						
			Werte in % von n						
	88	17.7.88	7	11	17	24	32	39	
		M	90	84	64	40	27	22	
		R	91	85	65	42	31	28	
<i>Chrysanthemum alpinum</i>	60	30.5.89	6	12	23	29	38	45	77
		M	100	97	92	85	83	82	78
		R	118	157	182	245	378	468	348
	50	6.4.90	11	18	25	32	38		
		M	100	100	98	96	96		
		R	108	156	196	234	302		
<i>Erigeron uniflorus</i> Ca	99	23.10.86	4	7	11	15	18	21	25
		M	100	100	100	99	97	97	97
		R	103	103	103	106	105	106	108
<i>Erigeron uniflorus</i> Si	88	22.10.86	5	8	12	16	19	22	26
		M	100	100	100	98	97	97	93
		R	106	106	110	109	108	102	103
<i>Festuca rubra</i>	100	18.7.88	6	10	16	23	31	38	
		M	89	85	72	63	63	56	
		R	93	96	104	90	82	75	
<i>Helictotrichon versicolor</i> Ca	100	15.5.87	3	7	10	14	17	21	25
		M	99	92	90	87	84	84	84
		R	99	92	90	88	90	96	97
	90	18.7.88	6	10	16	23	31	38	
		M	100	98	88	78	49	36	
		R	101	98	90	80	51	38	
<i>Helictotrichon versicolor</i> Si	75	15.5.87	3	7	10	14	17	21	25
		M	100	93	83	81	80	77	77
		R	100	93	83	85	87	85	84
<i>Helictotrichon versicolor</i> Si	60	5.7.88	5	12	19	23	29	36	44
		M	93	82	52	42	40	38	35
		R	95	82	53	43	43	43	40
	195	27.5.89	9	15	26	32	41		
		M	97	91	65	50	43		
		R	97	92	78	65	62		
<i>Hieracium alpinum</i>	83	23.10.86	4	7	11	15	18	21	25
		M	100	100	100	100	100	100	100
		R	100	100	100	100	100	106	111
	60	2.7.88	8	15	22	26	32	39	47
		M	98	95	92	92	93	90	90
		R	102	105	112	108	103	95	93
<i>Linaria alpina</i> Ca	120	20.10.86	7	10	14	18	21	24	28
		M	95	90	90	84	83	83	79
		R	99	95	95	88	85	84	81
<i>Linaria alpina</i> Si	120	14.10.86	13	16	20	24	27	30	34
		M	63	67	58	50	41	28	28
		R	82	74	65	58	51	37	35
<i>Luzula lutea</i>	32	6.7.89	8	15	23	29	35	41	
		M	81	59	47	47	44		
		R	81	59	63	81	84		
<i>Myosotis alpestris</i> Ca	79	22.10.86	5	8	12	16	19	22	26
		M	100	99	97	94	92	91	91
		R	103	101	103	99	99	96	96
	38	4.5.87	4	8	11	14	18	21	25
		M	100	95	84	84	79	79	79
		R	100	95	84	84	79	82	84
	135	2.7.88	8	15	22	26	32	39	47
		M	99	99	98	93	89	85	83
		R	101	111	144	137	129	130	120
	200	27.5.89	9	15	26	34			
		M	98	96	93	89			
		R	116	135	176	206			
	50	6.7.89	8	15	23	29	35	41	
		M	100	100	96	94	94		
		R	108	126	146	152	140	136	
		6.4.90	11	18	25	32	38		

**Tab. 3** (Fortsetzung - *continued*)

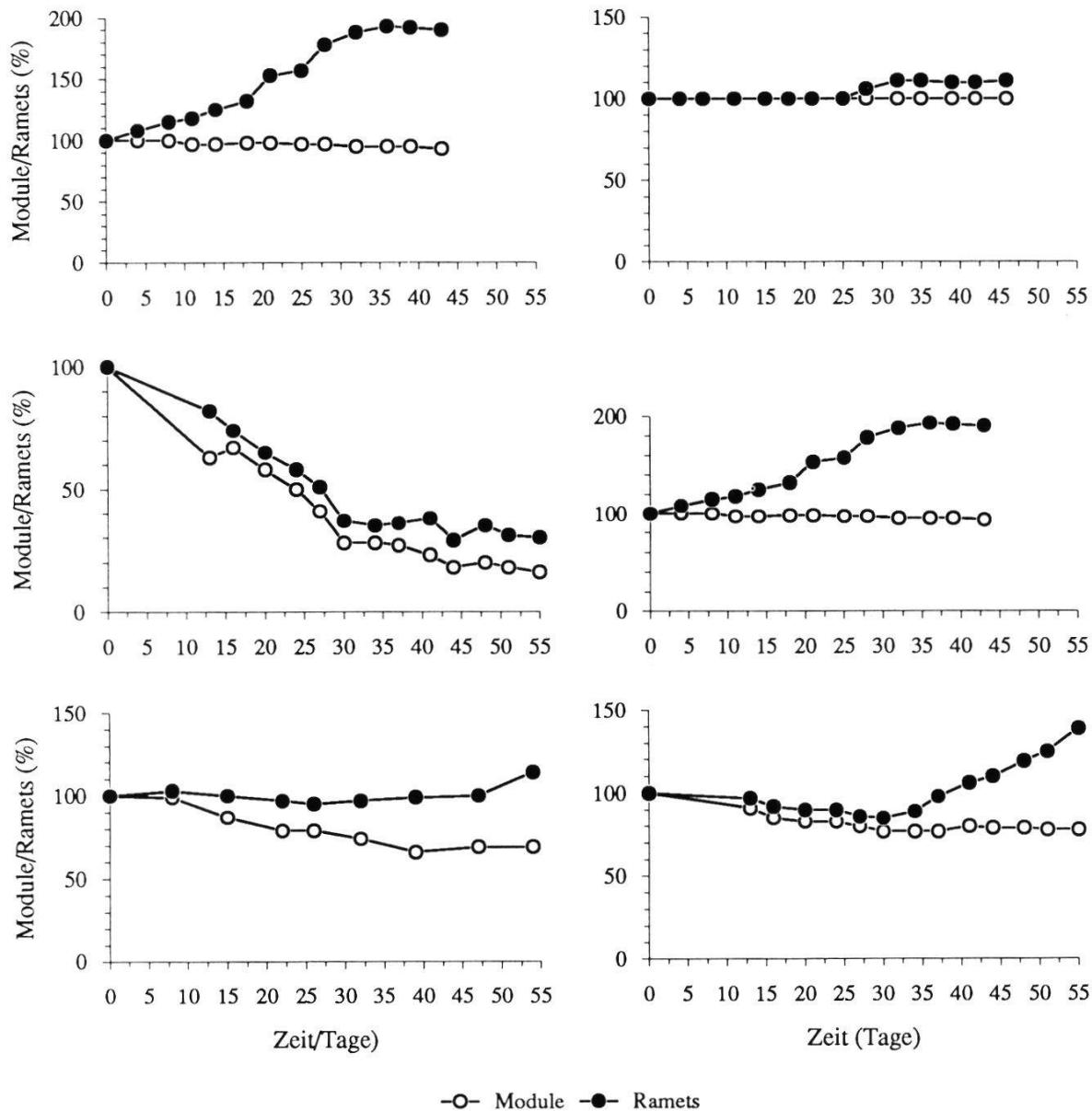
Taxon	n 50	Datum	Anzahl Tage seit Versuchsbeginn													
			Werte in % von n													
			98	92	92	84	70	102	100	100	94	90				
<i>Myosotis alpestris</i> Si	33	21.10.86	6	9	13	17	20	23	27	30	34	37	41	44	48	
		M	82	82	82	82	88	88	88	91	91	88	88	85	88	
		R	82	82	82	82	88	94	97	103	103	94	94	91	94	
		4.5.87	4	8	11	14	18	21	25	28	32	36	39	43	50	53
	45	M	100	96	93	91	91	91	96	96	96	96	93	93	93	93
		R	100	98	98	96	102	102	111	113	124	124	122	124	124	124
	61	3.7.88	7	14	21	25	31	38	46	53						
		M	100	97	90	90	89	87	85	79						
		R	110	120	146	133	139	138	139	123						
<i>Ranunculus montanus</i>	135	2.7.88	8	15	22	26	32	39	47	54						
		M	100	98	97	98	95	95	95	94						
		R	100	98	101	99	99	96	98	97						
<i>Ranunculus grenierianus</i>	91	3.7.88	7	14	21	25	31	38	46	53						
		M	90	88	91	90	89	87	85	82						
		R	90	90	95	91	93	89	88	85						
<i>Senecio carniolicus</i>	180	14.10.86	13	16	20	24	27	30	34	37	41	44	48	51	55	
		M	99	98	96	96	96	94	94	94	94	94	94	94	94	94
		R	102	102	66	63	103	101	103	106	111	111	116	118	130	
		4.5.87	4	8	11	14	18	21	25	28	32	36	39	43	50	53
	124	M	100	98	96	94	91	90	86	86	81	79	77	73	70	65
		R	100	99	98	99	98	98	94	103	101	103	102	96	93	82
	116	2.7.88	8	15	22	26	32	39	47	54						
		M	97	85	72	67	65	62	59	56						
	155	R	103	91	85	78	78	76	73	68						
		26.5.89	10	16	27	34										
		M	100	100	99	99										
		R	101	106	110	131										
<i>Veronica bellidioides</i>	24	23.10.86	4	7	11	15	18	21	25	28	32	35	39	42	46	
		M	88	83	83	79	71	67	67	67	67	67	67	67	58	
		R	88	83	83	79	71	67	67	67	67	67	67	67	58	
<b>Total n</b>	<b>4814</b>															<b>Total Ramets bei Versuchsende: 6025</b>

stellung von Maximal- und Durchschnittswerten anbietet (Tab. 4).

Von den 24 untersuchten Taxa erzielten ausnahmslos die Frühlingsserien die höchsten Rametzuwächse und können als repräsentativ für das Wachstumsverhalten angesehen werden. Zwölf Taxa wurden jedoch nicht im Frühling kloniert, sondern entweder nur im Herbst (fünf Taxa), nur im Sommer (drei Taxa) oder im Herbst und im Sommer (vier Taxa). Unter den letztgenannten war die Herbstserie immer die erfolgreichere als die Sommerserie. Im Durchschnitt aller Serien am meisten Rametzuwachs verzeichneten die Guerilla-Strategen. Eine Ausnahme davon bildeten lediglich die *Linaria*-Pflanzen von beiden Substraten, für die eine SRC-Behandlung offenbar zu drastisch war.

Sämtliche Phalanx-Strategen reagierten mit Rametkonstanz oder -einbussen. Vikariierende Sippen verhielten sich jeweils ähnlich.

Grosse Unterschiede zwischen den einzelnen Serien einer Art wiesen *Myosotis alpestris* von Karbonat, *Chrysanthemum alpinum*, *Arabis alpina* und *Campanula cochleariifolia* auf. Erwartungsgemäß fielen Differenzen in der



**Fig. 8.** Rametverhalten nach der Einzelrametklonierung. Oben links: *Achillea atrata*, Rametzunahme nach der Klonierung; oben rechts: *Hieracium alpinum*, konstante Rametzahl nach der Klonierung; Mitte links: *Linaria alpina* von Silikat, Rametabnahme nach der Klonierung. Jahreszeitliche Abhängigkeit der Einzelramet-Klonierung, dargestellt anhand von *Achillea atrata*. Mitte rechts: Frühlingsklonierung; unten links: Sommerklonierung; unten rechts: Herbstklonierung. Zu beachten ist jeweils der unterschiedliche Ordinatenmassstab.

*Ramet behaviour after single ramet cloning. Top left: Achillea atrata, ramet decrease after cloning; top right: Hieracium alpinum, constant ramet number after cloning; middle left: Linaria alpina from silicate, ramet decrease after cloning. Seasonal dependency of the SRC-treatment, illustrated with Achillea atrata. Middle right: Cloning in springtime; below left: cloning in summer; below right: cloning in autumn. Note the varying vertical scales.*

Rametbilanz tendenziell grösser aus als in der Modulbilanz, da sich Module definitionsgemäss nur verringern konnten. Dieser Effekt war wiederum bei den Phalanx-Pflanzen weniger ausgeprägt als bei den Guerillas.

Die kurze Beobachtungsdauer von sechs bis acht Wochen kann das Bild verzerrn, wie Langzeituntersuchungen ergaben. Beispielsweise verwandelte sich der im 6-Wochenversuch 116%-Rametbestand von *Agrostis alpina* in einen solchen von 529% in der Halbjahresbeobachtung.

Im folgenden wird das Verhalten der einzelnen Taxa zusammenfassend besprochen.

- *Achillea atrata* zeigte ausgeprägtes expansives Wachstum und kann als die mobilste der getesteten Taxa gelten. Mehrere Tochterramets wuchsen mit dem Mutterramet heran, wobei meistens alle überlebten. Neue Ramets

**Tab. 4.** Rametzuwachs bzw. -verlust nach der Klonierung (in %) für die produktivsten Serien jedes Taxons und den Durchschnitt aller Serien pro Taxon.

- *Ramet increase or decrease after cloning, respectively, (in %) for the most productive series of each taxon and for the average of all series per taxon.*

Mod = Module - modules, Ram = Ramets - ramets; F = Frühlingsserie - spring series, S = Sommerserie - summer series, H = Herbstserie - autumn series, kk = Klimakammerserie - growth chamber series; Wf = Wuchsform - growth form (g = Guerilla - guerrilla, p = Phalanx - phalanx). Ca = Karbonat - from carbonate, Si = Silikat - from silicate.

Taxon	Anzahl Serien	Maximum (%) Mod	Maximum (%) Ram	Durchsch.(%) Mod	Durchsch.(%) Ram	Maximum	Wf
<i>Achillea atrata</i>	5	93	190	74	130	F87	g
<i>Achillea moschata</i>	2	80	127	71	116	F89kk	g
<i>Agrostis alpina</i>	2	91	116	82	100	H86	p
<i>Anthyllis alpestris</i>	1	87	191	87	191	F89	gp
<i>Arabis alpina</i>	3	85	262	59	147	F87	g
<i>Campanula cochleariifolia</i>	7	98	256	80	147	F90	g
<i>Carex sempervirens</i> Ca	2	87	99	64	76	H86	p
<i>Carex sempervirens</i> Si	2	84	90	53	59	H86	p
<i>Chrysanthemum alpinum</i>	5	100	424	90	287	F90kk/F89	g
<i>Erigeron uniflorus</i> Ca	1	97	112	97	112	H86	p
<i>Erigeron uniflorus</i> Si	1	85	100	85	100	H86	p
<i>Festuca rubra</i>	1	56	75	56	75	S88	p
<i>Helictotrichon versicolor</i> Ca	2	83	96	60	67	F87	p
<i>Helictotrichon versicolor</i> Si	4	72	80	43	53	F87	p
<i>Hieracium alpinum</i>	2	100	111	95	102	H86	p
<i>Linaria alpina</i> Ca	1	58	65	58	65	H86	g
<i>Linaria alpina</i> Si	1	16	30	16	30	H86	g
<i>Luzula lutea</i>	1	44	84	44	84	S89	p
<i>Myosotis alpestris</i> Ca	8	94	206	80	120	S89/F89	gp
<i>Myosotis alpestris</i> Si	3	93	124	87	114	F87	gp
<i>Ranunculus montanus</i>	1	94	97	94	97	F88	p
<i>Ranunculus grenierianus</i>	1	82	85	82	85	S88	p
<i>Senecio carniolicus</i>	4	99	131	79	103	F89	p
<i>Veronica bellidioides</i>	1	58	58	58	58	H86	p
Anzahl Serien	61						

überwuchsen oft die Rootrainerabgrenzungen und eroberten beinahe beliebig grosse Individuenareale. Die Klonierung war aufgrund der Wuchsform einfach. Das unterirdische Regenerationsvermögen war gut, begleitet von der gleichzeitigen Blütenbildung bei vielen Modulen.

- Geringeres laterales Wachstum trat bei *Achillea moschata* auf. Das Rametwachstum nach der Klonierung nahm sich bescheidener aus.
- Die intravaginal wachsenden Tochtertriebe von *Agrostis alpina* bewurzelten sich schlecht und benötigten nach der Klonierung offenbar sämtliche Ressourcen fürs Überleben. Nachwuchs wurde nicht produziert, ebenso wenig konnte eine Blütenbildung während des Versuchs registriert werden.
- Die zähen, verholzten Wurzeln von *Anthyllis alpestris* liessen sich nur mit dem Skalpell klonieren. Tochterramets waren immer unbewurzelt und wiesen deshalb Verluste aus. Trotzdem resultierte ein grosser Netto-Rametzuwachs. Das Regenerationspotential konnte als beträchtlich eingeschätzt werden. Eine Blütenbildung war während der Untersuchungsdauer nicht zu beobachten.
- *Arabis alpina*-Pflanzen waren durch extreme Vergeilung gekennzeichnet. Die Rosettchen wuchsen auf den Stengeln der etiolierten Mutterramets und brachen gerne ab, oft sogar bei Berührung. Die Blätter erreichten bis die doppelte der natürlichen Grösse. Die Art produzierte den grössten Rametumsatz aller behandelten Taxa, d.h. einen hohen Zuwachs (den zweithöchsten durchschnittlichen = 147%), der von einer grossen Mortalität begleitet war. Gegen Verpilzung, Milben und Läuse besass die Pflanzen offensichtlich keine Widerstandskraft. Auch bei gesundem Aussehen der oberirdischen Teile konnte unterirdisch bereits alles verfault sein. Ein Viertel bis ein Drittel der Module kamen zum Blühen.
- *Campanula cochleariifolia* demonstrierte ein enormes Regenerationspotential. Mit dem zweithöchsten durchschnittlichen Rametzuwachs erlitt sie, im Gegensatz zu der ebenso produktiven *Arabis alpina*, eine bedeutend kleinere Modulkontinuität. Auch winzige, unbewurzelte Ramets gediehen gut. Im Gewächshaus etiolierten die Pflanzen stark, sodass die oberirdisch angelegten Tochtertriebe von der bodenständigen Rosettenposition auf die Sprossachse angehoben wurden. Die Blätter erreichten grössere Ausmasse als unter natürlichen Bedingungen. Unterirdisch geschobene Ramets wuchsen lateral und wanderten. Bei fast 100% der Module trat Blütenbildung auf, verteilt über einen Monat.
- *Carex sempervirens* besass ein kleines Regenerationsvermögen. Durch den Faserschopf, den die Blattscheiden der intravaginal erneuerten Triebe

bildeten, blieben diese dauernd feucht und verfaulten leicht. Die einzelnen Module beanspruchten einen grossen Platzbedarf, die Rootrainer-Elemente könnten zu klein gewesen sein. Eine Blütenbildung fand nicht statt.

- Den höchsten Rametzuwachs aller geprüften Arten erzielte *Chrysanthemum alpinum* (287% mittlerer Bestand, bis 424% in der Frühlingsklonierung) bei gleichzeitig kleiner Modulkontrollmortalität (durchschnittlich 10%, im Frühling 4%). Starkes laterales Wachstum über die Rootrainerabgrenzungen hinaus war keine Ausnahme. Ein Viertel der Module entwickelte Blüten. Die Pflanzen etiolierten und ihre Tochterramets wuchsen wie bei *Ara-bis alpina* entweder bodenbürtig um den Stengel oder auf dem Stengel. Im Gewächshaus konnte die typische Ausläuferbildung nur ansatzweise protokolliert werden.
- *Erigeron uniflorus* erhielt, entsprechend der natürlichen Wuchsform, wenig Rametzuwachs, schon das Ausgraben setzte den Pflanzen zu, die winzigen Rosettchen konnten sich nicht etablieren. Das Regenerationsvermögen war gering und lediglich einige Exemplare kamen zur Blüte, starben jedoch allesamt wieder ab.
- Für die sonst sehr wüchsige *Festuca rubra* war die Einzeltriebklonierung offenbar ein zu drastischer Eingriff. Das Regenerationspotential konnte erst von bereits etablierten Trieben ausgenutzt werden, wobei sich klonierte aber nur mit Mühe zu etablieren verstanden. Blütenbildung trat nicht auf.
- *Helictotrichon versicolor* ist eine Silikatpflanze und in der Natur selten auf Karbonat anzutreffen. Trotzdem wurde Karbonatmaterial getestet und ein geringes Regenerationsvermögen gefunden. Es eignete sich nicht für Klonierungen. Die Tochterramets ersetzten die oberirdisch bereits abgestorbene Mutterramets. Blütenbildung trat nicht auf.
- Analog den Karbonatpflanzen verhielt sich *Helictotrichon versicolor* von Silikat, zeigte aber noch schlechteres Wuchsverhalten nach der Klonierung.
- Eine geringe Rametbildung, aber die kleinste Modulsterblichkeit aller Taxa, verzeichnete *Hieracium alpinum* (mittlere Werte 5%, Maximumserie 0%). Das sehr konstante Wachstum brachte jeweils kräftige und grosse Module hervor. Eine spärliche Rosettenbildung erfolgte mit zwei bis drei Ramets. Das Regenerationsvermögen war gross, wurde aber auf niedrigem Niveau gehalten. Vereinzelte Blütenbildung im Gewächshaus rundete den vitalen Eindruck ab.
- *Linaria alpina* ertrug bereits die Ausgrabung schlecht, die zerbrechlichen Wurzeln waren auch der Klonierung nicht gewachsen. Eine extreme Ver-

geilung der klonierten Ramets und das Heranwachsen bis zur dreifachen natürlichen Stengellänge mit dünner und kriechender, fadenartiger Gestalt, musste als Folge in Kauf genommen werden und zog eine hohe Mortalität nach sich (35% beim Karbonat-, 70% beim Silikatmaterial). Nur wenige Module blühten im siebenwöchigen Experiment.

- Der Rametzuwachs bei *Luzula lutea* fand zwar statt, wurde durch die hohe Modulsterblichkeit jedoch wieder zunichte gemacht. Ein mittleres Regenerationsvermögen war kennzeichnend für die Pflanzen, sie eigneten sich aber schlecht für die Klonierung. Blütenbildung trat vereinzelt in Erscheinung.
- *Myosotis alpestris*-Module von Karbonat waren äusserst zählebig und bildeten bis zu fünf Tochterrosetten. Ihr Regenerationspotential erwies sich als immens, begleitet von einer niedrigen Modulkontrollmortalität. Tochterramets bewurzelten sich rasch, blieben oft über längere Zeit winzig, trugen aber nur ein kleines Mortalitätsrisiko. Die Differenzierung der Blätter in den Tochterramets setzte erst nach Erreichen einer bestimmten Blattgröße ein. Auch kleinste klonierte Triebe überlebten, solange sie nicht überwässert oder von Krankheiten befallen wurden. Die dichte Rosettenblattstruktur begünstigte durch Aufrechterhalten eines konstanten Feuchteregimes ein Abfaulen. Zwei Drittel der Module kamen zur Blüte.
- Die Silikatverwandten von *Myosotis alpestris* produzierten einen etwas geringeren Rametzuwachs als die Population von Karbonat, bewiesen aber ein ebenso grosses Regenerationsvermögen und ein vergleichbares Wuchsverhalten.
- Nach der Beeinträchtigung der Klonierung zog *Ranunculus montanus* s.str. die oberirdisch getätigten Investitionen in die Wurzelknollen zurück. Diese Organe waren vermutlich für das hohe Regenerationsvermögen zuständig. Tochterramets wurden ausnahmslos unterirdisch angelegt und erschienen in einiger Distanz zur Mutter an der Oberfläche. Der Rametzuwachs fiel bescheiden aus, in der Gestalt glich er jenem in natürlichen Verhältnissen. Wenige Module blühten im Gewächshaus.
- *Ranunculus grenierianus* stimmte im Verhalten weitgehend mit *R. montanus* überein.
- Schon das Ausgraben beanspruchte *Senecio carniolicus* wahrscheinlich stärker als die Klonierung und wurde nicht ertragen. Es resultierte ein grosser Rametumsatz, wobei zwei Arten von Tochterramets beobachtet wurden: 1. stengelbürtige, die lange klein blieben und später das Mutterramet ersetzen, bildeten Büschelchen von Fadenwurzeln; 2. wurzelbürtige, die

oberirdisch autonom erschienen und sich rasch etablierten, bildeten ein grösseres Rhizom mit Seitenwurzeln. Die weisslich filzige Blattbehaarung war im Gewächshaus nicht mehr erkennbar. Vereinzelte Module blühten.

- *Veronica bellidoides* war gänzlich ungeeignet für Klonierungen, sie zeigte überhaupt keinen Rametumsatz. Das Regenerationspotential wird ausschliesslich zum Überleben eingesetzt. Starke Vergeilung und ansatzweise Blütenanlage waren charakteristisch, die Module starben jedoch vor der Blüte ab.

### 3.1.2. Einzelrametklonierungen (SRC) in der Klimakammer

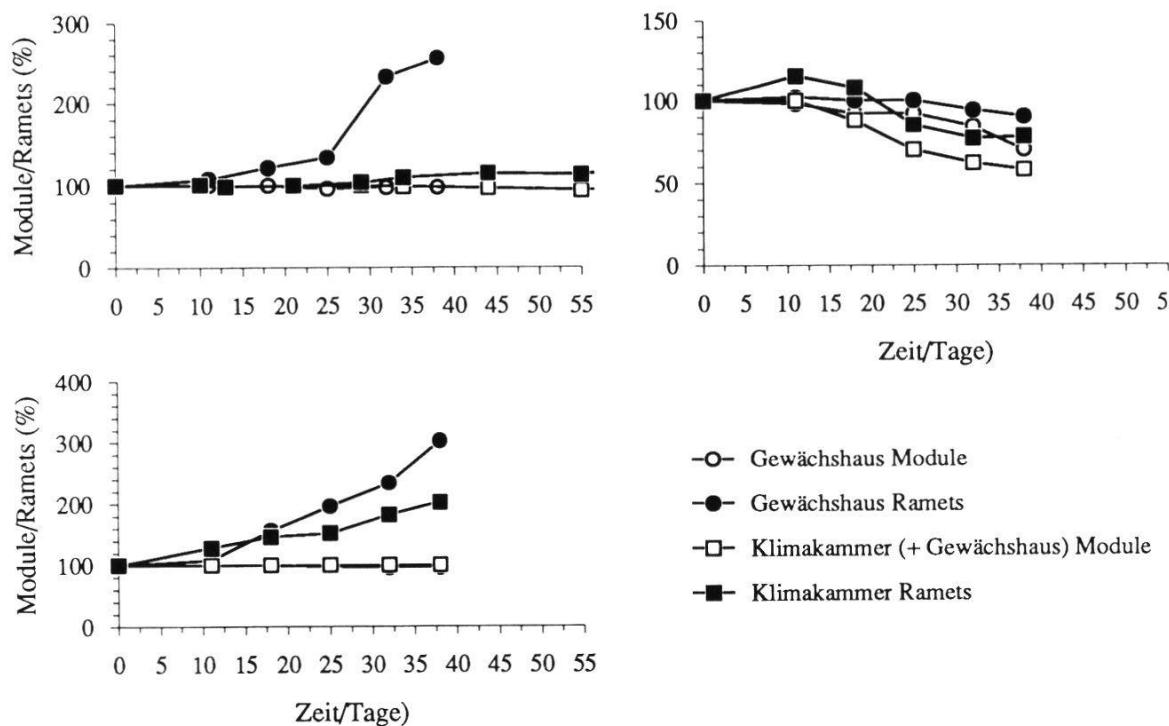
Um besser abschätzen zu können, ob tatsächlich die veränderten Umgebungsbedingungen oder die genetische Konstitution verantwortlich waren für hohe Diversität und Variabilität, gelangten parallel zu den Gewächshausversuchen solche in der Klimakammer zur Durchführung. Insgesamt acht Serien, alle im Frühling angelegt, wurden getestet (Tab. 5). Im Gewächshaus reagierten die Taxa grösstenteils mit sofortigem Rametwachstum, während es in der Klima-

**Tab. 5.** Einzelramet-Klonierungen in der Klimakammer.

*Single ramet cloning in the growth chamber.*

M = Module - modules, R = Ramets - ramets, n = Module bzw. Ramets bei Versuchsbeginn - number of modules/ramets at the beginning of the experiment.

Taxon	n	Datum	Anzahl Tage seit Versuchsbeginn Werte in % von n									
			10	13	21	29	34	44	55	62	72	
<i>Achillea moschata</i>	105	28.4.89	100	99	95	91	89	85	78	80	80	
			M	101	101	96	95	94	92	89	95	
			R								127	
<i>Campanula cochleariifolia</i>	100	28.4.89	10	13	21	29	34	44	55	62	72	
			M	100	99	100	100	99	97	94	94	
	50	6.4.90	R	101	99	100	104	110	115	113	119	
			M	11	18	25	32	38			133	
<i>Chrysanthemum alpinum</i>	50	27.5.89	R	100	100	88	82	82				
			M	108	126	148	142	160				
	50	6.4.90	R	11	18	25	32	38				
			M	100	100	100	100	100				
<i>Helictotrichon versicolor</i> Si	50	30.5.89	R	128	146	152	182	202				
			M	5	15	26	33	43				
			R	100	100	88	82	82				
<i>Myosotis alpestris</i> Ca	50	30.5.89	M	108	126	148	142	160				
			R	98	98	96	86	84				
			M	98	104	114	116	148				
	50	6.4.90	R	11	18	25	32	38				
			M	100	88	70	62	58				
			R	115	108	85	77	78				
Total n	505											Total Ramets bei Versuchsende: 994



**Fig. 9.** Vergleich des Rametwachstums im Gewächshaus und in der Klimakammer.  
*Comparison of the ramet growth in the greenhouse and in the growth chamber.*  
 Oben links - above left: *Campanula cochleariifolia*; oben rechts - above right: *Myosotis alpestris* von Karbonat (from carbonate); unten - below: *Chrysanthemum alpinum*.

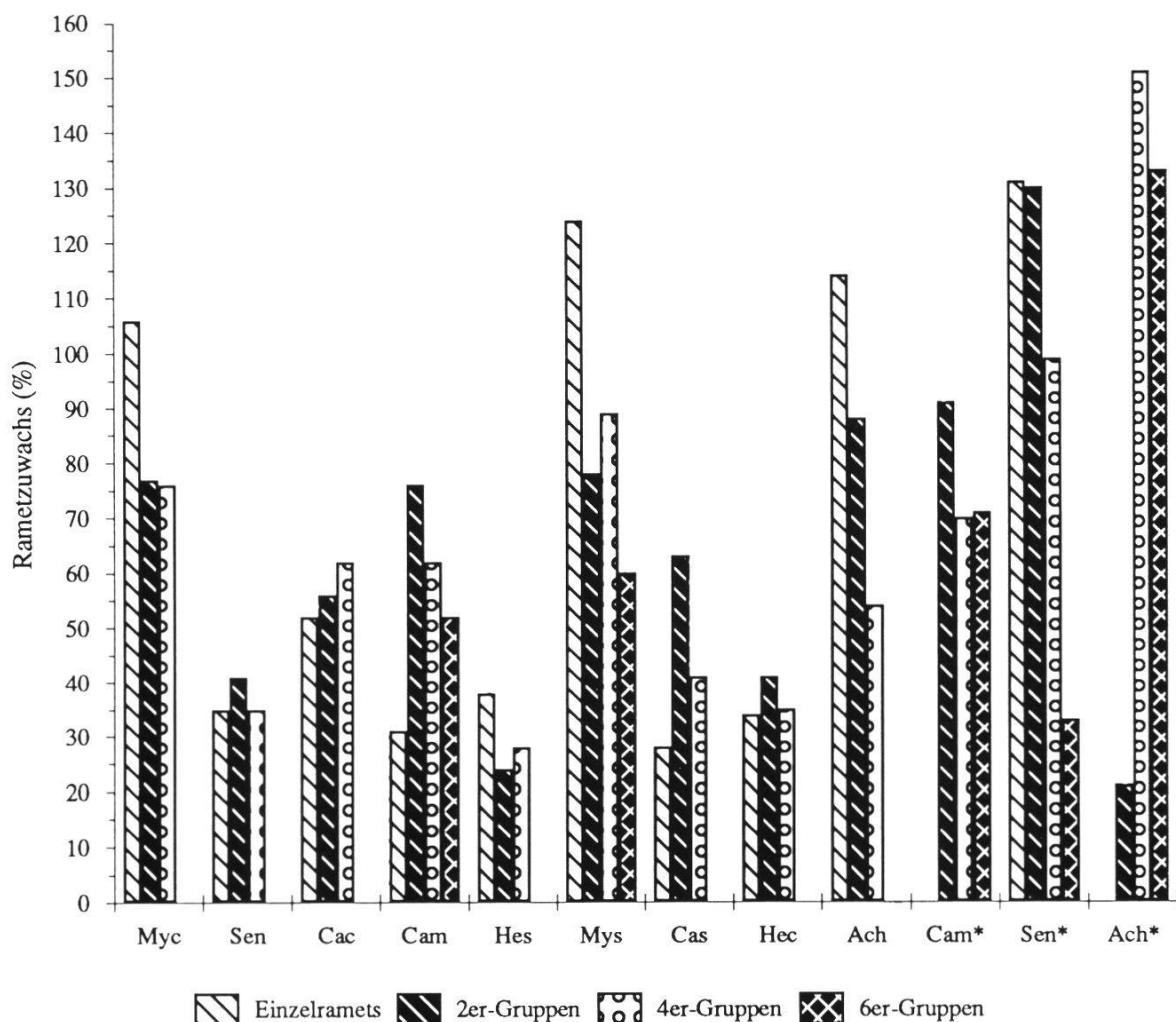
kammer langsamer und reduziert einsetzte (Fig. 9). Signifikante Unterschiede waren jedoch nicht zu verzeichnen ( $P>0.05$  WT).

### 3.1.3. Multirametklonierungen (MRC) im Gewächshaus

Einzelrametklonierungen (SRC) bedeuten für einige Pflanzen drastische Verletzungen. Gestützt auf die Beobachtung, dass in Rametgruppen robustere Ramets unterstützend auf schwächere Ramets wirken können, wurde mit der Multirametklonierung ein mildereres Verfahren gewählt, dem vor allem Sippen mit konstantem Rametzuwachs nach der Klonierung, zum Vergleich aber auch solche mit starkem Rametzuwachs, unterworfen wurden. Insgesamt wurden 12 Serien im MRC-Verfahren durchgeführt (Fig. 10, Tab. 6). Wie bereits bei den SRC-Versuchen traten Schwankungen zwischen verschiedenen Serien der gleichen Population auf. Als Illustration seien die beiden Versuche an *Achillea atrata* von derselben Population dargestellt (Fig. 11).

Eine Hierarchisierung nach prozentualem Zuwachs bzw. Verlust der Rametgruppen war nicht möglich, sie verhielten sich je nach Sippe unterschiedlich ( $P>0.05$  ANOVA). Jedoch ist eine klare Rangfolge in der Effizienz erkenn-

bar, in der sich die SRC-Gruppen als erfolgreichste vor den 2er-Gruppen erwiesen, die 6er-Gruppen waren ausnahmslos am uneffizientesten (Fig. 12). Als Mass für die Effizienz wurde der Effizienzquotient gewählt, der das Verhältnis der beiden Quotienten Anfangsmodule zu -ramets und Endmodule zu ramets darstellt. Um möglichst viel Material zu gewinnen, ist für die ausgewählten Sippen durchwegs die Einzelramet-Klonierung zu bevorzugen ( $P<0.001$  WT: SRC verglichen mit allen Rametgruppen).



**Fig. 10.** Multirametklonierungen: Anzahl Ramets in % der Ausgangsramets nach sechswöchiger Versuchsdauer.

*Multi ramet cloning: Number of ramets in % of the initial ramets after six weeks.*

Myc = *Myosotis alpestris* (Karbonat - carbonate), Sen = *Senecio carniolicus*, Cac = *Carex sempervirens* (Karbonat - carbonate), Cam = *Campanula cochlearifolia*, Hes = *Helictotrichon versicolor* (Silikat - silicate), Mys = *Myosotis alpestris* (Silikat - silicate), Cas = *Carex sempervirens* (Silikat - silicate), Hec = *Helictotrichon versicolor* (Karbonat - carbonate), Ach = *Achillea atrata*; \* = 1989er Serien, übrige = 1988er Serien.

**Tab. 6.** Multirametklonierungen im Gewächshaus.

*Multi-ramet cloning in the greenhouse.*

Ca = Karbonat - *from carbonate*, Si = Silikat - *from silicate*; MG = Modulgrösse - *module size*,  $a_{M/R}$  = Anzahl Module/Ramets bei Versuchsbeginn - *number of modules/ramets at the beginning of the experiment*,  $b_{M/R}$  = Anzahl Module/Ramets bei Versuchsende - *number of modules/ramets at the end of the experiment*, EQ = Effizienzquotient - *efficiency ratio*. \* EQ =  $a_M/a_R \cdot b_R/b_M$

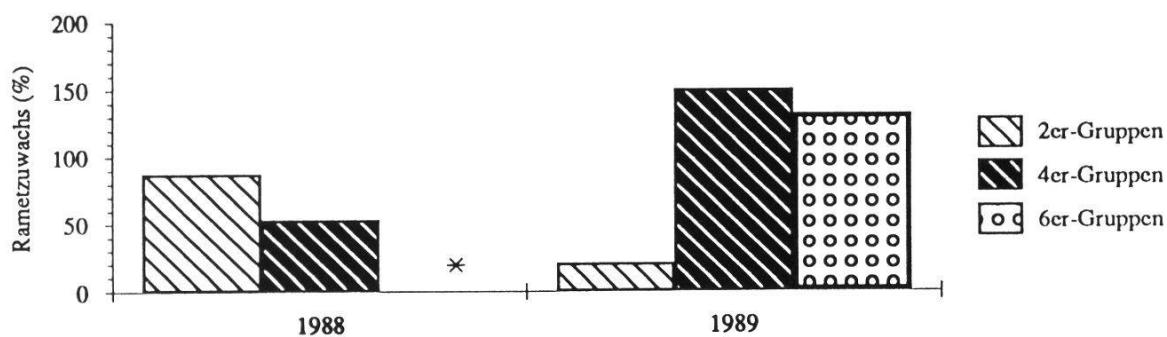
Art	MG	$a_M$	$a_R$	$b_M$	$b_R$	$b_M\%$	$b_R\%$	EQ*
<i>Myosotis alpestris</i> Ca (88)	4er	20	80	20	61	100	76	0.76
	2er	30	60	28	46	93	77	0.82
	SRC	135	135	106	143	79	106	1.35
<i>Senecio carniolicus</i> (88)	4er	30	120	20	42	67	35	0.53
	2er	35	70	22	29	63	41	0.66
	SRC	136	136	65	79	48	35	1.22
<i>Carex sempervirens</i> Ca (88)	4er	13	52	13	32	100	62	0.62
	2er	35	70	23	39	66	56	0.85
	SRC	60	60	24	21	40	52	0.88
<i>Campanula cochleariifolia</i> (88)	6er	10	60	9	31	90	52	0.57
	4er	25	100	23	62	92	62	0.67
	2er	40	80	32	61	80	76	0.95
	SRC	70	70	21	22	30	31	1.05
<i>Helictotrichon versicolor</i> Si (88)	4er	10	40	4	11	40	28	0.69
	2er	25	50	8	12	32	24	0.75
	SRC	60	60	21	23	35	38	1.1
<i>Myosotis alpestris</i> Si (88)	6er	10	60	10	36	100	60	0.6
	4er	20	80	19	71	95	89	0.93
	2er	16	32	13	25	81	78	0.96
	SRC	45	45	37	56	82	124	1.51
<i>Carex sempervirens</i> Si (88)	4er	25	100	16	41	64	41	0.64
	2er	35	70	25	44	71	63	0.88
	SRC	88	88	19	25	22	28	1.32
<i>Helictotrichon versicolor</i> Ca (88)	4er	25	100	17	35	68	35	0.51
	2er	40	80	19	33	24	41	0.87
	SRC	100	100	32	34	32	34	1.06
<i>Achillea atrata</i> (88)	6er	10	60	0	0	0	0	0
	4er	21	84	14	45	67	54	0.8
	2er	25	50	15	44	60	88	1.47
	SRC	77	77	53	88	69	114	1.66
<i>Campanula cochleariifolia</i> (89)	6er	35	210	27	149	77	71	0.92
	4er	50	200	31	140	62	70	1.13
	2er	60	120	38	109	63	91	1.43
<i>Senecio carniolicus</i> (89)	6er	15	90	15	75	100	33	0.83
	4er	23	92	23	91	100	99	1
	2er	35	70	35	91	100	130	1.03
	SRC	155	155	154	203	99	131	1.32
<i>Achillea atrata</i> (89)	6er	11	66	9	88	82	133	1.63
	4er	25	100	20	151	80	151	1.89
	2er	70	140	5	29	7	21	2.9

### 3.1.4. Maximum-Klonierungen im Gewächshaus

Das Regenerationspotential der Pflanzen widerspiegelt sich nur teilweise im Wachstumsverhalten nach einer Klonierung. In der vorliegenden Arbeit wurde als Mass für die Grösse des Potentials das Verhalten nach mehrmals wiederholten Klonierungen gewählt, die während einer Saison maximal durchführbar sind. Es wurde also damit gerechnet, dass eine Limite existiert, bei

deren Überschreitung die Pflanzen nicht mehr regenerieren können, sondern geschädigt bleiben oder sogar zugrunde gehen.

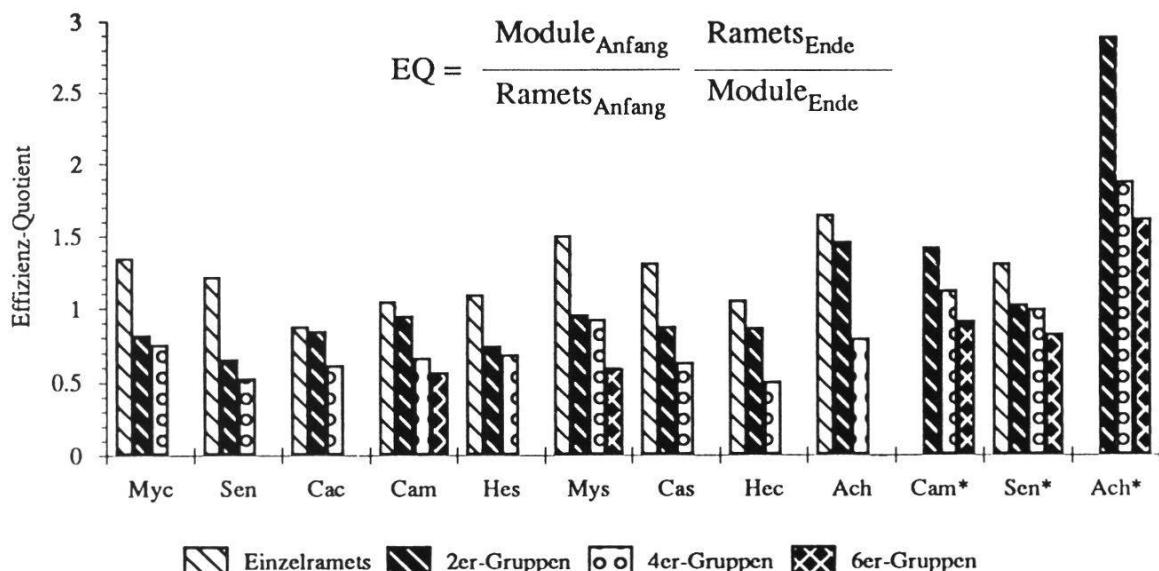
Mit fünf Sippen wurden sechs Serien angelegt. Drei Serien wurden konsequent während einer ganzen Vegetationssaison kontrolliert (Fig. 13). Die Guerilla-Strategen *Chrysanthemum alpinum* und *Campanula cochleariifolia* zeigten beide starke Rametzunahme nach der ersten Klonierung, die nach jeder weiteren Klonierung sukzessive abflachte. Bereits nach der dritten Klo-



**Fig. 11.** *Achillea atrata*: Vergleich der Multirametklonierungen 1988 und 1989 nach sechswöchiger Versuchsdauer.

*Achillea atrata*: Comparison of the multi ramet cloning treatment from 1988 and 1989 after six weeks.

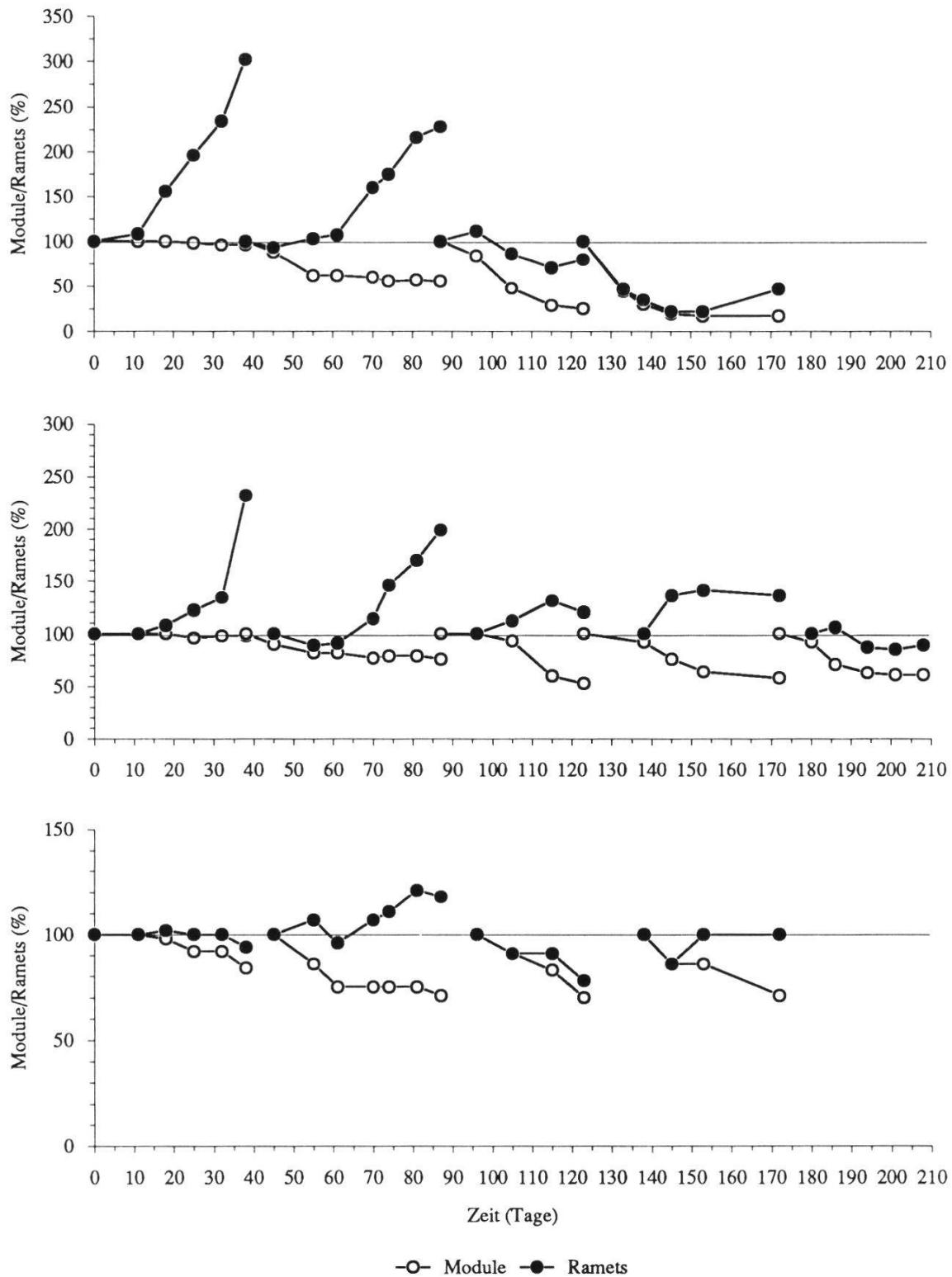
\* = abgestorben - dead



**Fig. 12.** Effizienzquotienten bei den Multirametklonierungen.

Efficiency ratios in the multi ramet cloning treatments.

Abkürzungen s. Fig. 10 - abbreviations see Fig. 10.



**Fig. 13.** Regeneration nach Maximum-Klonierungen an *Chrysanthemum alpinum* (oben), *Campanula cochleariifolia* (Mitte) und *Myosotis alpestris* von Karbonat (unten). Versuchsbeginn 6.4.90. Zu beachten ist der unterschiedliche Ordinatenmassstab.  
*Regeneration after maximum cloning treatment of Chrysanthemum alpinum (above), Campanula cochleariifolia (middle) and Myosotis alpestris from carbonate (below). Beginning of the experiment 6.4.90. Note the varying vertical scales.*

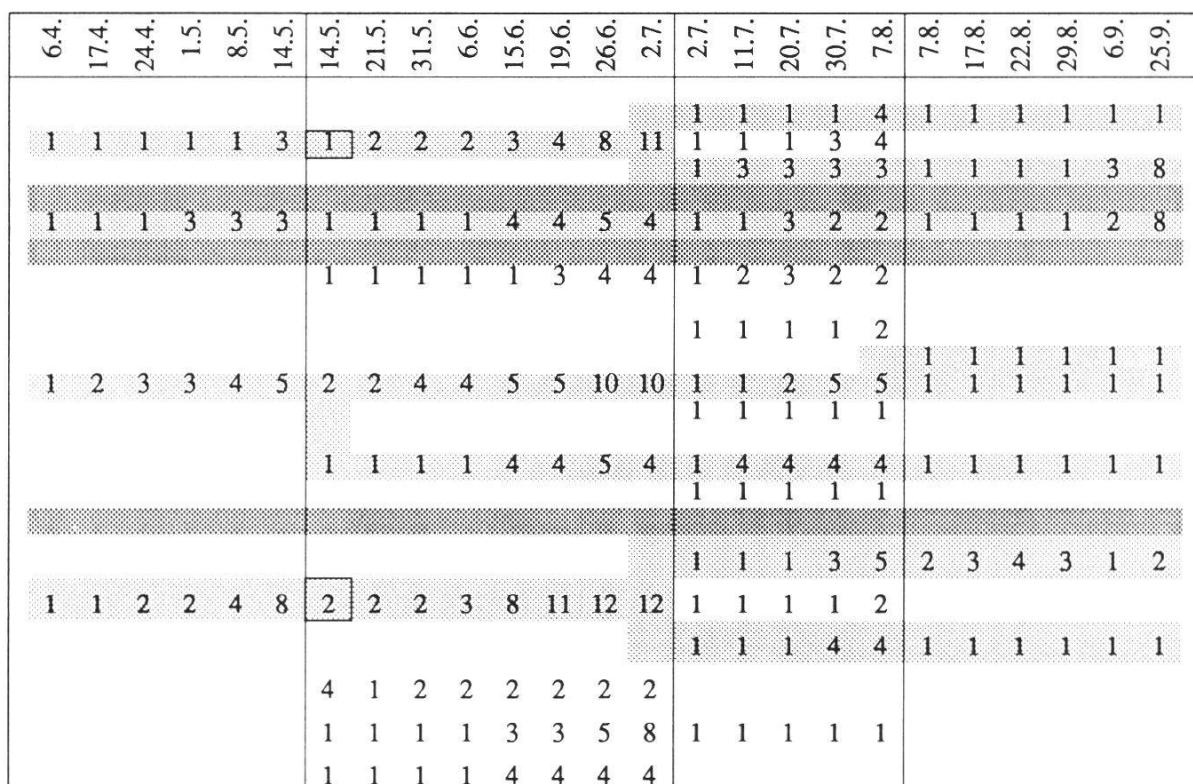
**Tab. 7.** *Chrysanthemum alpinum*, *Campanula cochleariifolia* und *Myosotis alpestris* von Karbonat: Produktivität in der Maximum-Klonierung.

Zum Vergleich die durchschnittlichen Werte aus dem SRC-Versuch.

*Chrysanthemum alpinum*, *Campanula cochleariifolia* and *Myosotis alpestris* from carbonate: Productivity in the maximum cloning treatment. Average values from the SRC treatment as a comparison.

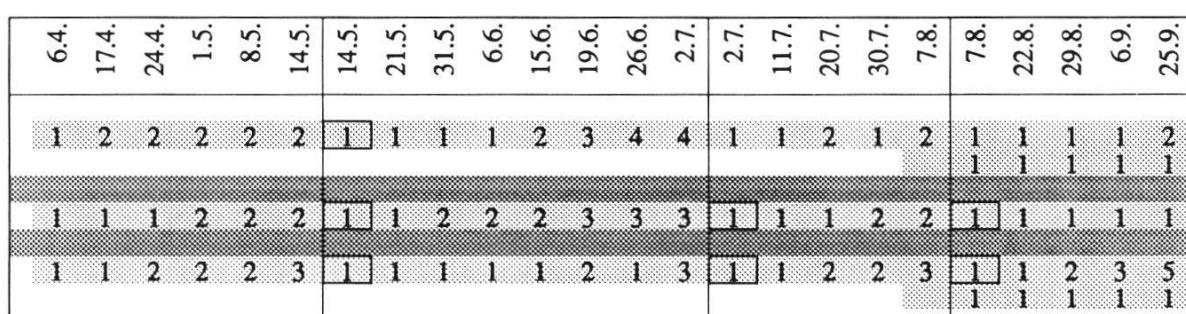
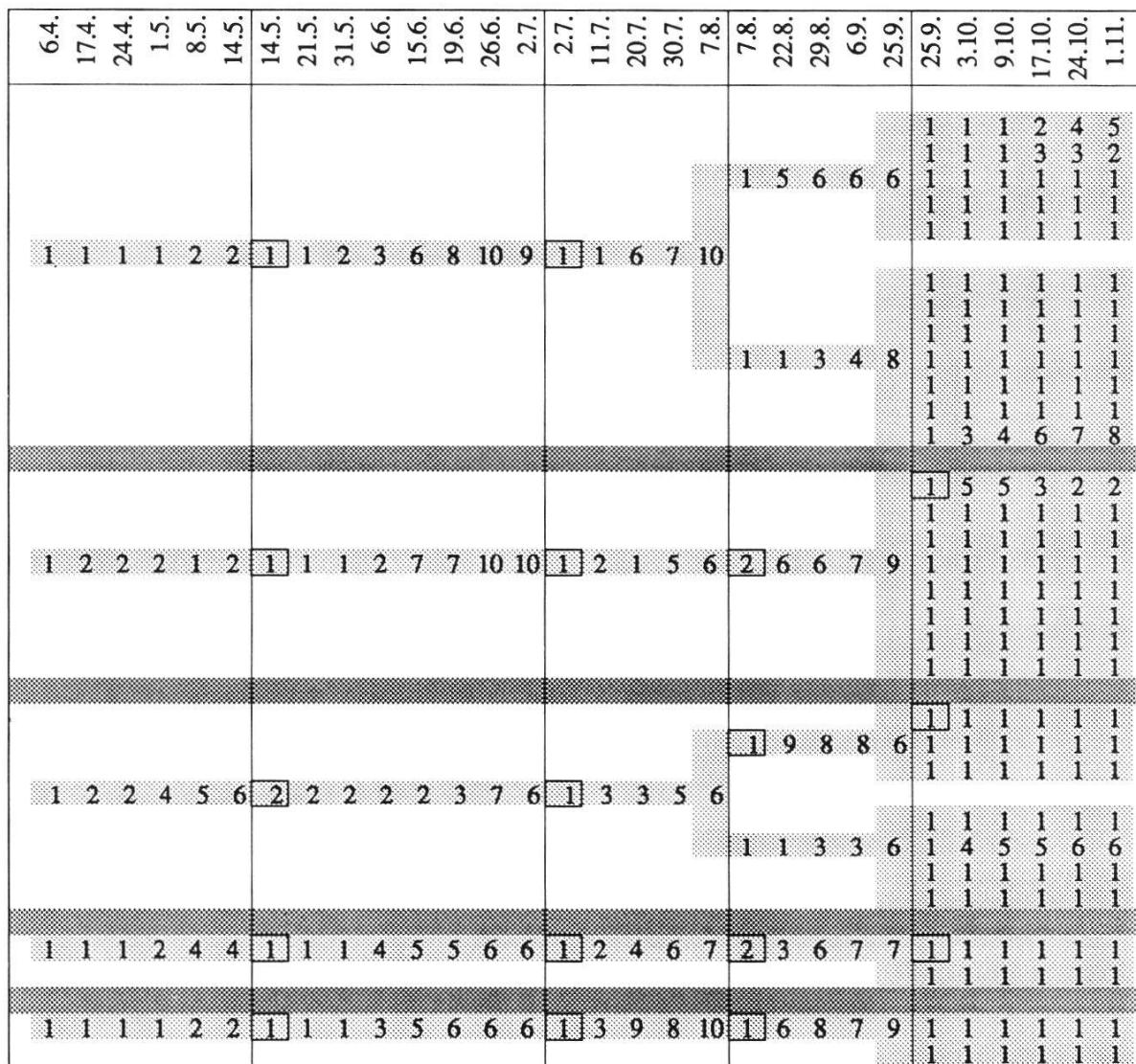
Einzel = prozentuale Rameänderung pro Klonierungsschritt - *ramet change in % per cloning generation*, Gesamt = prozentualer Ramebestand kumuliert über alle Klonierungsschritte - *ramet number in % cumulated for all cloning generations*.

Art	Ramet-Bestand (%) im Gewächshaus					
	<i>Ch. alpinum</i>		<i>C. cochleariifolia</i>		<i>M. alpestris Ca</i>	
	Einzeln	Gesamt	Einzeln	Gesamt	Einzeln	Gesamt
1. Klonierung	302	302	256	256	106	106
2. Klonierung	261	788	203	520	132	140
3. Klonierung	81	638	129	670	78	109
4. Klonierung	49	312	164	1099	143	156
5. Klonierung			91	1001		
SRC (aus Tab. 3)		287		147		120



**Fig. 14.** *Chrysanthemum alpinum*: Schicksale der einzelnen Ramets in der Maximum-Klonierung. Für jeden Beobachtungszeitpunkt sind die absoluten Rametzahlen angegeben, die ein Ausgangsramet seit der ersten Klonierung entwickelte. Vertikallinien geben die zweite bis vierte Klonierung an, bei denen die Module jeweils wieder in Einzelramets separiert wurden. Mutterramets jeweils umrahmt.

*Chrysanthemum alpinum*: Fates of the single ramets in the maximum cloning treatment. Absolute numbers of ramets are shown for each moment of observation, which were produced by an initial ramet since the first cloning treatment. Vertical lines indicate the 2nd to 4th cloning treatment, when the modules were separated into single ramets again. Mother ramets are framed in each case.



**Fig. 15.** Schicksale der einzelnen Ramets in der Maximum-Klonierung bei *Campanula cochleariifolia* (oben) und *Myosotis alpestris* (unten). Vertikallinien geben die zweite bis fünfte bzw. vierte Klonierung an, bei denen die Module jeweils wieder in Einzelramets separiert wurden. Mutterramets sind umrahmt.

Fates of the single ramets in the maximum cloning treatment for *Campanula cochleariifolia* (above) and *Myosotis alpestris* (below). Vertical lines indicate the 2nd to 5th cloning treatment, when the modules were separated into single ramets again. Mother ramets are framed in each case.

nierung verzeichnete *Ch. alpinum* Rametverluste. *C. cochleariifolia* war auch nach der fünften Klonierung noch produktiv. *Myosotis alpestris* entwickelte nach der vierten Klonierung die höchste Zuwachsrate, wie bei den anderen Sippen waren die einzelnen Ramets jedoch deutlich kleiner als bei Versuchsbeginn (Tab. 7).

*M. alpestris*, die auch im SRC-Versuch keine starke Rametzunahme zeigte, jedoch über ein sehr grosses Regenerationsvermögen verfügt, wuchs kontinuierlicher. Um einen möglichst grossen Materialgewinn zu erzielen, waren bei *Ch. alpinum* nur wenige Klonierungen sinnvoll, bei den anderen Sippen musste eine möglichst hohe Klonierungsquote angestrebt werden. Allerdings lohnt sich der Vergleich mit den im SRC-Versuch erzielten Zuwachsraten. *Ch. alpinum* konnte nach vier Klonierungen nur unwesentlich mehr Ramets bilden als im SRC-Versuch, nach zwei Klonierungen waren 2.7 mal mehr Ramets auszuzählen. Bei *C. cochleariifolia* gedeihen nach vier Klonierungen 7.5 mal mehr Ramets als in der SRC-Klonierung. Es handelte sich jedoch um eine überdurchschnittlich gutwüchsige Serie, die bereits im ersten Klonierungsschritt der Maximum-Klonierung deutlich über dem durchschnittlichen SRC-Wert lag. Für *M. alpestris* war nach der vierten Klonierung eine 1.3 mal höhere Ausbeute als im SRC-Experiment anzugeben.

In allen Versuchen wurden die Einzelramet-Schicksale mitverfolgt. Sie lassen sich durch Angabe der jeweiligen wöchentlichen Zuwachsrate in einem Flussdiagramm darstellen (Fig. 14, 15).

Die genetisch identischen Tochterramets der klonierten Mutterramets verhielten sich sehr unterschiedlich in Bezug auf ihr vegetatives Wachstum und Überleben.

Die Mutterramets der ersten Klonierung überlebten die zweite Klonierung besser als die Tochterramets (Tab. 8).

**Tab. 8.** Maximum-Klonierung: Überleben von Mutter- und Tochterramets nach der zweiten bis zur dritten Klonierung.

*Maximum cloning treatment: Survival of mother and daughter ramets after the 2nd to 3rd cloning treatment.*

$M_A$  = Module am Anfang - *modules at the beginning*,  $R_E$  = Ramets am Ende des Versuchs - *ramets at the end of the experiment*, %M = Module am Ende in % der  $M_A$  - *modules at the end in % of  $M_A$* . Ca = Karbonat - *carbonate*

2. Klonierung	Mütter						Töchter					
	$M_A$	$R_A$	$M_E$	$R_E$	%M	%R	$M_A$	$R_A$	$M_E$	$R_E$	%M	%R
<i>Chrysanthemum alpinum</i>	20	26	13	81	65	312	57	62	30	120	53	194
<i>Campanula cochleariifolia</i>	20	29	19	116	95	400	51	51	36	46	71	90
<i>Myosotis alpestris</i> Ca	9	9	8	25	89	278	19	19	12	12	63	63

Über die ganze Saison betrachtet verhielten sich die Muttermets unterschiedlich. Bei *Chrysanthemum alpinum* überlebte kein Muttermet die dritte Klonierung. *Campanula cochleariifolia* konnte drei der fünf Muttermets bis nach der fünften Klonierung halten, eines bis nach der dritten, das andere bis nach der vierten Klonierung. Zwei von drei Muttermets überlebten auch bei *Myosotis alpestris* die vierte Klonierung. (vgl. Fig. 14, 15).

### 3.1.5. Maximum-Klonierungen in der Klimakammer

Aus denselben Gründen wie bei den SRC-Versuchen wurden auch die Maximum-Klonierungen parallel in der Klimakammer durchgeführt.

Die mit jeder Klonierung festgestellte Rametabnahme im Gewächshaus trat in der Klimakammer gedämpft auf (Fig. 16), d.h. die Rametentwicklung erfolgte unter kontrollierten Bedingungen kontinuierlicher und mit geringerem prozentualen Zuwachs am Anfang. Aufsummiert glichen sich die Beträge der Rametzuwächse jedoch, sodass ein jeweils vermutlich gleich grosses Regenerationspotential je nach Umgebungsbedingungen verschieden eingesetzt worden war.

Am deutlichsten war dieser Effekt an *Chrysanthemum alpinum* zu erkennen, bei *Campanula cochleariifolia* konnte nur eine Klonierung parallel in der Klimakammer durchgeführt werden, was eine Gegenüberstellung erschwerte. Diese erste Klonierung zeitigte das erwartete Verhalten, die weitere Beobachtung brachte dann dasselbe Bild hervor wie wenn zum zweiten Mal kloniert worden wäre: Eine unvermittelte Rametzunahme.

**Tab. 9.** Produktivität der Maximum-Klonierungen in der Klimakammer an *Chrysanthemum alpinum*, *Campanula cochleariifolia* und *Myosotis alpestris* von Ca = Karbonat.

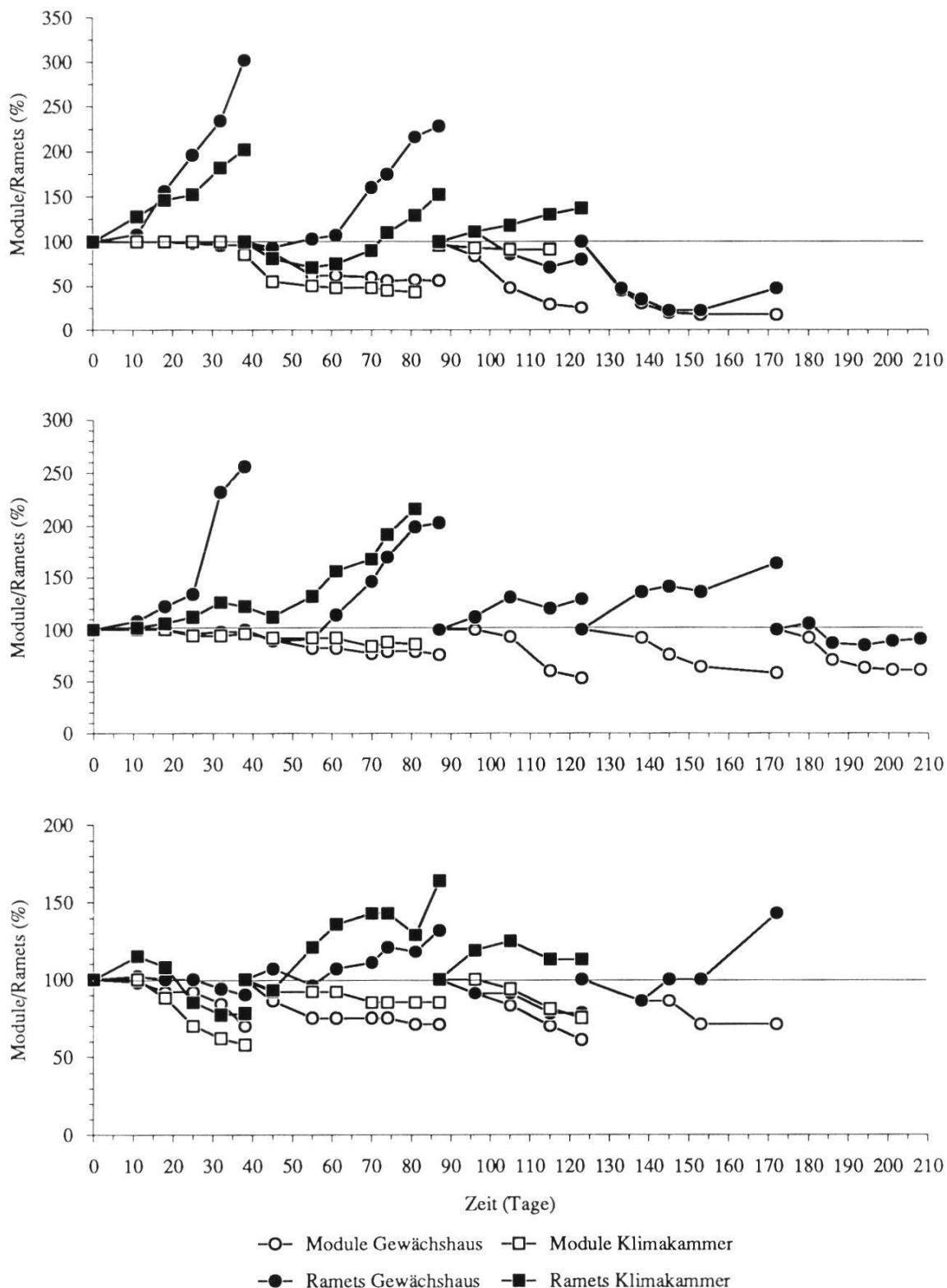
Zum Vergleich die durchschnittlichen Werte aus dem Gewächshaus-Versuch.

*Productivity of the maximum cloning treatment in the growth chamber of Chrysanthemum alpinum, Campanula cochleariifolia and Myosotis alpestris from Ca = carbonate.*

*Average values of the greenhouse experiment as a comparison.*

Einzeln = prozentuale Rametänderung pro Klonierungsschritt - *percentage change in ramet number per cloned generation*, Gesamt = prozentualer Rametbestand kumuliert über alle Klonierungsschritte - *percentage ramet stock, cumulated for all cloned generations*.

Art	Zuwachs (%) in der Klimakammer					
	<i>Ch. alpinum</i>		<i>C. cochleariifolia</i>		<i>M. alpestris</i> Ca	
	Einzeln	Gesamt	Einzeln	Gesamt	Einzeln	Gesamt
1. Klonierung	202	202	133	133	78	78
2. Klonierung	152	307	291	387	164	128
3. Klonierung	137	421	158	612	113	145
3. Klon. Gewhs. (aus Tab. 7)	638		670		109	



**Fig. 16.** Regeneration nach Maximum-Klonierungen an *Chrysanthemum alpinum* (oben), *Campanula cochleariifolia* (Mitte) und *Myosotis alpestris* von Karbonat (unten) im Gewächshaus und in der Klimakammer. Versuchsbeginn 6.4.90. Zu beachten ist der unterschiedliche Ordinatenmassstab.

*Regeneration after maximum cloning treatment of Chrysanthemum alpinum (above), Campanula cochleariifolia (middle) and Myosotis alpestris from carbonate (below) in the greenhouse and growth chamber. Beginning of the experiment 6.4.90. Note the varying vertical scales.*

**Tab. 10.** *Chrysanthemum alpinum*, *Campanula cochleariifolia* und *Myosotis alpestris* von Ca = Karbonat: Überleben der Mutter- und Tochterramets in der Maximumklonierung. Vergleich zwischen Gewächshaus und Klimakammer.

*Chrysanthemum alpinum*, *Campanula cochleariifolia* and *Myosotis alpestris* from Ca = carbonate: Survival of mother and daughter ramets in the maximum cloning treatment. Comparison between greenhouse and growth chamber.

%M/%R = Modul-/Ramatbestand bei Versuchsende in Prozenten der Anfangsmodul-/ramets - module/ramet stock at the end in percent of initial modules/ramets, GH = Gewächshaus - greenhouse, KK = Klimakammer - growth chamber.

\* Der Gewächshausversuch wurde 3 Wochen vor dem Klimakammerversuch angesetzt - in the greenhouse the test began three weeks earlier than in the growth chamber.

Art	GH 2. Klon				KK 2. Klon.				KK 3. Klon.			
	Mutter		Töchter		Mutter		Töchter		Mutter		Töchter	
	%M	%R	%M	%R	%M	%R	%M	%R	%M	%R	%M	%R
<i>Campanula cochleariifolia</i> 89												
<i>Campanula cochleariifolia</i> 90	95	400	71	90	100	516	97	106	100	335	100	107
<i>Chrysanthemum alpinum</i> 89 *	78	76	57	59	100	382	94	139	100	115	92	114
<i>Chrysanthemum alpinum</i> 90	65	312	53	194	57	242	36	75				
<i>Myosotis alpestris</i> Ca 89	50	56	92	90								
<i>Myosotis alpestris</i> Ca 90	89	278	63	63	60	233	100	113				
<i>Senecio carniolicus</i> 89	80	88	27	24								

*Myosotis alpestris* von Karbonat demonstrierte als untypischer Guerilla-Strategie auch im Parallelversuch eigenes Verhalten und ein grosses Regenerationspotential (Tab. 9). Im Vergleich schnitten die beiden Guerilla-Arten nach der dritten Klonierung im Gewächshaus besser ab als in der Klimakammer.

Bei *M. alpestris* war die Differenz nicht augenfällig, da sie bereits zu Beginn der Klonierungen ausgeglichenes Verhalten zeigte, und zwar unter beiden Wachstumsregimes.

Der Unterschied zwischen Mutter- und Tochterramets in Gewächshaus und Klimakammer war nicht eindeutig abzulesen, weil enorme Schwankungen zwischen den beiden Versuchsjahren auftraten (Tab. 10). Gerade für *Chrysanthemum alpinum* als bestuntersuchter Sippe ergab sich ein widersprüchliches Bild.

### 3.1.6. Rametgrösse und regeneratives Verhalten im Gewächshaus

Der Variationsbereich des Regenerationspotentials einer Sippe könnte neben der genetischen Konstitution und den äusseren Bedingungen auch von der Grösse der jeweiligen Ramets abhängen, sei sie durch das Alter oder die physische Konstitution gegeben. Es wurden deshalb, nach Möglichkeit vom gleichen Individuum, jeweils kleine und grosse Ramets separat kloniert und der Rametzuwachs miteinander verglichen (Tab. 11).

Für *Festuca rubra* und die Guerilla-Strategen *Achillea atrata*, *Achillea mo-*

**Tab. 11.** Rametbestand bei kleinen und grossen Modulen sechs Wochen nach der Klonierung.

*Ramet stock of small and large modules six weeks after cloning treatment.*

M-/R- = kleine Module/kleine Ramets - *small modules/small ramets*, M+/R+ = grosse Module/grosse Ramets - *large modules/large ramets*.

Art	Anzahl (%)			Anzahl (%)		
	M-	M+	M+/M-	R-	R+	R+/R-
<i>Achillea atrata</i>	36	72	200	36	176	489
<i>Achillea moschata</i>	60	56	93	84	112	133
<i>Campanula cochleariifolia</i>	52	80	154	60	120	200
<i>Festuca rubra</i>	64	88	138	76	156	205
<i>Senecio carniolicus</i>	60	36	60	64	44	69

*schata* und *Campanula cochleariifolia* ergab sich ein deutlich ausgeprägtes Rametwachstum bei grossen Ramets. Einzig *Senecio carniolicus* produzierte erfolgreichere kleine Ramets. Offenbar konnten kleine Ramets hier nicht auf die Unterstützung der grösseren bzw. älteren Ramets zählen und verfügten sogar über eine bessere Konstitution. Die Unterschiede zwischen den beiden Rametgrössenklassen fielen aber insgesamt nicht wesentlich ins Gewicht ( $P>0.05$  WT).

### 3.1.7. Düngerversuche im Gewächshaus

Die Düngerversuche wurden aus zwei Gründen konzipiert: Einerseits sollte abgeklärt werden, ob ein reicheres Nährstoffangebot die Regeneration nach der Klonierung beschleunigt oder verbessert, andererseits sollte mit dem Dünger das Wurzelwachstum angeregt werden, weil das Überleben im Feld weit-

**Tab. 12.** Düngerversuche verglichen mit SRC-Serien.

*Fertilizing experiments compared with SRC treatment.*

Fr = Frühlingsklonierung - *cloning in spring*, So = Sommerklonierung - *cloning in summer*, M%/R% = Anzahl Module/Ramets in Prozenten der Ausgangsmodule/-ramets - *number of modules/ramets in percent of the initial modules/ramets*,  $\Delta M(\%)/\Delta R(\%)$  = Verhältnis von gedüngten zu ungedüngten Modulen/Ramets - *ratio of fertilized to unfertilized modules/ramets*. Ca = Karbonat - *carbonate*, Si = Silikat - *silicate*.

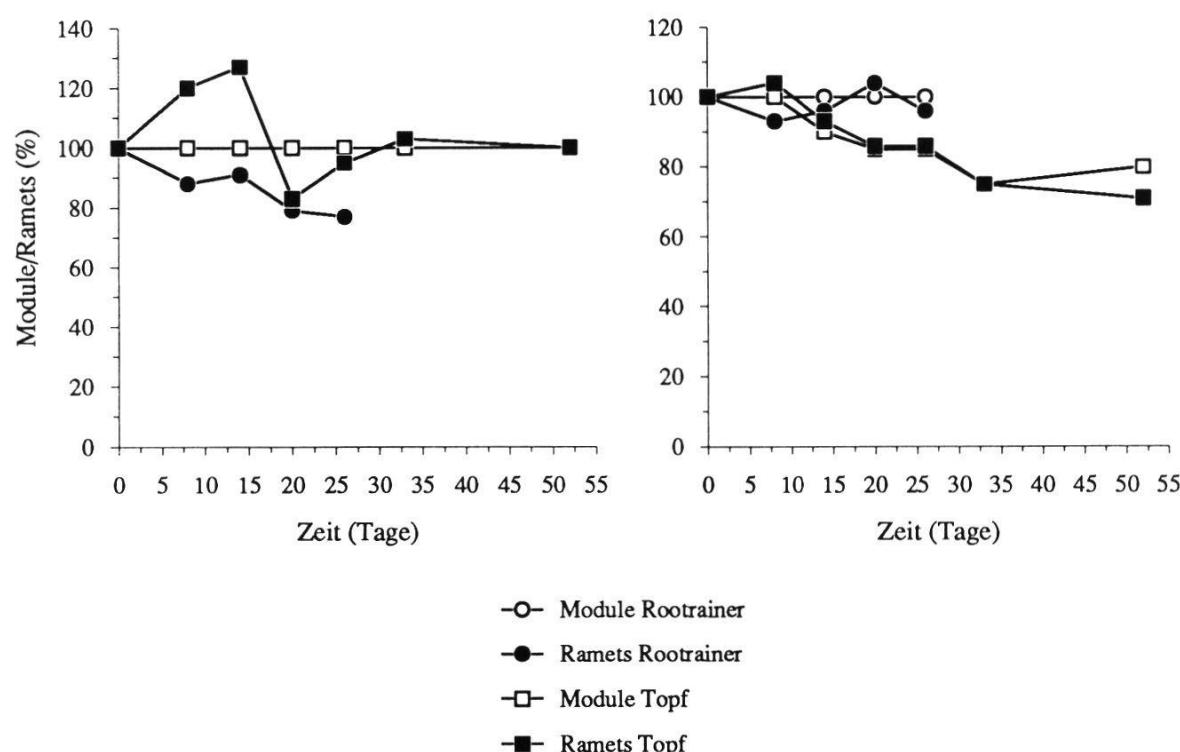
Art	t	Dünger-Menge	gedüngt		ungedüngt		$\Delta M(\%)$	$\Delta R(\%)$
			M (%)	R (%)	M (%)	R (%)		
<i>Achillea atrata</i>	So	50g/m <sup>2</sup>	30	100	78	176	38	56
<i>Anthyllis alpestris</i>	Fr	100g/m <sup>2</sup>	3	3	87	153	3	1
<i>Campanula cochleariifolia</i>	So	50g/m <sup>2</sup>	20	63	65	100	30	63
<i>Chrysanthemum alpinum</i>	So	50g/m <sup>2</sup>	83	628	82	468	101	134
<i>Helictotrichon versicolor</i> Si	Fr	100g/m <sup>2</sup>	12	18	43	71	27	25
<i>Myosotis alpestris</i> Ca	Fr	100g/m <sup>2</sup>	26	44	89	206	29	21
<i>Myosotis alpestris</i> Ca	So	50g/m <sup>2</sup>	90	188	94	136	95	138

gehend von der Ausbildung eines starken und verankerungsfähigen Wurzelwerks abhängt.

Die Düngung wirkte sich auf die Mehrzahl der Sippen negativ aus, sie produzierten weniger Ramets als die parallel angelegten Kontrollserien, indem bei Düngergabe mehr Module abstorbten (Tab. 12). Gedüngte und überlebende Module konnten jedoch bei 50 g Dünger pro m<sup>2</sup> einen grösseren Rametzuwachs verzeichnen. Unter doppelter Düngergabe (100g/m<sup>2</sup>) ereigneten sich immense Verluste, die Pflanzen verbrannten.

### 3.1.8. Verfügbarer Wurzelraum und regeneratives Verhalten

Die Querschnitte der Rootrainerkammern sind relativ klein und könnten das expansive Wachstum der Module hemmen. Ob dieser Effekt einen geringeren Rametzuwachs zur Folge hat oder eine Umverteilung von Ressourcen in unterirdische Organe, wurde an zwei besonders grosse Module bildenden Sippen, *Myosotis alpestris* von Karbonat und *Senecio carniolicus*, untersucht (Fig. 17).



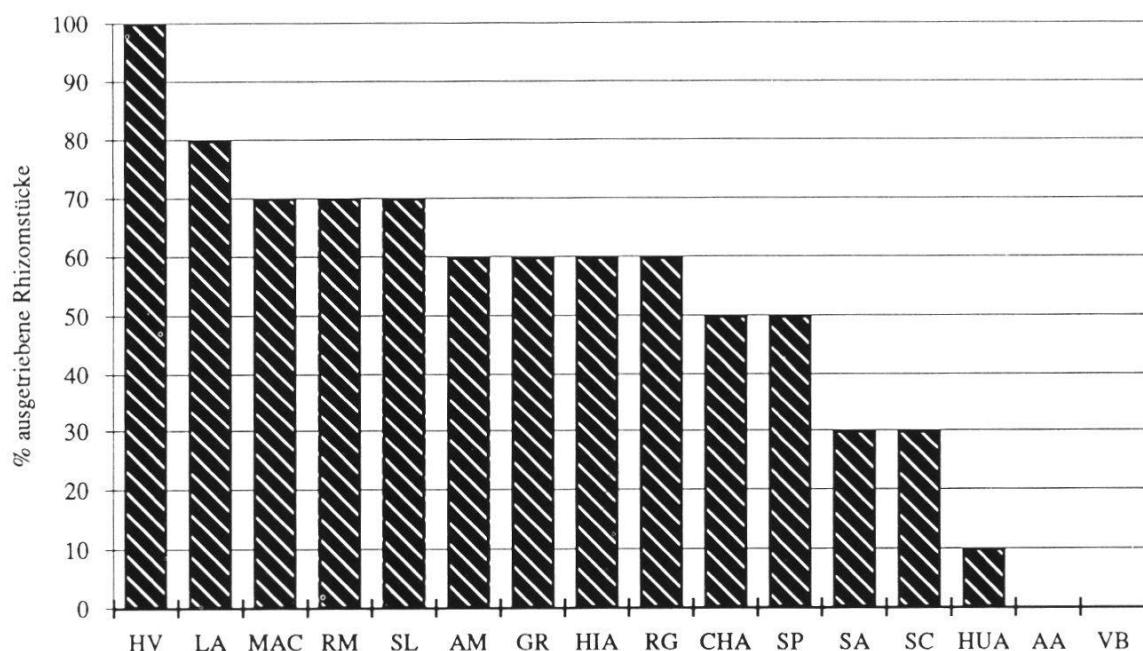
**Fig. 17.** Einfluss des verfügbaren Wurzelraumes auf die Rametentwicklung bei *Myosotis alpestris* von Karbonat (links) und *Senecio carniolicus* (rechts). Versuchsdauer 21.7.-11.9.89.

*Influence of the available soil volume on ramet development of *Myosotis alpestris* from carbonate (left) and *Senecio carniolicus* (right). Observation from 21.7. to 11.9.89.*

Von *Myosotis alpestris* überlebten mehr Ramets im Topf, während im Roottrainer® Verluste resultierten. Hingegen überlebten in beiden Serien alle Module. Bei *Senecio carniolicus* waren es die Roottrainermodule, die gesamt-haft überlebten, Ramets erlitten im Roottrainer® einen geringen Verlust. Im Topf wurden Module und Ramets stärker beeinträchtigt. Ein grösseres Wurzelraumvolumen dürfte also den beiden Arten keinerlei Vorteile bieten ( $P>0.05$  WT).

### 3.1.9. Zum Austreibungsvermögen von Wurzelstücken im Gewächshaus

Durch die Klonierung wird der unterirdische Teil einer Pflanze verletzt und so die Regenerationsfähigkeit der Gesamtpflanze erfasst. Die Regenerations-fähigkeit der Wurzeln allein wurde durch Einpflanzen von 1 cm langen Wur-zelstücken und Festhalten ihrer Austreibungsrate eruiert (Fig. 18). Die 16 untersuchten Taxa verhielten sich unterschiedlich. Generell zeigten alle Arten mit homorhizer Bewurzelung gute Regeneration. *Hieracium villo-*



**Fig. 18.** Austreibungsvermögen von eingegrabenen Wurzelstücken (1 cm).  
*Germinating ability of buried root fragments (1 cm).*

HV =*Hieracium villosum*, LA =*Lotus alpinus*, MAC =*Myosotis alpestris* Ca, RM =*Ranunculus montanus*, SL =*Scabiosa lucida*, AM =*Achillea moschata*, GR =*Geum rep-tans*, HIA =*Hieracium alpinum*, RG =*Ranunculus grenierianus*, CHA =*Chrysanthemum alpinum*, SP =*Sibbaldia procumbens*, SA =*Saxifraga aizoides*, SC =*Senecio car-niolicus*, HUA =*Hutchinsia alpina*, AA =*Anthyllis alpestris*, VB =*Veronica bellidioi-des*.

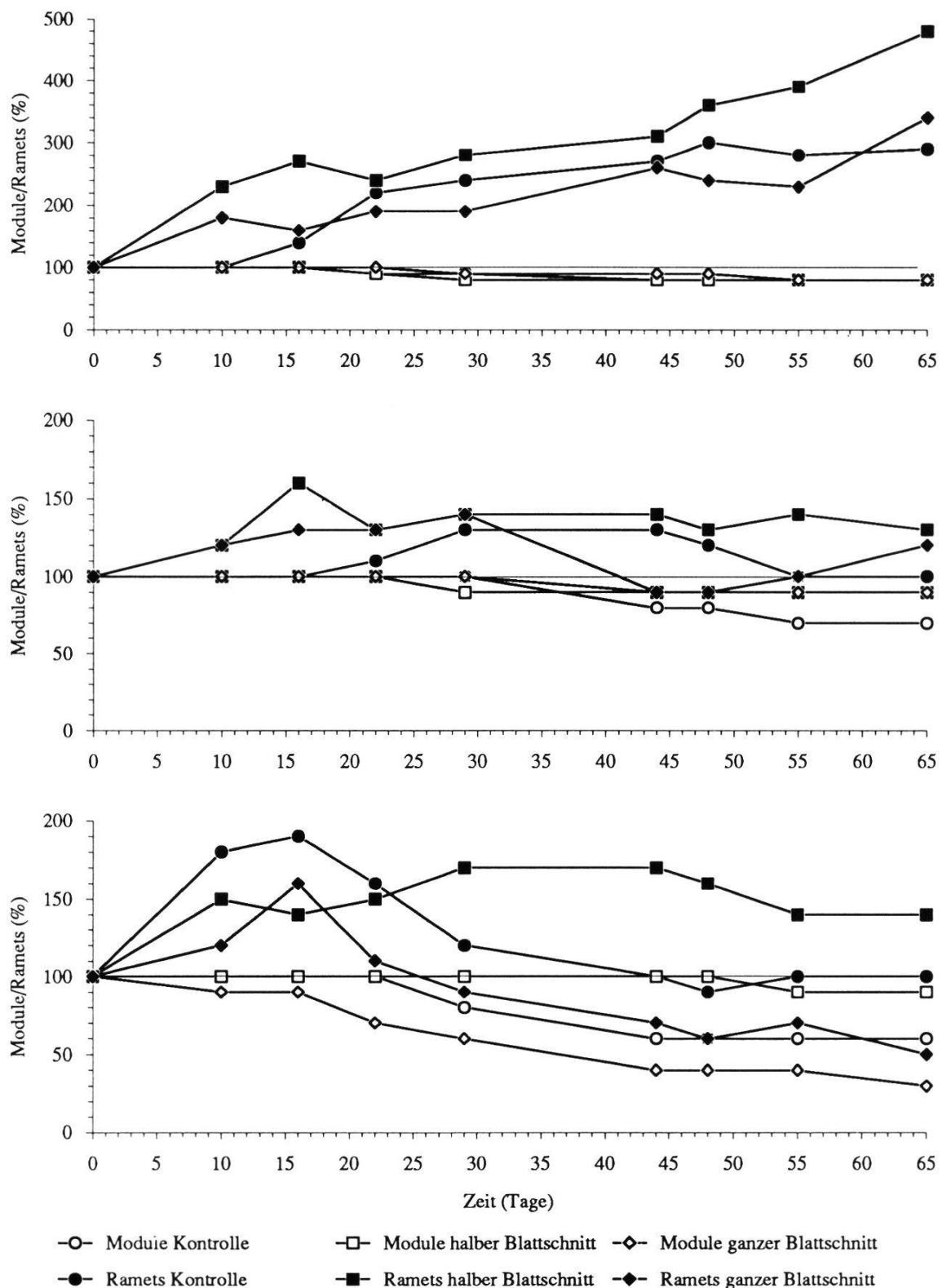
sum brachte als einzige Art alle Wurzelstücke zum Austreiben, die schlafenden Knospen an den verholzten Rhizomen mochten massgeblich zum Erfolg beigetragen haben. Mit 80% Austreibungserfolg bewies auch *Lotus alpinus* ein hervorragendes Regenerationsvermögen. *Myosotis alpestris* von Karbonat, *Ranunculus montanus* und *Scabiosa lucida* konnten 70% der Wurzelstücke regenerieren, wobei sie sich in der Wuchsform voneinander unterscheiden. Sowohl *M. alpestris* wie *R. montanus* demonstrierten bereits im SRC-Versuch gutes vegetatives Wachstum. Einen 60%-Erfolg verbuchten *Achillea moschata*, *Geum reptans*, *Hieracium alpinum* und *Ranunculus grenierianus*. *A. moschata* kann das ganze Wurzelsystem für das vegetative Wachstum einsetzen und bildet vor allem unterirdische Kriechtriebe. *G. reptans* und *H. alpinum* haben verholzte Erdstämme mit Speichervermögen, ähnliches gilt für *R. grenierianus* mit Wurzelknollen. Die Hälfte der Wurzelstücke trieben aus bei *Chrysanthemum alpinum* und *Sibbaldia procumbens*. Mindestens dieser Betrag konnte für *S. procumbens* mit starker Adventivwurzelbildung der allorhizenten Erdstämme erwartet werden. Wenig regenerationsfähig verhielten sich *Saxifraga aizoides* mit hauptsächlich oberirdischen Kriechsprossen und *Senecio carniolicus*, beide mit 30% ausgetriebenen Wurzelstücken, sowie *Hutchinsia alpina* mit 10%. Alle drei Arten verfügen über eine ausgeprägte generative Fortpflanzung. Zwei Arten regenerierten überhaupt nicht. *Anthyllis alpestris* und *Veronica bellidioides* bildeten Sprossverbandsrosetten, das Spross- und Wurzelsystem wurde kaum für eine vegetative Vermehrung genutzt und die zähen, verholzten Wurzeln werden in der Natur auch nicht voneinander separiert.

Die Gliederung der untersuchten Arten nach Guerilla- und Phalanxstrategen brachte keine eindeutige Präferenzen punkto Wurzelregenerationsvermögen, vielmehr war der Typ der Wurzeln entscheidend, beispielsweise das Vorhandensein von Rhizomen.

### 3.1.10. Blattschnitt-Versuch im Gewächshaus

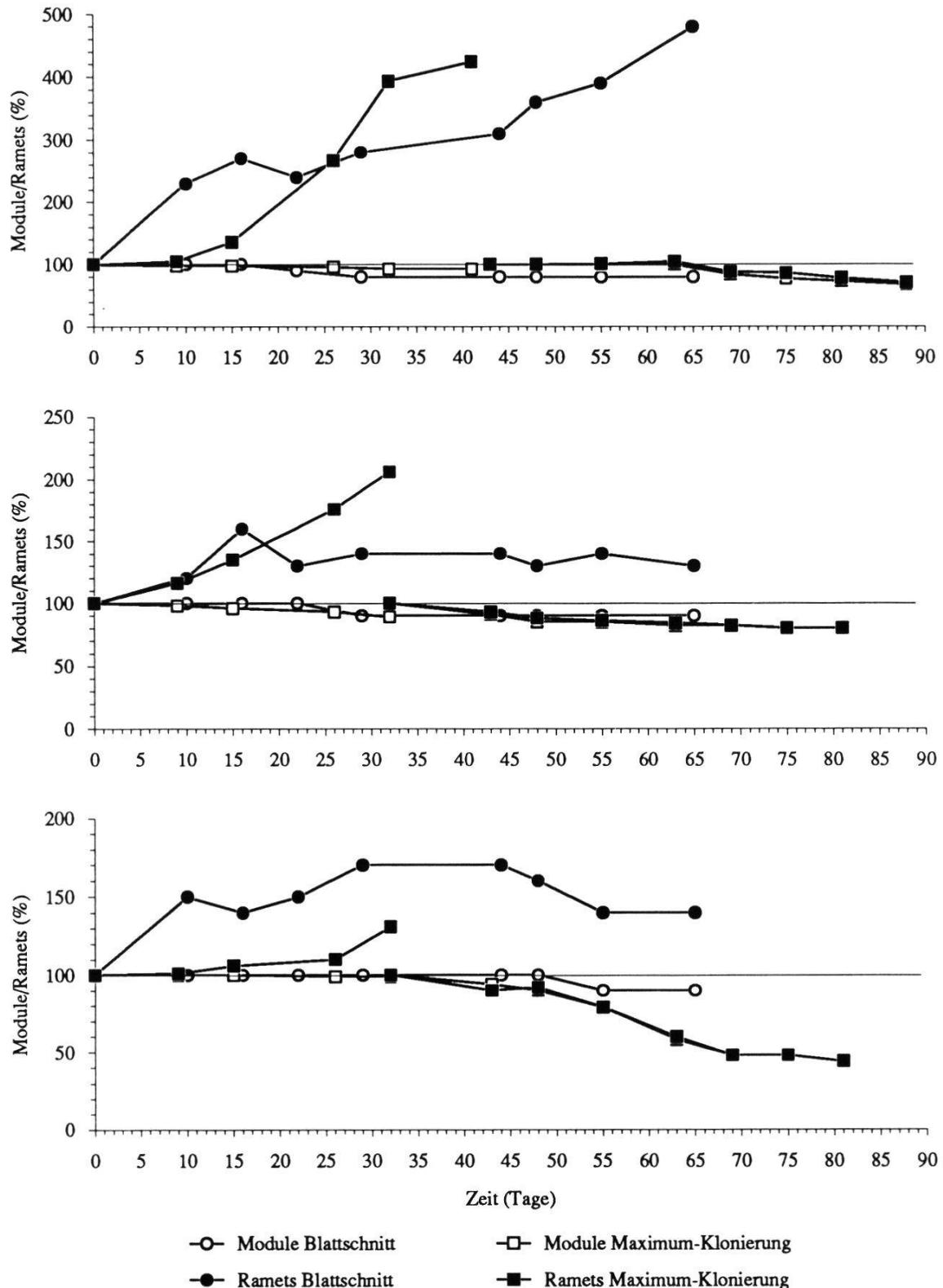
Mit dem Blattschnitt-Versuch wurde das bislang ausser acht gelassene Regenerationsvermögen der oberirdischen Pflanzenteile behandelt, das in einem Zusammenspiel mit der unterirdischen Regeneration steht. Ausserdem sollte der Beweidungseinfluss verschiedener Herbivoren (Vieh, Schafe, Steinbock, Gemse usw.) auf die Regeneration der Pflanzen abgeklärt werden.

*Chrysanthemum alpinum*, *Myosotis alpestris* von Karbonat und *Senecio carniolicus* produzierten übereinstimmend den grössten Rametzuwachs, wenn



**Fig. 19.** Blattschnitt-Versuch an klonierten Modulen von *Chrysanthemum alpinum* (oben), *Myosotis alpestris* von Karbonat (Mitte) und *Senecio carniolicus* (unten). Versuchsbeginn am 25.7.89.

Defoliation experiment with cloned modules of *Chrysanthemum alpinum* (above), *Myosotis alpestris* from carbonate (middle) and *Senecio carniolicus* (below). Beginning at 25.7.89.



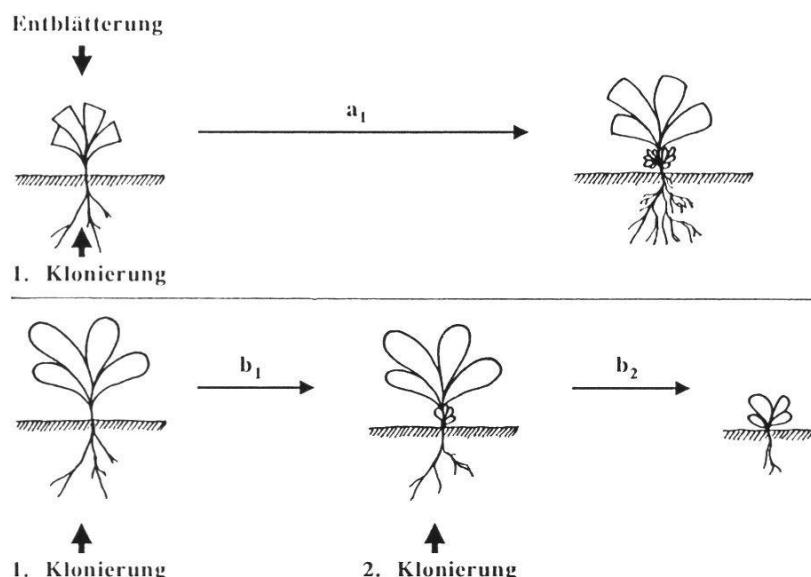
**Fig. 20.** Vergleich von Maximum-Klonierung und Blattschnitt-Versuch an klonierten Modulen von *Chrysanthemum alpinum* (oben), *Myosotis alpestris* von Karbonat (Mitte) und *Senecio carniolicus* (unten). Versuchsbeginn am 25.7.1989.

*Comparison of maximum cloning and defoliation treatment of cloned modules of Chrysanthemum alpinum (above), Myosotis alpestris from carbonate (middle) and Senecio carniolicus (below). Beginning at 25.7.1989.*

die Blätter quer halbiert wurden unmittelbar nach der Klonierung ( $P < 0.005$  WT, Fig. 19). Diese Behandlung brachte auch die bestentwickelten Pflanzen hervor. Weniger Ramets als die Module mit halbierten Blättern, aber mehr als ganz entlaubte entwickelten im neunwöchigen Versuch die unbehandelten Pflanzen von *S. carniolicus*. Bei *M. alpestris* schnitten die Kontrollpflanzen mit dem geringsten Rametzuwachs am schlechtesten ab. Ganz entlaubte Module von *Ch. alpinum* verzeichneten nach sechs Wochen ungefähr dieselbe Bilanz wie die Kontrollpflanzen. Überall fiel auf, dass der Blattschnitt gleich zu Beginn als Stimulation für das Rametwachstum wirkte.

Der Blattschnittversuch wurde mit demselben Pflanzenmaterial und zur gleichen Zeit ausgeführt wie die Maximum-Klonierungen. Ein Vergleich bot sich deshalb an, weil die zweite Klonierung im Maximum-Klonierungsversuch für die Pflanzen, analog dem Blattschnitt nach der ersten Klonierung, ebenfalls eine zweifache Verletzung bedeutete. Zur Veranschaulichung des Zusammenspiels ober- und unterirdischer Mechanismen wurden beide Experimente gleichzeitig dargestellt (Fig. 20).

Die Gegenüberstellung der vegetativen Entwicklung nach je zwei Eingriffen, d.h. nach gleichzeitiger Klonierung und Blattschnitt im Blattschnittversuch - also einer unter- und einer oberirdischen Verletzung - und nach wiederholter Klonierung - also zwei aufeinanderfolgenden unterirdischen Verletzungen



**Fig. 21.** Schematische Darstellung der beiden verglichenen Experimente. Oben: Blattschnittversuch, unten: Maximumklonierung.

*Schematic presentation of the two compared experiments. Above: defoliation experiment, below: Maximum cloning treatment.*

(Fig. 21) - fiel eindeutig aus: Geschnittene Pflanzen (quer halbierte Blätter) verzeichneten alle Rametgewinne, zweimal klonierte erlitten Rametverluste. Es drängte sich sogar der Vergleich zum Zeitpunkt vor der zweiten Klonierung auf. Obwohl bei allen drei Arten die Maximum-Klonierungen jeweils die erfolgreichste SRC-Serie lieferten, konnte *S. carniolicus* im Blattschnittexperiment noch grösseren Rametzuwachs produzieren. Der doppelte Eingriff von Klonierung und Blattschnitt gleichzeitig schien den Pflanzen also besser zu behagen als die alleinige Klonierung. Bei *Ch. alpinum* dürften sich die Rametzahlen etwa die Waage gehalten haben, während *M. alpestris* in dieser Serie aussergewöhnlich viele Ramets anlegte nach der ersten Klonierung und damit mehr Zuwachs zeigte als die Pflanzen im Blattschnittversuch. Nicht erfasst wurde die Anzahl der Blätter.

## 3.2. FELDVERSUCHE

### 3.2.1. Einzelrametklonierungen

#### 3.2.1.1. Rametproduktion

Sowohl auf Karbonat wie auf Silikat wurden die Pflanzungen der einzelklonierten Ramets von 1987 ein Jahr später wiederholt (Tab. 13). Wie im Gewächshaus zeichneten sich unter den 18 Taxa drei Verhaltensgruppen ab. Sie sind im folgenden anhand ihrer Wachstumskurven charakterisiert, wobei jeweils ein Taxon von Karbonat und eines von Silikat berücksichtigt wurde.

Zur **Gruppe a** zählten Pflanzen mit deutlichem Rametzuwachs nach der Pflanzung (Fig. 22). Dazu gehörten: *Agrostis alpina*, *Campanula cochlearifolia*, *Chrysanthemum alpinum*, *Carex sempervirens* von Silikat, *Festuca rubra*, *Myosotis alpestris*.

Die **Gruppe b** bestand aus Pflanzen mit geringem Rametzuwachs oder konstanter Rametzahl nach der Pflanzung (Fig. 23). Ihr gehörten folgende Vertreterinnen an: *Achillea atrata*, *Carex sempervirens* von Karbonat, *Helictotrichon versicolor*, *Hieracium alpinum*, *Ranunculus montanus*, *R. grenierianus*, *Senecio carniolicus*.

In der **Gruppe c** waren Pflanzen mit einer Rametabnahme nach der Pflanzung zu finden (Fig. 24). Dieses Verhalten zeigten *Arabis alpina* und *Erigeron uniflorus*.

Tendenziell ist nach drei Jahren Wachstum im Feld eine Konsolidierung oder gar leichte Rametabnahme festzustellen. Die Wiederholungen decken sich gut für Pflanzen mit geringem Zuwachs oder konstanter Rametzahl, divergieren aber teilweise bei Pflanzen mit deutlichem Rametzuwachs. Die allgemein höheren Werte der Serie 88 können eine Folge der unterschiedlichen Aufenthaltsdauer der Pflanzen im Gewächshaus sein, denn die Pflanzen für die Serie 87 wurden bereits im Herbst 86 gesammelt und im Gewächshaus überwintert. Das Material für die 88er-Serie wurde im Frühling 88 gesammelt und bald darauf kloniert. Gutes Überleben ist den Gräsern zu attestieren, wenn auch der bekannte riesige Rametzuwachs nur für *Agrostis alpina* und *Festu-*

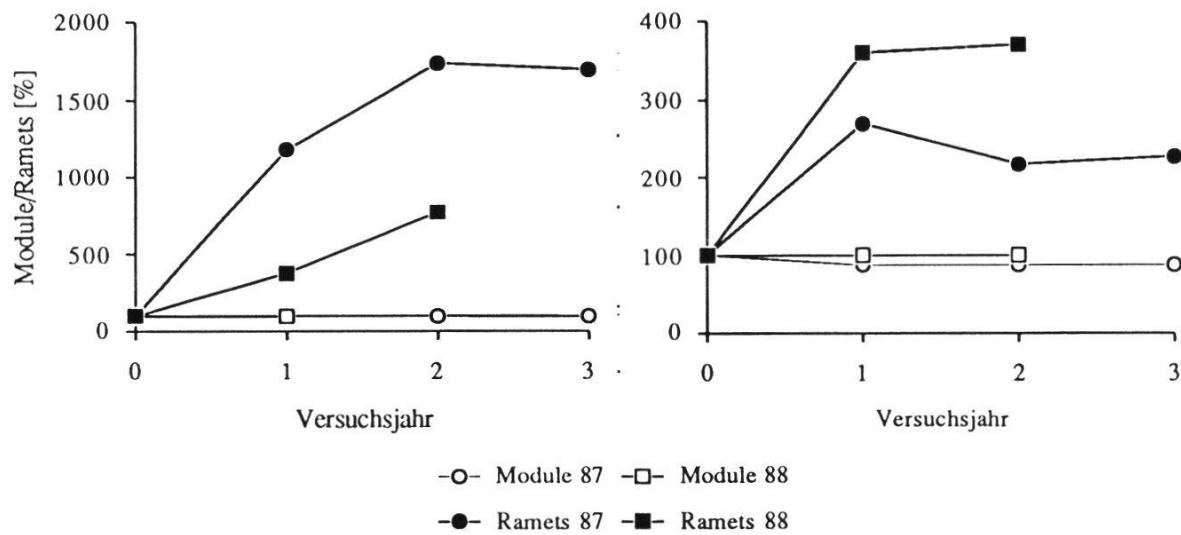
**Tab. 13.** Einzelrametklonierungen im Feld. Pflanzungen von 1987 und 1988 auf Karbonat und Silikat.

*Single ramet cloning in field experiments. Plantings from 1987 and 1988 on carbonate and silicate.*

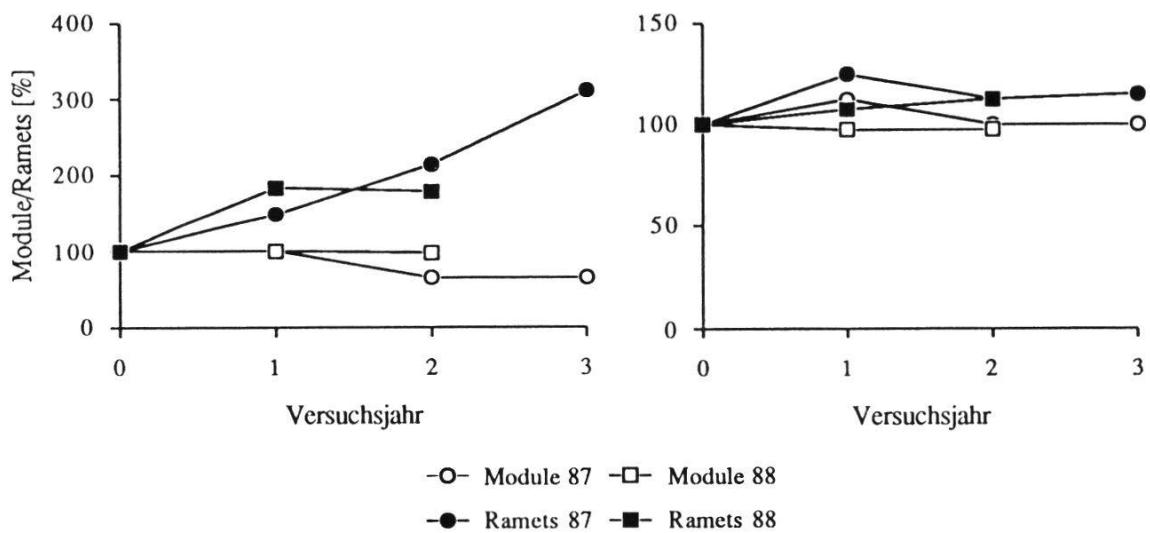
M = Module - modules, R=Ramets - ramets (Absolutwerte - absolute values), M%, R% = Endwerte in % der Anfangswerte - values at the end in % of values at the beginning.

	87		8 8		8 9		9 0		9 0		
	M		M	R	M	R	M	R	M%	R%	
<b>Karbonat 1987</b>											
<i>Achillea atrata</i>	40		28	86	26	95	21	46	52.5	115	
<i>Agrostis alpina</i>	40		39	472	39	695	38	678	95	1695	
<i>Arabis alpina</i>	40		32	144	27	119	10	28	25	70	
<i>Campanula cochleariifolia</i>	40		30	182	29	253	27	305	67.5	763	
<i>Carex sempervirens</i>	40		26	59	26	85	26	124	65	310	
<i>Erigeron uniflorus</i>	40		7	7	5	5	1	1	2.5	2.5	
<i>Helictotrichon versicolor</i>	40		27	89	27	101	25	118	62.5	295	
<i>Myosotis alpestris</i>	40		40	88	40	107	40	109	100	273	
<i>Ranunculus montanus</i>	40		40	56	39	70	39	73	97.5	183	
<b>Karbonat 1988</b>											
<i>Achillea atrata</i>		40			38	122	39	164	97.5	410	
<i>Agrostis alpina</i>		40			38	150	38	307	95	768	
<i>Campanula cochleariifolia</i>		40			33	198	31	170	77.5	425	
<i>Carex sempervirens</i>		40			39	73	39	71	97.5	178	
<i>Helictotrichon versicolor</i>		33			25	38	22	37	66.7	112	
<i>Myosotis alpestris</i>		40			39	110	36	90	90	225	
<i>Ranunculus montanus</i>		40			39	42	36	39	90	97.5	
<b>Silikat 1987</b>											
<i>Carex sempervirens</i>	40		40	99	40	117	39	115	97.5	288	
<i>Erigeron uniflorus</i>	40		39	88	32	68	28	51	70	128	
<i>Helictotrichon versicolor</i>	40		28	42	28	54	28	57	70	143	
<i>Hieracium alpinum</i>	45		45	50	40	45	40	46	88.9	102	
<i>Myosotis alpestris</i>	35		35	108	35	87	35	91	100	260	
<i>Ranunculus grenierianus</i>	40		33	43	35	47	35	48	87.5	120	
<i>Senecio carniolicus</i>	40		36	48	32	52	30	51	75	128	
<b>Silikat 1988</b>											
<i>Chrysanthemum alpinum</i>		40			39	106	39	112	97.5	280	
<i>Carex sempervirens</i>		40			40	117	39	131	97.5	328	
<i>Festuca rubra</i>		40			38	123	36	152	90	380	
<i>Helictotrichon versicolor</i>		40			40	126	40	129	100	323	
<i>Hieracium alpinum</i>		40			39	43	39	45	97.5	113	
<i>Myosotis alpestris</i>		40			40	144	40	148	100	370	
<i>Ranunculus grenierianus</i>		40			39	42	39	44	97.5	110	
<i>Senecio carniolicus</i>		40			40	51	36	49	90	123	

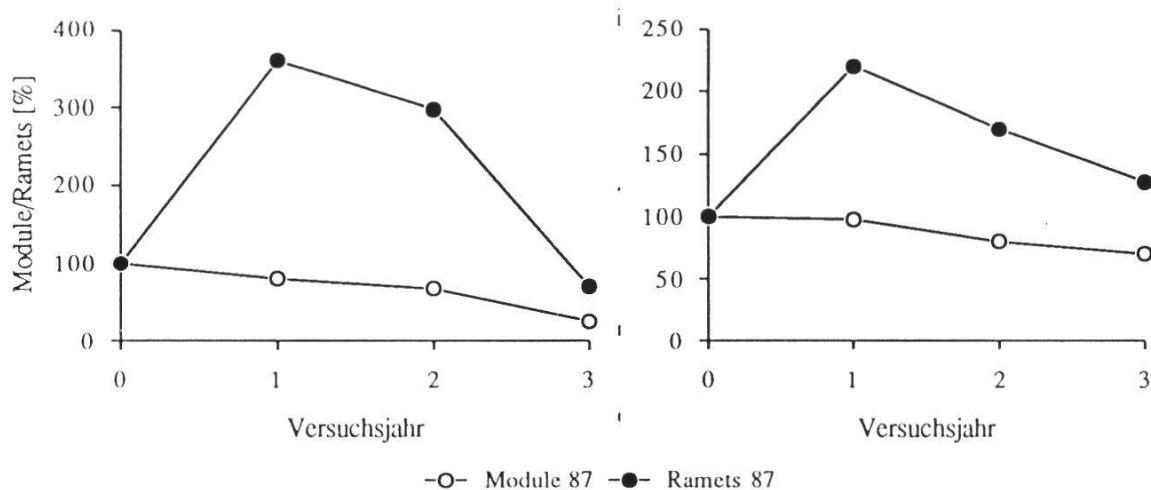
*ca rubra* protokolliert werden konnte. Unter den krautigen Pflanzen sind es die Guerilla-Strategen, mit Ausnahme von *Arabis alpina*, die sich stark vegetativ vermehrten. Das Blühverhalten (s. Kap. 4.2.1.2.) und die Bewurzelung der Pflanzen (s. Kap. 4.2.1.3.) werden separat besprochen.



**Fig. 22.** Rametproduktion von *Agrostis alpina* (links) und *Myosotis alpestris* von Silikat (rechts) der Gruppe a: Pflanzen mit deutlichem Rametzuwachs nach der Pflanzung.  
*Ramet production of Agrostis alpina (left) and Myosotis alpestris from silicate (right) of group a: individuals with distinct ramet increase after planting.*



**Fig. 23.** Rametverhalten von *Carex sempervirens* (links) von Karbonat und *Hieracium alpinum* (rechts) der Gruppe b: Pflanzen mit geringem Rametzuwachs oder konstanter Ramenzahl nach der Pflanzung.  
*Ramet behaviour of Carex sempervirens (left) from carbonate and Hieracium alpinum (right) of group b: individuals with less or no ramet increase after planting.*



**Fig. 24.** Rametverhalten von *Arabis alpina* (links) und *Erigeron uniflorus* von Silikat (rechts) der Gruppe c: Pflanzen mit Rametabnahme nach der Pflanzung.

*Ramet behaviour of Arabis alpina (left) and Erigeron uniflorus from silicate (right) of group c: individuals with ramet decrease after planting.*

### 3.2.1.2. Blütenbildung nach der Anpflanzung

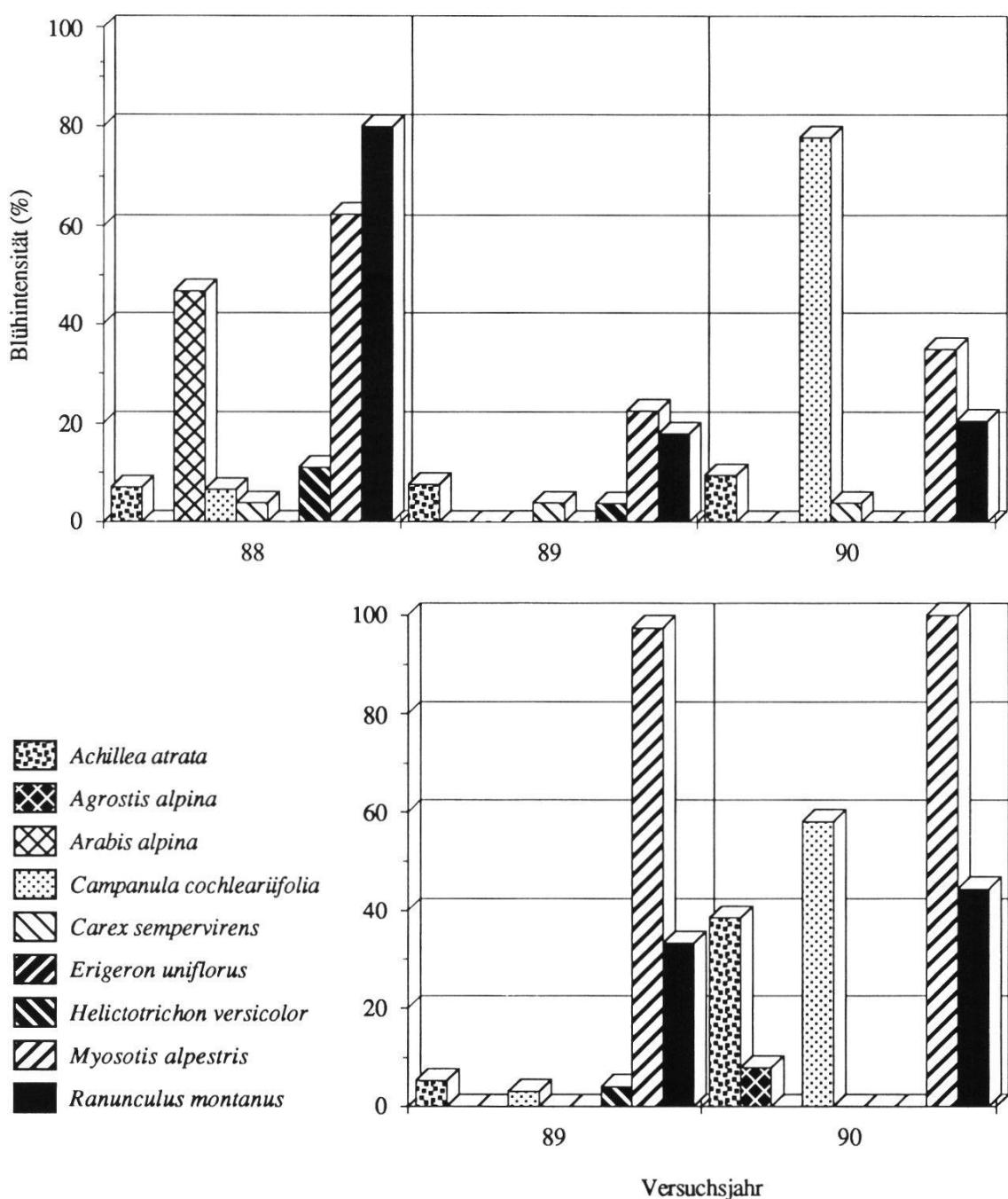
Ein wichtiger Hinweis über das Befinden der eingepflanzten Individuen gibt

**Tab. 14.** Blühintensität in den beiden SRC-Serien. Linke Tabellenhälfte mit Pflanzen von Karbonat, rechts Pflanzen von Silikat. Grundierte Kolonnen: Anzahl Module insgesamt (Absolutwerte); übrige Kolonnen: Anzahl Blühende/Anzahl Module (%).

*Flowering intensity in both series. Plants from carbonate: left side of table; plants from silicate: right side of table. Screened columns: Total number of modules (absolute values); other columns: number of flowering individuals/number of modules (%).*

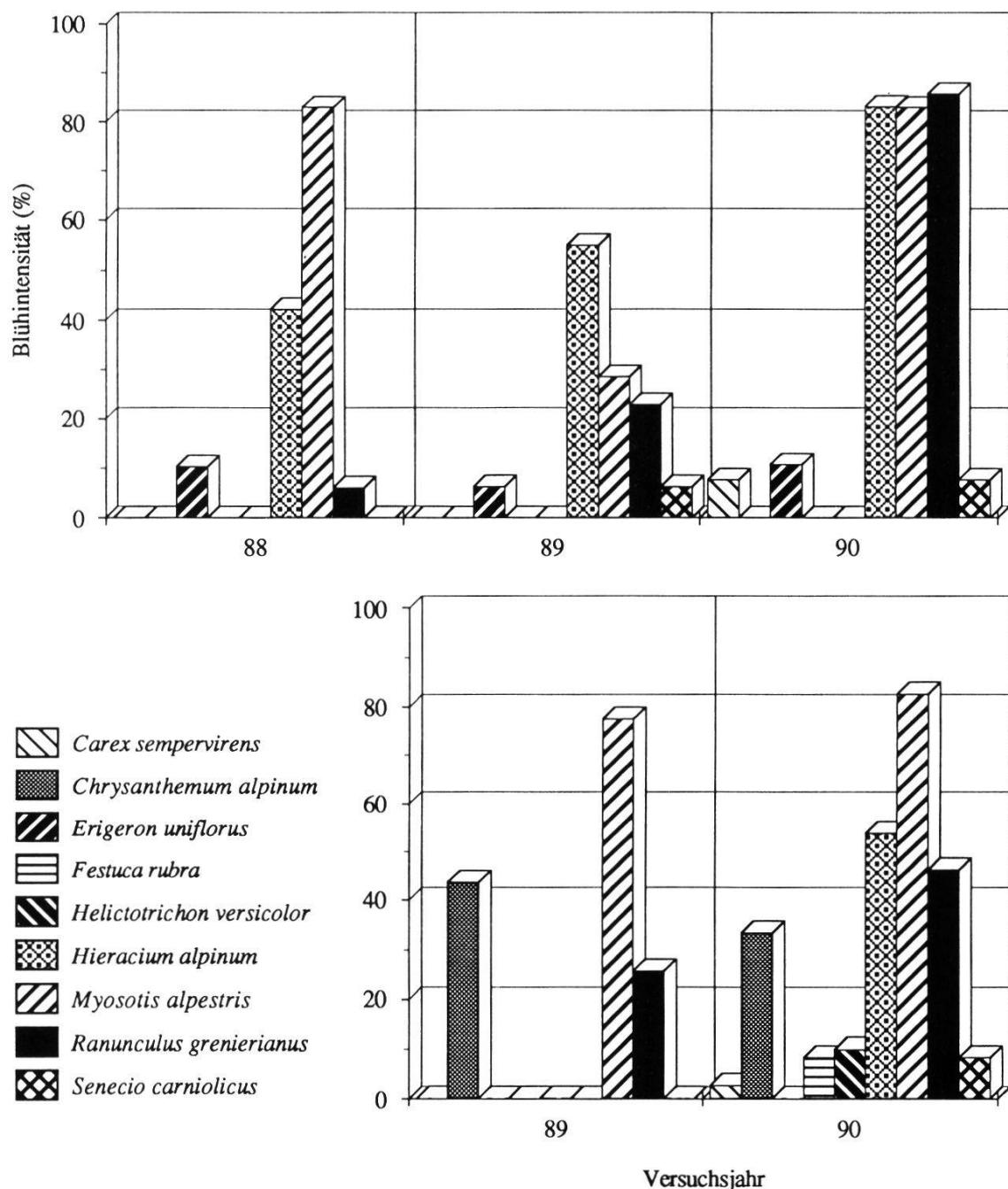
Arten 1987	Absolutwerte			Prozentwerte			Arten 1987	Absolutwerte			Prozentwerte		
	88	89	90	88	89	90		88	89	90	88	89	90
<i>Achillea atrata</i>	28	26	21	7	8	10	<i>Carex sempervirens</i>	40	40	39	0	0	7
<i>Agrostis alpina</i>	39	39	38	0	0	0	<i>Erigeron uniflorus</i>	39	32	28	10	6	11
<i>Arabis alpina</i>	32	27	10	47	0	0	<i>Helictotrichon versicolor</i>	27	28	28	0	0	0
<i>Campan. cochleariifolia</i>	30	29	27	7	0	78	<i>Hieracium alpinum</i>	45	40	40	42	55	83
<i>Carex sempervirens</i>	26	26	26	4	4	4	<i>Myosotis alpestris</i>	35	35	35	83	29	83
<i>Erigeron uniflorus</i>	7	5	1	0	0	0	<i>Ranunculus grenierianus</i>	33	35	35	6	23	86
<i>Helictotrichon versicolor</i>	27	27	25	11	4	0	<i>Senecio carniolicus</i>	36	32	30	0	6	13
<i>Myosotis alpestris</i>	40	40	40	63	23	35							
<i>Ranunculus montanus</i>	40	39	39	80	18	21							
Arten 1988	<b>89</b> <b>90</b>		<b>89</b> <b>90</b>					<b>89</b> <b>90</b>		<b>89</b> <b>90</b>			
<i>Achillea atrata</i>	38	39			5	39	<i>Carex sempervirens</i>	40	39			0	3
<i>Agrostis alpina</i>	38	38			0	8	<i>Chrysanthemum alpinum</i>	39	39			44	33
<i>Campan. cochleariifolia</i>	33	31			3	58	<i>Festuca rubra</i>	38	36			0	8
<i>Carex sempervirens</i>	39	39			0	0	<i>Helictotrichon versicolor</i>	40	40			0	10
<i>Helictotrichon versicolor</i>	25	22			4	0	<i>Hieracium alpinum</i>	39	39			0	54
<i>Myosotis alpestris</i>	39	36			97	100	<i>Myosotis alpestris</i>	40	40			78	83
<i>Ranunculus montanus</i>	39	36			33	44	<i>Ranunculus grenierianus</i>	39	39			26	46
							<i>Senecio carniolicus</i>	40	36			0	8

neben dem vegetativen Wachstum die Entwicklung von Blüten. Die Blühentwicklung wurde erfasst (Tab. 14), ohne dabei zu ermitteln, ob die gebildeten Blüten tatsächlich fertil waren. Die Kontinuität des Blühens vermittelte Anhaltspunkte über den Erfolg der Einpflanzung und war im Jahresvergleich für jedes Taxon ablesbar (Fig. 25, 26).



**Fig. 25.** Blühintensität der beiden Karbonat-Serien 87 (oben) und 88 (unten), dargestellt als Prozentwerte blühender Module pro Gesamtzahl Module.  
*Flowering intensity of the two carbonate series 87 (above) and 88 (below), presented in % of modules per total number of modules.*

Am häufigsten war eine mit jedem Jahr zunehmende Blühintensität zu beobachten, die auf eine gute Etablierung der Pflanzen schliessen liess und ihnen neben der vegetativen Fortpflanzung eine zusätzliche Strategie eröffnete. Dieses Verhalten zeigten acht Sippen: *Achillea atrata*, *Campanula cochleariifolia*, *Carex sempervirens* von Silikat, *Festuca rubra*, *Hieracium alpinum*, *Ranunculus grenierianus* und *Senecio carniolicus*.



**Fig. 26.** Blühintensität der beiden Silikat-Serien 87 (oben) und 88 (unten), dargestellt als Prozentwerte blühender Module pro Gesamtzahl Module.

*Flowering intensity of the two silicate series 87 (above) and 88 (below), presented in % of modules per total number of modules.*

*nunculus montanus*, *R. grenierianus* und *Senecio carniolicus*.

Vier Sippen konnten als konstante Blüher angesprochen werden. Für *Carex sempervirens* von Karbonat und *Erigeron uniflorus* von Silikat galt dies im wörtlichen Sinne, die beiden *Myosotis*-Sippen blühten in einer solch unsteten Weise, dass sie als typisch und ebenfalls regelmässig interpretiert werden musste.

Keine Blüten bildete infolge der massiven Sterberate *Erigeron uniflorus* von Karbonat, sowie *Agrostis alpina* und *Helictotrichon versicolor* von Silikat.

Anfängliche Blütenbildung, die sich jährlich verminderte, war bei *Arabis alpina*, *Chrysanthemum alpinum* und *Helictotrichon versicolor* von Karbonat zu beobachten.

Im Gegensatz zu den Rametzuwachsen traten überraschend geringe Schwankungen der Blühintensität zwischen den beiden Serien auf. Das generative Verhalten ist offenbar stärker genetisch fixiert als das vegetative Wachstum, dem eine breitere phänotypische Plastizität zugrunde liegt.

### 3.2.1.3. Verhalten der einzelnen Sippen im SRC-Feldversuch

Im Detail ergab sich, getrennt nach Substraten aufgeführt, folgendes Bild:

#### Karbonat

- *Achillea atrata* konnte im ersten Jahr die Rametzahl in der ersten Serie mehr als verdoppeln, in der zweiten Serie verdreifachen. Diese Zunahme wurde im zweiten Jahr nach der Einpflanzung fortgesetzt. Im dritten Jahr erfolgte eine Abnahme bis auf 115% des Anfangsbestandes. An Modulen gingen in der ersten Serie die Hälfte verloren, in der zweiten überlebten beinahe alle. Starkes expansives Wachstum verhalf der Sippe dazu, ungefähr die halbe Fläche zu bedecken. Die Blühintensität verlief in beiden Serien exakt parallel zur Rametentwicklung. Das oberirdische Wachstum widerspiegelte sich im Wurzelbereich: Dreijährige Individuen ankerten mit wenigen langen Wurzeln ohne Verzweigungen, zweijährige Pflanzen hatten ein dichtes Wurzelgeflecht, etwa derselben Länge, ausgebildet.
- In beiden Serien zeigte *Agrostis alpina* eindeutiges Verhalten: Eine Modulsterblichkeit von lediglich je 5% und den höchsten Rametzuwachs aller angepflanzten Sippen. Die zartwüchsigen Halme bildeten kleine Horste und vermochten kaum grössere Areale zu bedecken, waren aber als Inseln (z.B. Schutzstellen) in den Kahlflächen von Bedeutung. Lediglich in der zweiten Serie wurden einige Blüten gezählt. Die vegetative Fortpflanzung war die bevorzugte Strategie, während die Blütenproduktion eine sekundä-

re Stellung in der Entwicklung der Art einnahm. An Wurzelbiomasse wurde in beiden Serien reichlich investiert.

- Aufgrund der zweithöchsten Modulverluste und Rametsterblichkeit wurde *Arabis alpina* nur in einer Serie getestet. Die Rückentwicklung von der vergeilten Gewächshausstruktur mit aufgestengelten Tochterpflänzchen zur kleinwüchsigen Rosettenform im Felde gelang nicht und war vermutlich verantwortlich für die Verluste. Die Curlex-Bedeckung mochte ausserdem die Stengel geknickt haben, denn eine gleichgrosse, hier nicht berücksichtigte Population, die zur gleichen Zeit benachbart ausgepflanzt worden war, aber ohne Bedeckung, entwickelte sich sehr erfolgreich. Von den ohnehin stark dezimierten Modulen blühten im dritten Jahr keine mehr. Die kümmerlichen Module verfügten nur über wenige dünne Wurzeln.
- Ein Drittel der Module von *Campanula cochleariifolia* starb in der ersten, ein Viertel in der zweiten Serie ab, trotzdem kann die Art als die erfolgreichste punkto Arealbesiedlung bezeichnet werden, die dank des jeweils zweithöchsten Rametzuwachses ihre Fläche zu gut 50% bedeckte. In der Serie 87 war ein kontinuierlicher Anstieg der Rametzahl bis auf das 7<sup>1/2</sup>-fache zu verzeichnen, begleitet von einer Blütenzunahme bis 78% der Module. In der Serie 88 verringerte sich die Rametzahl nach der Verfünfachung im ersten Jahr wieder minim, die Blütenentwicklung setzte im zweiten Jahr richtig ein, erreichte aber mit 58% nicht den Wert der Serie 87. Die Pflanzen zeigten in beiden Serien vitales Aussehen. Unterirdisch unterstützten tiefgreifende, gut ausgebildete Wurzeln die Etablierung, und zwar bei zwei- und dreijährigen Pflanzen in ähnlichem Umfang.
- *Carex sempervirens* zeigte gegensätzliches Verhalten in den beiden Serien. Im Winter 87/88 ging ein Drittel der Module verloren, die Population konnte sich darauf halten und entwickelte sukzessive die dreifache Rametanzahl. In der zweiten Serie überlebten 98% der Module, wobei der Rametbestand des ersten Jahres nur ganz knapp gehalten werden konnte und mit 178% deutlich tiefer lag als in der Parallelserie. Die jeweils zurückbleibende Strohtunika erschwerte bei dieser Art die Ansprache, da neue Triebe oft über längere Zeit darin verborgen blieben. Eine flächige Ausbreitung war kaum zu erwarten. In der 87er-Serie blühten konstant 4% der Module, in der zweiten Serie mit sehr viel geringerem Rametzuwachs blühte nichts. Entsprechend verfügten seit zwei Jahren eingepflanzte Individuen über eine geringere Wurzelbiomasse als die sehr gut entwickelten Dreijährigen.
- Eine ausgesprochen schwache Entwicklung durchlief *Erigeron uniflorus*. Der Verlust beinahe der ganzen Population - und dies schon im ersten Jahr

nach der Pflanzung - hatte dabei verschiedene Gründe.

- In beiden *Helictotrichon versicolor*-Serien überlebten nur zwei Drittel der Module, die Dezimierung erfolgte nach dem ersten Winter. Der Rametzuwachs gestaltete sich nicht einheitlich: Eine Verdreifachung in der Serie 87 ging einher mit gleichzeitiger Blütenabnahme bis zum Ausbleiben der Blüte. In der Serie 88 konnte kaum mehr eine Zunahme beobachtet werden, das Blühverhalten war dasselbe wie in der ersten Serie. Ein Feinwurzelgeflecht reichte bei beiden Serien bis in eine Tiefe von 15 cm.
- *Myosotis alpestris* präsentierte sich als widerstandsfähige Pflanze, die ihre Wuchsform rasch an die ursprünglichen Wachstumsbedingungen anzupassen verstand. Gutes Überleben der Module und ein  $2\frac{1}{4}$  bis  $2\frac{3}{4}$ -Zuwachs an Ramets kennzeichneten die Sippe. Laterales Wachstum unterstrich die gute Konstitution, wobei auch die Verankerung in die Tiefe rasch und effizient erfolgt sein dürfte: Dreijährige Pflanzen besaßen dicke, zylindrische Wurzelballen, bei den zweijährigen Individuen nahm sich die Wurzelmasse noch etwas bescheidener aus. Die starke Blühintensität, mit 100% in der Serie 88, durfte als Zeichen einer überaus guten Fitness gewertet werden.
- Eine gute Überlebensfähigkeit kennzeichnete *Ranunculus montanus*. Mit 90 bis 100% überlebenden Modulen stellte die Sippe ein sicheres Reservoir für die Fläche dar, wenngleich nur in der Serie 87 neue Ramets gebildet wurden (+83%). Expansives Wachstum trat nicht durch grosse Flächendeckung in Erscheinung, sondern indem Tochterramets in einiger Distanz von den Muttermodulen an die Bodenoberfläche gelangten. 80% Blütenbildung im ersten Jahr mochten sowohl eine komfortable Reserve wie auch eine "Angstinvestition" anzeigen, davon abgesehen reagierte die Sippe in beiden Serien mit zunehmender Blütenproduktion. Drei Jahre alte Individuen verfügten über ein Wurzelwerk mit der doppelten der oberirdisch erkennbaren Biomasse. Die jüngeren Exemplare waren noch nicht soweit gediehen, trotzdem zweigten bereits zahlreiche Seitenwurzeln vom zentralen Rhizomknollen weg.

### Silikat

- Mit 98% überlebenden Modulen in beiden Serien war *Carex sempervirens* eine sich erfolgreich etablierende Sippe, die einen kontinuierlichen Rametzuwachs auf das Dreifache verzeichnen konnte. Offenbar sind die Pflanzen weit regenerationsfähiger als ihre Verwandten von Karbonat. Für diese Annahme spricht auch das weitverzweigte, dichte Wurzelwerk. Die Blütenbildung erfolgte erst im dritten Jahr der Serie 87 und im zweiten Jahr der Serie 88, allerdings in geringem Umfang.

- Nach kontinuierlichem Rametzuwachs lebten von *Chrysanthemum alpinum* im zweiten Jahr nach der Pflanzung immer noch 98% der Module. Die natürliche, polsterartige Wuchsform wurde allerdings nicht erreicht. Beinahe die Hälfte der Module blühten ein Jahr nach der Pflanzung, im zweiten Jahr waren es noch ein Drittel. Diese Einbusse korrespondierte mit dem stagnierenden Rametwachstum der sonst sehr wüchsigen Art und dürfte ein Hinweis auf die Erschöpfung des Regenerationspotentials sein. Die tiefreichenden, jedoch dünnen, spärlichen Wurzeln unterstützten diese Vermutung.
- *Erigeron uniflorus* machte mit 70% überlebenden Modulen eine vergleichsweise schlechte Entwicklung durch, gedieh aber deutlich erfolgreicher als die Pflanzen von Karbonat. Für die Eignung als Bepflanzungsmaterial gilt jedoch dasselbe wie bereits von den Karbonatpflanzen gesagt wurde. Die konstante Blührate von ca. 10% in allen drei Jahren deutete auf eine erfolgreiche Etablierung mindestens eines Teils der Population hin.
- Gutes Überleben der Module und fast vierfachen Rametzuwachs in nur zwei Jahren schienen *Festuca rubra* als gute Wahl für eine Bepflanzung auszuweisen, was allerdings aus nur einer Versuchsserie hervorging. Dieser Befund wurde unterstrichen durch die Blütenproduktion im zweiten Jahr bei 8% der Module. Ein erstaunlich knapp ausgebildetes Wurzelwerk versorgte die Pflanzen.
- Nach einer 30%igen Moduleinbusse im ersten Winter konnte sich die *Helictotrichon versicolor*-Population auf ihrem Niveau halten und legte in der ersten Serie um etwa die Hälfte an Ramets zu, ohne jedoch zu blühen. In der zweiten Serie starben keine Module ab, die gesamthaft 323% Ramets nach nur zwei Jahren lassen ein grosses Entwicklungspotential vermuten. Wiederum blühten keine Individuen im ersten Jahr, im zweiten 10%. Die laterale Ausdehnung entsprach nicht jener von natürlich gewachsenen Individuen. Ältere Pflanzen besassen ein etwas dichteres Wurzelwerk, das aber noch deutlich unterentwickelt war.
- *Hieracium alpinum* war punkto Überleben der Module mit 89% bzw. 100% eine erfolgreiche Sippe, ähnlich wie *Carex sempervirens* von Silikat oder auch *Agrostis alpina*. Blattbehaarung und Rosettenwuchs wurden schon kurz nach der Einpflanzung wieder erkennbar, ebenso die fleischigeren Blätter. Der Rametbestand fiel mit 102% bzw. 113% bescheiden, aber konstant aus. Nach kontinuierlich zunehmender Blütenbildung blühten in der Serie 87 mehr als vier Fünftel, in der Serie 88 mehr als die Hälfte der Module, was zusätzlich die erfolgreiche Etablierung bestätigte. Die Wur-

zelentwicklung kann direkt der Überlebensrate gegenübergestellt werden: Serie 87 hatte wohl dicke Rhizome, aber wenige Seitenwurzeln, Serie 88 besass Rhizome mit gut entwickelten Wurzeln und einem Mehrfachen an Biomasse als die oberirdischen Teile.

- Die erfolgreichste Sippe überhaupt war zweifellos *Myosotis alpestris*. Alle Module überlebten in beiden Serien, ähnlich wie bei der Karbonatsippe. Die 87er-Serie verbuchte nach drei Jahren einen Rametbestand von 228%, in der Serie 88 entwickelten sich 3,7 mal soviele Ramets wie zu Beginn. Eine robuste Konstitution gehörte wie schon zur Karbonat- ebenso zur Silikatsippe. Gemäss dem oberirdischen Zuwachs nahm auch die Wurzelbiomasse der Serie 88 stärker zu als jene der älteren Pflanzen und entsprach etwa der oberirdischen Biomasse. Analog der Karbonatsippe war sie die am häufigsten blühende Population auf Silikat, mit Anteilen bis 83% in beiden Serien. Es handelte sich um die "virtuoseste" getestete Art bezogen auf die Flexibilität ihres Verhaltens und ihre Widerstandskraft.
- Ähnliches Verhalten wie *Ranunculus montanus* konnte *R. grenierianus* attestiert werden, also eine sukzessive Rametzunahme in Serie 87 bis auf 120%, in Serie 88 bis 110%, und Modulsterberaten von 12% bzw. 2%. Es ist ebenfalls ein grosses Speichervermögen in den Wurzelknollen zu vermuten, die Art wies das üppigste Wurzelwerk aller getesteten aus. Die Blütenbildung nahm von Jahr zu Jahr zu und erreichte Maximalwerte von 86% blühenden Modulen in der 87er-Serie, von 46% in der Serie 88.
- Während *Senecio carniolicus* in der ersten Serie Verluste von einem Viertel der Module hinnehmen musste, beschränkten diese sich in der Wiederholung auf 10%. Der Rametzuwachs fiel mit 28% bzw. 23% recht bescheiden aus im Vergleich zum natürlichen vegetativen Wachstum. Offenbar wurde der Metabolismus hauptsächlich durch die Wurzeln reguliert, die Blätter scheinen eher eine passive Funktion besessen zu haben. Jedenfalls war aus dem Blattaussehen nicht auf den Zustand der Pflanzen zu schliessen. Dichte Klonteile, wie sie aus der benachbarten Vegetation bekannt sind, entwickelten sich nicht auf den Versuchsflächen, dazu fehlte die nötige unterirdische Verankerung, die zwar tief reichte, aber nur geringe Masse besass. Hingegen erschienen jeweils im zweiten Jahr Blüten in beiden Serien, deren Zahl sich im dritten Jahr zu verdoppeln mochte.

### 3.2.2. Multirametklonierungen (MRC)

Extreme Bedingungen erschweren das Überleben der Pflanzen im Felde. Ob

**Tab. 15.** Multirametklonierungen (links) im Vergleich zur Einzelramet-Klonierung, die parallel dazu angelegt worden war (Mitte) und zum 3-Jahresversuch (rechts). Feldversuche von 1988.

*Multi ramet cloning treatments (left) compared with SRC treatment, the latter being arranged parallel to MRC (middle) and in a 3-year-experiment (right). Field trials from 1988.*

W = Wuchstyp - growth form, M = Module - modules, R = Ramets - ramets; Ca = Karbonat - carbonate, Si = Silikat (Absolutwerte) - silicate (absolute values). %90 = Bestand am Ende der Versuche (1990) in % der Anfangswerte bei der Pflanzung - stock at the end of the experiments (1990) in % of values when planted.

MRC-Feld	MRC			SRC			SRC			SRC					
	88	89	90	W	%90	88	89	90	W	%90	87	88	89	90	
<i>Achillea atrata</i>	M	27	25	24	b	89	40	38	39	a	98	40	28	26	21
	R	58	138	93		160		122	164		410		86	95	46
<i>Carex sempervirens</i> Ca	M	35	31	30	a	86	40	39	39	a	98	40	26	26	26
	R	102	93	107		105		73	71		178		59	85	124
<i>Campanula cochleariifolia</i>	M	35	34	33	b	94	40	33	31	b	78	40	30	29	27
	R	106	309	287		271		198	170		425		182	253	305
<i>Helictotrichon versic.</i> Ca	M	35	25	23	c	66	33	25	22	b	67	40	27	27	25
	R	70	55	76		109		38	37		112		89	101	118
<i>Myosotis alpestris</i> Ca	M	35	35	32	b	91	40	39	36	a	90	40	40	40	40
	R	99	132	135		386		110	90		225		88	107	109
<i>Carex sempervirens</i> Si	M	35	29	22	c	63	40	40	39	a	98	40	40	40	39
	R	77	60	53		69		117	131		328		99	117	115
<i>Myosotis alpestris</i> Si	M	35	35	35	b	100	40	40	40	a	100	35	35	35	35
	R	110	170	163		148		144	148		370		103	87	91
<i>Senecio carniolicus</i>	M	35	28	23	c	66	40	40	36	b	90	40	36	32	30
	R	92	64	47		51		51	49		123		48	52	51

Ramets, die die Klonierung im Verbande erlebt hatten und nicht vollständig separiert worden waren, sich gegenseitig eher unterstützen und den hohen Anforderungen besser gewachsen sind, sollte der vorliegende Versuch an acht Taxa abklären.

Die Klassierung der gleichzeitig mit den SRC-Modulen gepflanzten MRC-Modulen ergab eine Tieferbewertung für sechs der acht MRC-Taxa, d.h. für *Achillea atrata*, *Carex sempervirens*, *Helictotrichon versicolor* von Karbonat, *Myosotis alpestris* von Silikat und *Senecio carniolicus*. Im MRC-Versuch wuchsen nach der Pflanzung bei allen Sippen viel weniger Tochterramets pro Muttermet heran als im SRC-Versuch (Tab. 15).

Die MRC-Klonierung kann demnach punkto Materialgewinn nur als nachteilig beschrieben werden ( $P<0.005$  WT). Erwähnenswert ist die 100%ige Überlebensrate von *Myosotis alpestris* von Silikat in allen Versuchen. *Carex sempervirens* von Silikat gedieh in beiden SRC-Serien gut, die MRC-Behandlung setzte ihr jedoch mit Verlusten an Modulen und Ramets zu. Von den sechs Taxa, die im SRC-Experiment besseres Überleben der Module zeigten, bildeten drei auch mehr Ramets als im MRC-Versuch, nämlich

**Tab. 16.** Multirametklonierungen. Effizienzquotienten EQ der Karbonatsippen 1988 nach zwei Jahren.

*Multi ramet cloning treatments. Efficiency ratios EQ of the carbonate series 1988 after two years.*

$R/M$  = Anzahl Ramets pro Modul bei der Einpflanzung - *number of ramets per module at planting*,  $a_M$  = Anzahl Module am Anfang des Versuchs (1988) - *number of modules at beginning of the experiment (1988)*;  $b_R$  = Anzahl Ramets am Ende des Versuchs (1990) - *number of ramets at the end of the experiment (1990)*. Grössere Rametgruppen wurden nicht berücksichtigt - *Larger groups of ramets not considered*.

<i>Achillea atrata</i>						<i>Carex sempervirens</i>						<i>Campanula cochlearifolia</i>					
$R/M$	$a_M$	$a_R$	$b_M$	$b_R$	EQ	$R/M$	$a_M$	$a_R$	$b_M$	$b_R$	EQ	$R/M$	$a_M$	$a_R$	$b_M$	$b_R$	EQ
1	4	4	3	6	2	1	5	5	3	6	2	1	5	5	5	26	5.2
2	6	12	6	23	1.9	2	12	24	10	26	1.3	2	13	26	12	87	3.6
3	7	21	5	29	1.9	3	10	30	10	32	1.1	3	5	15	4	29	2.4
4	4	16	4	10	0.6	4	4	16	3	17	1.4	4	5	20	5	54	2.7
5	1	5	1	6	1.2	5	1	5	1	5	1	5	4	20	4	43	2.2
	22	58	19	74			32	80	27	86			32	86	30	239	

<i>Helictotrichon versicolor</i>						<i>Myosotis alpestris</i>					
$R/M$	$a_M$	$a_R$	$b_M$	$b_R$	EQ	$R/M$	$a_M$	$a_R$	$b_M$	$b_R$	EQ
1	13	13	8	17	2.1	1	4	4	4	13	3.3
2	15	30	11	38	1.7	2	12	24	9	35	1.9
3	3	9	2	12	2	3	9	27	9	39	1.4
4	3	12	2	9	1.1	4	6	24	6	26	1.1
6	1	6	0	0	0	5	4	20	4	22	1.1
	35	70	23	76			35	99	32	135	

*Achillea atrata*, *Carex sempervirens* von Silikat und *Senecio carniolicus*.

Wie im Gewächshaus wiesen tendenziell jene Module die höchsten Effizienzquotienten EQ (s. Kap. 4.1.3.) auf, die bei der Pflanzung am wenigsten Ramets besassen (Tab. 16), allerdings nicht mit derselben Konsequenz. Einzelramets hatten immer den höchsten EQ, 5er- bzw. 6er-Gruppen den tiefsten, Ausnahme bildete *Achillea atrata*, wo aber nur eine einzige 5er-Gruppe gepflanzt worden und deshalb wenig aussagekräftig war.

### 3.2.3. Rametgrösse und regeneratives Verhalten

Analog zu den Gewächshausversuchen wurden die Größenunterschiede von Ramets derselben Klone im Felde überprüft. Zwei Taxa gelangten auf die Karbonatfläche, drei auf silikatische Unterlage. Nach zwei Jahren präsentierte sich kein eindeutiges Bild (Tab. 17). Zwar hatten sämtliche grösseren Mutterramets mehr Tochterramets gebildet als die kleineren, doch verhielten sich zwei der fünf Taxa nicht wie erwartet. Grosse Muttermutterramets des Guerilla-Strategen *Chrysanthemum alpinum* produzierten lediglich 43% mehr Rametzuwachs als kleine, die Modulsterblichkeit lag um 6% höher als bei den klein-

**Tab. 17.** Entwicklung von zwei Größenklassen von Ramets im zweijährigen Feldversuch.  
*Development of two size classes of ramets in the two year field experiment.*

M = Module - *modules*, R = Ramets - *ramets*, Δ% = Differenz der beiden Grössengruppen nach zwei Jahren in % - *difference between the two size classes after two years in %*.  
 + = Gruppe der grösseren Ramets - *group of larger ramets*, - = Gruppe der kleineren Ramets - *group of smaller ramets*.

Arten	Versuchsjahr	1988		M	89	90	89	90	Δ%	+/-
		M+	M-		+ %	+ %	- %	- %	(89)	(90)
<i>Achillea atrata</i>	abs	15	17	M	86.7	86.7	88.2	88.2	-1.6	-1.6
	%	100	100	R	280	320	200	218	80	102
<i>Campanula cochleariifolia</i>	abs	17	18	M	100	94.1	83.3	83.3	16.7	10.8
	%	100	100	R	506	424	244	278	261	146
<i>Chrysanthemum alpinum</i>	abs	17	18	M	94.1	88.2	100	94.4	-5.9	-6.2
	%	100	100	R	312	376	267	333	45.1	43.1
<i>Festuca rubra</i>	abs	17	18	M	100	100	94.4	94.4	6	6
	%	100	100	R	365	459	194	322	170	137
<i>Senecio carniolicus</i>	abs	18	17	M	83.3	72.2	64.7	64.7	18.6	7.52
	%	100	100	R	106	111	82.4	88.2	23.2	22.9

wüchsigen. Umgekehrt waren bei *Senecio carniolicus*, der Phalanx pflanze, nur minime Unterschiede zwischen den beiden Größenklassen auszumachen, obwohl die kleinen Mutterramets vermutlich altersbedingt kleiner waren und ein Entwicklungsrückstand bzw. ein noch nicht fertig ausgebautes Regenerationspotential als Begründung für einen geringeren Rametzuwachs eingeleuchtet hätten.

Die z.T. grossen Unterschiede zwischen den beiden Größenklassen ( $P<0.01$  WT) dürfen allerdings nicht überschätzt werden, wurden doch bereits grosse Variabilitäten in den SRC-Versuchen festgestellt, die sich alle in derselben Größenordnung bewegten wie im vorliegenden Experiment, ausgenommen *Festuca rubra*, von der bloss eine Serie existiert und ein Vergleich deshalb nicht möglich war.

Bei vier Taxa verminderten sich die im ersten Jahr aufgetretenen Unterschiede ein Jahr später, einzig *Achillea atrata* reagierte mit noch divergierenderen Werten. Die protokollierten Abweichungen zwischen den Größenklassen könnten sich also nach einer genügend langen Etablierungsdauer minimieren.

### 3.2.4. Düngerversuch

Sechs Arten wurden 1989 nach einer SRC-Behandlung eingepflanzt und gedüngt ( $50 \text{ g/m}^2$ ). Obwohl ein Jahr Beobachtungsdauer zu kurz war, um Aussagen über den Erfolg einer Etablierung zu machen, gaben die Reaktionen des Wachstums interessante Hinweise, wie das Regenerationspotential durch die zusätzlich verfügbaren Ressourcen beeinflusst wurde.

**Tab. 18.** Düngerversuch. Im SRC-Verfahren herangezogene Module ein Jahr nach der Einpflanzung und Düngung. Als Vergleich in der letzten Kolonne die Daten des SRC-Versuchs ohne Düngung, ebenfalls nach einem Jahr Feldaufenthalt.

*Fertilizer experiment. Modules grown after SRC treatment one year after planting and fertilizing. Data from SRC treatment without fertilizing in the last column as a comparison, after one year in the field, too.*

\* = nicht mehrzählbar, Module vermutlich zu 100% überlebt, Ramets bis 20/Modul - not countable, modules presumably survived at 100%, ramets to 20/module. Ca = Karbonat - carbonate, Si = Silikat - silicate.

Taxa	Versuchsjahr		1989		1990		1990		88 o.Dü	
	M	R	M	R	M %	R %	M %	R %	M %	R %
<i>Achillea atrata</i>	20	23	17	28	85	140	95	305		
<i>Campanula cochleariifolia</i>	20	56	20	134	100	670	82.5	495		
<i>Chrysanthemum alpinum</i>	20	69	*	*	*	*	97.5	265		
<i>Myosotis alpestris</i> Ca	20	34	19	116	95	580	97.5	275		
<i>Myosotis alpestris</i> Si	20	27	16	46	80	230	100	360		
<i>Senecio carniolicus</i>	20	36	20	63	100	315	100	128		

Zwei Taxa, *Myosotis alpestris* von Silikat und *Achillea atrata*, produzierten im Düngerversuch weniger Module und Ramets als im ungedüngten SRC-Experiment von 1988, die übrigen vier Taxa wiesen deutlich stärkeres vegetatives Wachstum aus mit einer Düngung (Tab. 18). Ob die beiden beeinträchtigten Taxa an der Düngergabe direkten Schaden genommen hatten, indem z.B. die Blätter verbrannten, oder ob sich die Pflanzen durch zu stark angeregtes Wachstum überausgabten, konnte im Versuch nicht festgestellt werden. Die Wurzelentwicklung von *Achillea atrata* unterschied sich nicht merklich von jener im SRC-Versuch. Festzuhalten bleibt, dass die Düngerapplikation gesamthaft vorteilhaft war ( $P<0.005$  WT) und teilweise enorme Rametzuwächse ermöglichte, zwischen einem Drittel bei *Campanula cochleariifolia* bis zum Zweieinhalfachen bei *Senecio carniolicus*. Diese Produktivität spiegelte sich auch im unterirdischen Bereich: *Chrysanthemum alpinum*, *Myosotis alpestris* von Karbonat und *S. carniolicus* wiesen bereits nach einem Jahr Feldaufenthalt ein immenses Wurzelwerk auf, wie es in natürlichen Verhältnissen kaum je gewachsen wäre. Bei *C. cochleariifolia* war im Vergleich zum SRC-Versuch ein gut ausgebildetes Wurzelwerk festzustellen, konnte aber nicht als üppig bezeichnet werden.

Konsequenterweise wurden die Rametzuwächse auf die Anzahl Ausgangsmodule bezogen wie in den bisherigen Versuchen, obwohl die Zahl der Ramets bei Versuchsbeginn bekannt war. Nur auf diese Weise war ein Vergleich mit den SRC-Serien möglich.

### 3.2.5. Direkte Klonierungen

Ein Teil der Module aus dem SRC-Versuch wurde nochmals frisch kloniert und direkt eingepflanzt, ohne vorherige Rehabilitationsphase. Es schien dadurch eine noch höhere Ausbeute des herangezogenen Pflanzenmaterials möglich zu sein. Ein Testversuch an zwei Taxa war 1988 erfolgreich verlaufen.

Alle zehn Sippen überlebten schlechter in der Direkt-Klonierung und bildeten weniger Ramets ( $P<0.05$  WT, Tab. 19). Es ist jedoch zu beachten, dass in der Direktklonierung grösstenteils Einzelramets eingepflanzt wurden, während im SRC-Versuch die Zahl der eingepflanzten Ramets nicht bekannt und oft grösser als eins war. Dementsprechend fielen die Rametzuwächse nach einem Jahr relativ höher aus für die SRC-Versuche, weil immer die Anfangsmodule als Bezug dienten, d.h. wenn 20 2er-Gruppen eingepflanzt worden wären und nach einem Jahr 100 Ramets aufwiesen, hätte der Zuwachs 500% betragen, anstatt bloss den realen 250%, wie sie für die Direkt-Klonierung errechnet worden wären. Trotzdem trifft die gemachte Feststellung für die meisten Taxa zu, denn die Differenzen zum SRC-Versuch waren grösser als die wahrscheinliche Überschätzung der Zuwächse. Beispielsweise lagen die Zuwächse

**Tab. 19.** Direkt-Klonierungen 1989, nach einem Jahr Feldaufenthalt. Zum Vergleich die Daten der SRC-Versuche 1988 nach einem Jahr in der letzten Spalte.

*Direct cloning treatments 1989, one year after field presence. Data from SRC-trials 1988 after one year in the last column.*

\* = keine Versuchsserie angelegt - no series realized.  $110/m^2$  = Dichte der experimentellen Population - density of the experimental population. Ca = Karbonat - carbonata, Si = Silikat - silicate.

Sippen	Versuchsjahr		1989		1990		1990 %		88 SRC	
	M	R	M	R	M%	R%	M%	R%	M%	R%
<i>Achillea atrata</i>	20	20	17	22	85	110	95	305	*	*
<i>Anthyllis alpestris</i>	20	20	6	16	30	80				
<i>Campanula cochleariifolia</i>	20	20	13	27	65	135	83	495		
<i>Chrysanthemum alpinum</i>	20	27	15	21	75	105	98	265		
<i>Helictotrichon versicolor</i> Si	20	20	15	17	75	85	100	315		
<i>Hieracium alpinum</i>	20	20	14	14	70	70	98	108		
<i>Myosotis alpestris</i> Ca	20	20	14	19	70	95	98	275		
<i>Myosotis alpestris</i> Si	20	20	16	18	80	90	100	360		
<i>Myosotis alpestris</i> Si, $110/m^2$	60	60	39	45	65	75	100	360		
<i>Ranunculus grenierianus</i>	20	20	18	22	90	110	98	105		
<i>Senecio carniolicus</i>	20	26	15	19	75	95	100	128		
	1988		1989		1990		1989 %			
	M	R	M	R	M	R	M%	R%	M%	R%
	35	35	28	57	28	72	80	163		
	35	35	32	64	31	62	91.4	183		
<i>Senecio carniolicus</i> SRC		35	146	33	134				94.3	91.8

**Tab. 20.** Direkte Klonierungen mit Dünger.

*Direct cloning treatments with fertilizer.*

M = Module - *modules*, R = Ramets - *ramets*, M% = Bestand in % der Anfangswerte - *stock in % of values at the beginning*. Ca = Karbonat - *carbonate*, Si = Silikat - *silicate*.

Arten	Versuchsjahr	1989		1990		1990%	
		M	R	M	R	M%	R%
<i>Achillea atrata</i>		20	20	16	41	80	205
<i>Anthyllis alpestris</i>		25	25	10	31	40	124
<i>Campanula cochleariifolia</i>		20	20	8	19	40	95
<i>Chrysanthemum alpinum</i>		20	27	18	69	90	345
<i>Myosotis alpestris</i> Ca		20	20	15	39	75	195
<i>Helictotrichon versicolor</i> Si		20	20	10	136	50	680
<i>Ranunculus grenierianus</i>		30	30	5	6	16.67	20
<i>Senecio carniolicus</i>		20	20	19	39	95	195

bei *Myosotis alpestris* von Silikat viermal höher im SRC-Versuch als in der Direkt-Klonierung, und damit auch gesamthaft, selbst wenn im SRC-Versuch 2er- oder sogar 3er-Rametgruppen eingepflanzt worden sein sollten. Vorsichtig zu interpretieren sind die Angaben für *Achillea atrata*, *Campanula cochleariifolia* und *Chrysanthemum alpinum*. Dort könnten sich die effektiven Zuwächse tatsächlich im selben Bereich bewegt haben wie in der Direkt-Klonierung.

Drei Taxa wurden wiederholt behandelt: *C. cochleariifolia* wuchs 1988 besser als ein Jahr später, die Rametzuwächse und das Überleben der Module lagen jedoch in derselben Größenordnung. Für *S. carniolicus* mussten die 89er-Werte auf die Anzahl Anfangsramets umgerechnet werden, um einen Vergleich anzustellen: 73% Rametbestand, ein Jahr später fiel er mit 183% doppelt so hoch aus. Wiederum zeigten sich damit grosse Schwankungen zwischen einzelnen Versuchsjahren. In der gleichzeitig durchgeföhrten Multi-ramet-Direkt-Klonierung wurden die Werte bereits angepasst. Mit 92% Rametbestand war ein Verlust zu verzeichnen und bestätigte das nachteilige Abschneiden dieses Verfahrens gegenüber der SRC-Behandlung. *M. alpestris* von Silikat gedieh in der dichter bepflanzten Fläche schlechter als im Standardraster, wobei der Grund eher in der Variabilität des Materials gelegen sein dürfte als in der Dichtestruktur des Bepflanzungsmusters.

Der erhoffte deutliche Materialgewinn konnte mit der Direkt-Klonierung für keine Sippe erzielt werden. Es lag auf der Hand, dieses Verfahren gleichzeitig mit einer Düngergabe auszutesten, um die verminderten Zuwächse eventuell zu steigern. Dies gelang mit 680% Rametbestand am besten für *Helictotrichon versicolor* von Silikat, wobei die Hälfte der Module abstarben (Tab. 20). Aber auch *Achillea atrata* und *Myosotis alpestris* von Karbonat mit Rametverdoppelung bzw. *Chrysanthemum alpinum* und *Senecio carniolicus*

mit einem 2<sup>1/2</sup>-fachen Zuwachs verhielten sich erwartungsgemäss. Bei *Anthyllis alpestris* resultierte nur ein bescheidener Zuwachs im Düngerversuch, gar nachteilig wirkte er sich für die beiden Arten *Campanula cochleariifolia* und *Ranunculus grenierianus* aus, die den Dünger offensichtlich nicht ertrugen.

### 3.2.6. Populationsdichte

Die beabsichtigte Bepflanzung von Flächen in einem Dichtegradienten musste aus praktischen Gründen auf zwei unterschiedliche Populationsdichten reduziert werden. 110 Ramets/m<sup>2</sup> dienten als Beispiel für eine grosse Dichte einer experimentellen Population, 30 Ramets/m<sup>2</sup> betrug die Bepflanzung in den SRC-Versuchen und galt als mittlere Populationsdichte.

Lediglich zwei Sippen konnten bei höherer Populationsdichte bedeutend mehr Ramets produzieren: *Achillea atrata* mehr als das Dreifache (Tab. 21), bedeckte die Fläche regelmässig und dicht. Über die Modulsterblichkeit liess sich nur mutmassen, da das polsterartige Wachstum in der dichteren Fläche keine Abgrenzungen mehr zuliess, mit Sicherheit überlebten jedoch mehr Module als im SRC-Versuch. 1990 wurden 26 Blütenstände mit 100 Blütenköpfen gezählt. Von *Chrysanthemum alpinum* ist nur eine einjährige Beobachtung vorhanden, und die unbekannte Zahl der Anfangsrämet im SRC-Experiment erschwerte eine exakte Erfassung. Allein der optische Eindruck der dichteren Fläche vermittelte aber ein vitaleres Bild dieser Art. Für *Ranunculus grenierianus* lagen sowohl Überleben wie Rametproduktion höher bei

**Tab. 21.** Vergleich der Populationsdichten 30 Module/m<sup>2</sup> (SRC-Versuche) und 110 Module/m<sup>2</sup>.

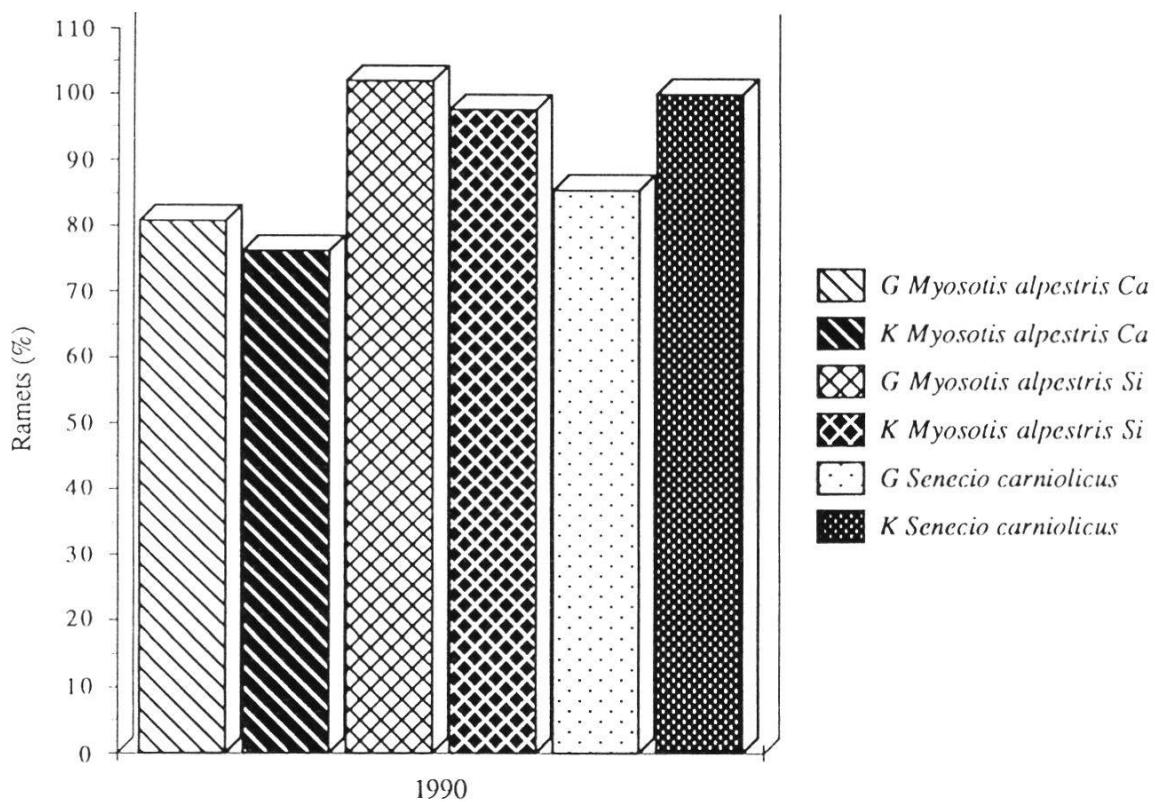
*Comparison of the population densities with 30 modules/m<sup>2</sup> (SRC experiments) and 110 modules/m<sup>2</sup>.*

M = Module - *modules*, R = Ramets - *ramets*; Ca = Karbonat - *carbonate*, Si = Silikat - *silicate*. \* = Keine Daten erhoben - *no data evaluated*, \*\* = nicht mehrzählbar - *not countable*.

Arten	Versuchsjahr	87		1988		1989		1990		1990%		SRC90%	
		M	R	M	R	M	R	M	R	M%	R%	M%	R%
<i>Achillea atrata</i>		60	38	122	*	*		**	256	**	427	53	115
<i>Arabis alpina</i>		60	*	*	*	*		11	24	18	40	25	70
<i>Campanula cochleariifolia</i>		60	*	*	*	*		**	119	**	198	68	763
<i>Helictotrichon versicolor</i> Ca		60	58	81	54	128		53	177	88	295	63	295
<i>Ranunculus grenierianus</i> Si		60	60	64	60	75		59	87	98	145	88	120
<i>Senecio carniolicus</i>		60	51	65	42	62		30	54	50	90	75	128
<i>Chrysanthemum alpinum</i>						1989		1990		1990%		SRC88%	
						60	198	60	241	100	402	98	265

grösserer Populationsdichte, aber in derselben Grössenordnung, während *Helictotrichon versicolor* von Karbonat denselben Rametzuwachs und eine etwas bessere Überlebensrate verzeichnete bei höherer Populationsdichte. *Arabis alpina*, *Campanula cochleariifolia* und *Senecio carniolicus* bewährten sich im SRC-Experiment besser als bei höherer Bepflanzungsdichte. *A. alpina* brachte 1990 eine einzige Blüte hervor, *C. cochleariifolia* 22 Blüten auf sehr kleinen Individuen, die unregelmässig über die Fläche verteilt waren. Etliche der 119 Ramets von 1990 dürften aus der Selbstaussaat vom Vorjahr entstammt sein.

Erstaunlich entwickelte sich eine Restpopulation von *Arabis alpina*, die 1987, weil überzählig, neben der Versuchsfläche ausgepflanzt worden war. Sie wurde nicht mit Curlex abgedeckt und nicht protokolliert, präsentierte sich 1990 jedoch als dichtes Polster mit Blüten auf nahezu allen ca. 60 Modulen. Die Bepflanzungsdichte entsprach etwa derselben des Versuchs mit höherer Populationsdichte.



**Fig. 27.** Blattschnittversuch an *Myosotis alpestris* und *Senecio carniolicus*: Rametentwicklung ein Jahr nach dem Schnitt. Ausgangszustand 1989 für alle Gruppen 100%. Defoliation experiment with *Myosotis alpestris* and *Senecio carniolicus*: Ramet development one year after clipping. Stock at the beginning: 100% for all groups.

G = Geschnittene Pflanzen - clipped plants, K = Kontrollpflanzen - untreated plants; Ca = Karbonat - carbonate, Si = Silikat - silicate.

### 3.2.7. Blattschnittversuche

Drei Sippen wurden an ihrem natürlichen Standort dem im Gewächshaus bewährten Blattschnittverfahren unterzogen, d.h. einer Halbierung der Blätter quer zur Blattachse. Anlass dazu bot die Überprüfung der Gewächshausresultate unter natürlichen Bedingungen und die Simulation der im Gebiet häufig vorkommenden Beweidung. Es überlebten sowohl die geschnittenen Individuen wie die Kontrollpflanzen alle (Fig. 27). Als einzige Gruppe konnten geschnittene Pflanzen von *Myosotis alpestris* von Silikat 2% Ramets zulegen und war damit erfolgreicher als die Kontrollgruppe. Dies gilt ebenso für die Karbonatsippe von *M. alpestris*, wenngleich hier beide Gruppen Verluste einzustecken hatten. Geschnittene *Senecio carniolicus*-Module büssten 29% ihrer Ramets ein, während die Rametzahl in der Kontrollgruppe unverändert blieb. Gesamthaft konnten keine signifikanten Unterschiede zwischen den beiden Serien ausgemacht werden ( $P>0.05$  WT).

## 3.3. VERGLEICH VON GEWÄCHSHAUS- UND FELDVERSUCHEN

Im folgenden werden die im Gewächshaus beobachteten Verhaltenstendenzen mit jenen im Feld verglichen. Ziel der Gegenüberstellung ist, zumindest einige Aspekte der phänotypischen Plastizität der untersuchten Arten zu beleuchten und damit die Interpretation des aufgetretenen regenerativen Wachstums nach Beschädigungen zu erleichtern.

### 3.3.1. Einzelrametklonierungen

Die Gruppenzuteilung aufgrund des Rametverhaltens nach der Klonierung im Gewächshaus und nach der Pflanzung im Feld ergibt für 10 der 18 geprüften Taxa eine übereinstimmende Klassierung (Tab. 22). Sechs Taxa mussten umgeteilt werden, drei davon in die nächst höhere, drei in die nächst tiefere Gruppe. *Achillea atrata* stengelte im Gewächshaus auf und konnte bis zur Einpflanzung bzw. danach nicht mehr rasch genug ihre natürliche Wuchsform erlangen. Tatsächlich wäre sie jedoch in der Gruppe "a" zu belassen (s. Kap. 3.1.1. und 3.2.1.1.). Die Pflanzen von *Erigeron uniflorus* müssen der Gruppe "c" zugeteilt werden. Das konstante Rametwachstum von *Agrostis alpina* wurde bereits erklärt. Das Gras gehört vom Wuchsverhalten her in die Gruppe

**Tab. 22.** Vergleich der Gruppeneinteilungen (s.Text) aufgrund des Rametverhaltens im Gewächshaus und im Feld.

*Comparison of the group classification (see text) based on the ramet behaviour in the greenhouse and the field trials.*

1. Gleiches Verhalten in Gewächshaus und Feld		2. Eine Gruppe gewechselt
<i>Campanula cochlearifolia</i>	a	• Gewächshaus > Feld
<i>Chrysanthemum alpinum</i>	a	<i>Achillea atrata</i> a>b
<i>Myosotis alpestris</i> Ca	a	<i>Erigeron uniflorus</i> Ca b>c
<i>Myosotis alpestris</i> Si	a	<i>Erigeron uniflorus</i> Si b>c
<i>Carex sempervirens</i> Ca	b	• Gewächshaus < Feld
<i>Helictotrichon versicolor</i> Ca	b	<i>Agrostis alpina</i> b<a
<i>Hieracium alpinum</i>	b	<i>Carex sempervirens</i> Si b<a
<i>Ranunculus montanus</i>	b	<i>Helictotrichon versicolor</i> Si c<b
<i>Ranunculus grenierianus</i>	b	
<i>Senecio carniolicus</i>	b	
3. Zwei Gruppen gewechselt		• Gewächshaus < Feld
• Gewächshaus > Feld		
<i>Arabis alpina</i>	a>c	<i>Festuca rubra</i> c<a

"a". Weshalb die auf Silikat vorkommenden Pflanzen von *Carex sempervirens* und *Helictotrichon versicolor* im Gewächshaus weniger Rametwachstum zeigten als im Feld, ist unklar.

Zwei Arten verhielten sich vollständig konträr im Gewächshaus und im Feld: *Arabis alpina* überstand die Rehabilitationsphase nach der Klonierung mit grossem Rametgewinn, nach der Einpflanzung erlitt sie immense Verluste. Genau umgekehrt verlief die Entwicklung bei *Festuca rubra*. Beide Arten dürften der Gruppe "a" angehören.

Es gab keine Art, die sowohl im Gewächshaus und im Feld der Gruppe "c" gehörte, d.h. Rametabnahme zeigte.

### 3.3.2. Multirametklonierungen

Tendenziell überlebten sowohl im Gewächshaus wie auch im Feld die Module besser als im SRC-Versuch. Die Produktion von Tochterramets pro Modul war relativ am höchsten, je weniger Ausgangsramets ein Modul besass, was sich in der Grösse des Effizienzquotienten spiegelte. Auch hier stimmten die Beobachtungen im Gewächshaus mit jenen im Felde überein.

Ein direkter Vergleich der Zuwachsraten ist wegen der unterschiedlich langen Versuchsdauer - sechs Wochen im Gewächshaus, zwei Jahre im Feld - nicht zulässig. Ebenso erlaubt der Betrag des EQ keine Rückschlüsse auf die Individuum- Ebene der Taxa, er ist eine ausgesprochen subindividuelle Grösse. Eine Multirametklonierung ist aus Gründen eines Materialgewinnes keinesfalls lohnenswert.

### 3.3.3. Rametgrösse und regeneratives Wachstum

Das Ausmass der Abweichungen zwischen grossen und kleinen Ramets war ähnlich sowohl nach der Klonierung wie nach der Auspflanzung. *Senecio carniolicus* zeigte die geringsten Schwankungen und die kleinsten Zuwächse, wie das von einigen Phalanx-Strategen zu erwarten gewesen war. Die Gräser, wie *Festuca rubra*, reagierten erwartungsgemäss mit einer immensen Vermehrung. Die übrigen Taxa waren Guerilla-Strategen, der Rametzuwachs unter den grossen Ramets stellte sich in beiden Behandlungen als grösser heraus als jener der kleinen Ramets. Die Modulsterblichkeit hingegen unterschied sich nicht deutlich.

### 3.3.4. Düngereinfluss auf das regenerative Wachstum

Von den insgesamt acht getesteten Taxa fanden vier sowohl im sechswöchigen Gewächshaus- wie im einjährigen Feldversuch Verwendung. Die übrigen vier wurden nur in einer Versuchsanordnung geprüft.

*Achillea atrata* überlebte vor allem im Gewächshaus, mit geringer Einbusse auch im Feld, schlechter unter Düngergaben als ungedüngt (Tab. 23). Die Pflanze bildete an der Bodenoberfläche wachsende Feinwurzeln aus, die offenbar noch geringste Nährstoffmengen zu erschliessen vermochten und eine gute Anpassung an nährstoffarme Verhältnisse gewährleisteten. Zusätzliche Nährstoffe kann die Sippe offenbar nicht verwerten, sie hat im Gegenteil Schaden daran genommen.

Vergleichbares Wurzelwachstum war bei *Campanula cochleariifolia* zu beobachten, allerdings griffen die Wurzeln tiefer und hielten kompaktere Erdv-

**Tab. 23.** Düngerversuche im Gewächshaus (6 Wochen) und im Feld (1 Jahr).

*Fertilizer experiments in the greenhouse (6 weeks) and in the field trial (1 year).*

M = Module - modules, R = Ramets - ramets, Ca = Karbonat - carbonate, Si = Silikat - silicate.

Gewächshaus		Dü g/m <sup>2</sup>	Art	Feld		Dü g/m <sup>2</sup>
gedüngt M% R%	ungedü. M% R%			gedüngt M% R%	ungedü. M% R%	
30 100	78 176	50	<i>Achillea atrata</i>	85 140	95 305	50
20 63	65 100	50	<i>Campanula cochleariifolia</i>	100 670	83 495	50
83 628	82 468	50	<i>Chrysanthemum alpinum</i>	* *	98 265	50
90 188	94 136	50	<i>Myosotis alpestris</i> Ca	95 580	98 275	50
26 44	89 206	100	<i>Myosotis alpestris</i> Ca			
3 3	87 153	100	<i>Anthyllis alpestris</i>			
12 18	43 71	100	<i>Helictotrichon versicolor</i> Si			
			<i>Myosotis alpestris</i> Si	80 230	100 360	50
			<i>Senecio carniolicus</i>	100 315	100 128	50

lumina zusammen. Im Gewächshaus wurde die Düngung nicht ertragen: Überleben und Vermehrung waren dadurch beeinträchtigt. Im Feld hingegen verhalf die Düngung zu 100%igem Überleben und einem Rametgewinn von mehr als einem Drittel gegenüber ungedüngten Kontrollpflanzen. *Chrysanthemum alpinum* sprach an auf Dünger, das Überleben der Module wurde zwar in beiden Versuchsanordnungen nicht wesentlich beeinflusst, der Rametgewinn konnte jedoch im Gewächshaus um einen Drittels, im Feld schätzungsweise um mehr als die Hälfte, gesteigert werden. Die dichten Wurzelballen vermochten die zusätzlichen Nährstoffe offenbar zu speichern. Ein ähnliches Bild präsentierte *Myosotis alpestris* mit zwar minim geringerem Überleben der Module unter Düngergabe, aber mehr als der doppelten Rametproduktion im Feld, gegenüber einem 38%igen Rametgewinn im Gewächshaus.

*Ch. alpinum* und *M. alpestris* von Karbonat sollten in einem längerfristigen Düngerversuch geprüft werden, für *C. cochleariifolia* wäre dasselbe mindestens zu erwägen.

Unter den vier übrigen Arten reagierte *S. carniolicus* im Feldversuch mit einem 2<sup>1/2</sup>-fachen Rametgewinn, an Modulen überlebten alle sowohl in der Dünger- wie in der Kontrollpopulation. Im Feld starben 1/5 mehr Module von *M. alpestris* von Silikat, wenn sie gedüngt wurden. *Helictotrichon versicolor* von Silikat und *Anthyllis alpestris* nahmen im Gewächshaus grossen Schaden durch die Düngung, wobei mit 100g/m<sup>2</sup> klar eine Überdosis verabreicht worden war.

Eine generelle Düngung ist also bei Berücksichtigung aller Arten nicht zu empfehlen, sondern höchstens im Einzelfall angezeigt. Welcher Zeitpunkt optimal ist, d.h. nach der Klonierung, nach der Pflanzung oder beide Male, wurde nicht untersucht.

### 3.3.5. Zu den Blattschnittversuchen

Den schlüssigen Resultaten des Gewächshausexperimentes stehen Feldresultate ohne Aussagekraft gegenüber, da die Differenzen zwischen den geschnittenen und den Kontrollpflanzen zu klein waren, um daraus eine Verhaltens-tendenz abzuleiten. Es war allerdings anzunehmen, dass Einflüsse wie Blattschnitte sich hauptsächlich in einer extremen Behandlung, also gepaart mit der Klonierung, sichtbar manifestieren würden, während im Feld, zusätzlich verdeckt durch die wachstumsverzögernden Standortsbedingungen, eine Reaktion eher kompensiert oder aufgeschoben wird. Immerhin ist keine wider-

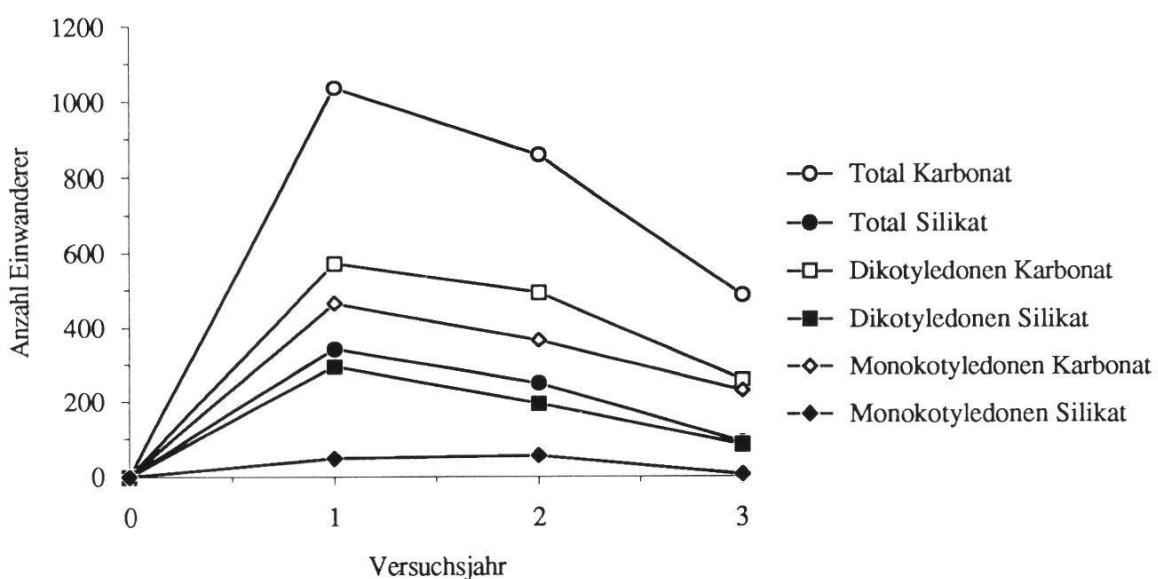
sprüchliche Diagnose zu stellen, sodass die Vermutung einer Anpassung verschiedener Alpenpflanzen an Beschädigungen nicht auszuschliessen ist.

### 3.4. EINWANDERUNG IN DIE VERSUCHSFLÄCHEN

Die  $16\text{ m}^2$  Karbonat- und  $14\text{ m}^2$  Silikatflächen wurden bezüglich eingewanderter Pflanzen seit der Pflanzung der Module kontrolliert. Sowohl in quantitativer wie in qualitativer Hinsicht ergaben sich interessante Zusammenhänge. Die Curlex-Abdeckung der Versuchsfelder hatte sich als wirksamer Diasporenfänger erwiesen. Im ersten Jahr nach der Bepflanzung entwickelten sich in nahezu allen Flächen gute Keimlingsbestände, die dann sukzessive abnahmen (Fig. 28, Tab. 24).

Auf den Karbonatflächen konnten im ersten Jahr fast dreimal soviele Einwanderer gezählt werden wie auf den Silikatflächen. Dieses Verhältnis verschob sich weiter zugunsten des Karbonatstandortes bis zum 4.8-fachen Wert im dritten Jahr.

Trotz der quantitativen Unterschiede zwischen den untersuchten Gesteinsunterlagen ähnelten sich die Anteile der Alters- und Entwicklungsklassen auf beiden Substraten auffällig. Im ersten Jahr nach der Bepflanzung fanden sich auf Karbonat 85% Keimlinge und 15% ausgewachsene Einwanderer, auf Sili-



**Fig. 28.** Einwanderung in die  $16\text{ m}^2$  Karbonat- und  $14\text{ m}^2$  Silikatflächen der beiden SRC-Versuchsserien.

*Immigration into the  $16\text{ m}^2$  carbonate and  $14\text{ m}^2$  silicate plots of both SRC series.*

**Tab. 24.** Einwanderungskontrolle 1989/90. Obere Hälfte: Versuche auf Karbonat, untere Hälfte: Versuche auf Silikat. Links: 1987, rechts: 1988.

*Immigration in 1989/90. Upper part: Control on carbonate; lower part: control on silicate. Left: 1987, right: 1988.*

Sub = Substrat - substrate (Ca = Karbonat - carbonate, Si = Silikat - silicate), D = Dikotyledonen - dicots, M = Monokotyledonen - monocots, K = Dikotyledonen-Keimlinge - dicot seedlings, G = Monokotyledonen-Keimlinge - monocot seedlings. "-" = keine Serie angelegt - no serie realized. Tot = D+M+K+G.

Art (Kontrolle 1989)	D	M	K	G	Tot	D+K	M+G	D	M	K	G	Tot	D+K	M+G
<i>Achillea atrata</i>	27	12	42	9	90	69	21	2	8	84	78	172	86	86
<i>Agrostis alpina</i>	11	0	79	1	91	90	1	15	24	49	196	284	64	220
<i>Arabis alpina</i>	8	0	33	0	41	41	0	-	-	-	-	-	-	-
<i>Campanula cochleariifolia</i>	36	24	39	50	149	75	74	15	5	53	55	128	68	60
<i>Carex sempervirens</i>	6	2	15	3	26	21	5	28	7	110	48	193	138	55
<i>Erigeron uniflorus</i>	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-
<i>Helictotrichon versicolor</i>	8	1	29	13	51	37	14	19	4	67	18	108	86	22
<i>Myosotis alpestris</i>	26	16	61	88	191	87	104	24	1	83	11	119	107	12
<i>Ranunculus montanus</i>	31	11	113	78	233	144	89	2	0	20	9	31	22	9
Total	153	66	411	242	872	564	308	105	49	466	415	1035	571	464
Anzahl/m <sup>2</sup>	17	7	46	27	97	62.7	34.2	15	7	67	59	148	82	66
Art (Kontrolle 1990)	D	M	K	G	Tot	D+K	M+G	D	M	K	G	Tot	D+K	M+G
<i>Achillea atrata</i>	28	6	37	4	75	65	10	11	15	53	57	136	64	72
<i>Agrostis alpina</i>	9	0	1	1	11	10	1	20	43	34	131	228	54	174
<i>Arabis alpina</i>	22	0	6	0	28	28	0	-	-	-	-	-	-	-
<i>Campanula cochleariifolia</i>	26	26	2	42	96	28	68	30	23	37	68	158	67	91
<i>Carex sempervirens</i>	2	2	1	3	8	3	5	44	18	54	33	149	98	51
<i>Erigeron uniflorus</i>	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-
<i>Helictotrichon versicolor</i>	11	3	10	6	30	21	9	15	0	29	15	59	44	15
<i>Myosotis alpestris</i>	27	21	17	29	94	44	50	39	2	41	13	95	80	15
<i>Ranunculus montanus</i>	26	9	32	76	143	58	85	4	0	10	4	18	14	4
Total	151	67	106	161	485	257	228	163	101	258	321	843	421	422
Anzahl/m <sup>2</sup>	17	7	12	18	54	28.6	25.3	23	14	37	46	120	60	60
Art (Kontrolle 1989)	D	M	K	G	Tot	D+K	M+G	D	M	K	G	Tot	D+K	M+G
<i>Carex sempervirens</i>	0	0	13	3	16	13	3	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chrysanthemum alpinum</i>	-	-	-	-	-	-	-	0	3	63	3	69	63	6
<i>Erigeron uniflorus</i>	1	0	17	8	26	18	8	-	-	-	-	-	-	-
<i>Helictotrichon versicolor</i>	3	1	18	2	24	21	3	2	0	22	2	26	24	2
<i>Hieracium alpinum</i>	0	0	38	0	38	38	0	8	1	19	28	56	27	29
<i>Myosotis alpestris</i>	0	1	12	0	13	12	1	9	1	36	6	52	45	7
<i>Ranunculus grenierianus</i>	2	0	15	0	17	17	0	26	2	82	0	110	108	2
<i>Senecio carniolicus</i>	0	0	7	2	9	7	2	4	0	23	2	29	27	2
Total	6	2	120	15	143	126	17	49	7	245	41	342	294	48
Anzahl/m <sup>2</sup>	1	0	17	2	20	18	2	8	1	41	7	57	49	8
Art (Kontrolle 1990)	D	M	K	G	Tot	D+K	M+G	D	M	K	G	Tot	D+K	M+G
<i>Carex sempervirens</i>	2	1	9	0	12	11	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chrysanthemum alpinum</i>	-	-	-	-	-	-	-	5	0	68	7	80	73	7
<i>Erigeron uniflorus</i>	1	1	5	0	7	6	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Festuca rubra</i>	-	-	-	-	-	-	-	7	8	20	31	66	27	39
<i>Helictotrichon versicolor</i>	0	2	14	0	16	14	2	3	0	9	4	16	12	4
<i>Hieracium alpinum</i>	0	0	30	0	30	30	0	14	2	9	23	48	23	25
<i>Myosotis alpestris</i>	0	1	4	0	5	4	1	6	2	24	7	39	30	9
<i>Ranunculus grenierianus</i>	10	0	0	0	10	10	0	16	4	58	3	81	74	7
<i>Senecio carniolicus</i>	2	1	6	0	9	8	1	3	3	18	0	24	21	3
Total	15	6	68	0	89	83	6	54	19	206	75	354	260	94
Anzahl/m <sup>2</sup>	2	1	10	0	13	11.9	1	8	3	29	11	51	37	13

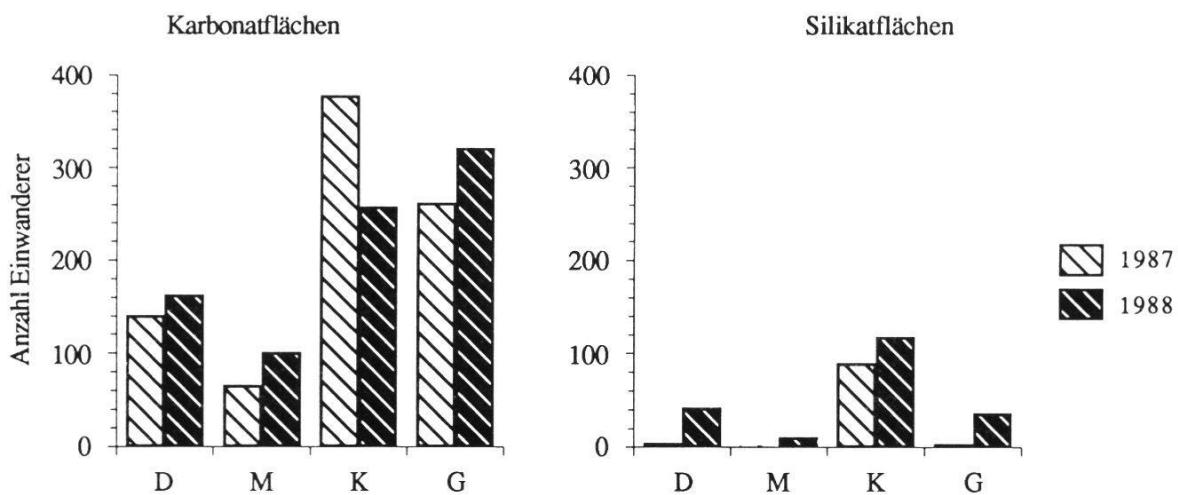
**Tab. 25.** Prozentuale Anteile von Mono- und Dikotyledonen, getrennt nach Keimlingen und ausgewachsenen Pflanzen, die während drei Versuchsjahren auf 16 m<sup>2</sup> Karbonat- bzw. 14 m<sup>2</sup> Silikatflächen einwanderten.

*Percentage portions of monocots and dicots, separated into seedlings and mature plants, immigrated during three years into the 16 m<sup>2</sup> carbonate or 14 m<sup>2</sup> silicate plots, respectively.*

	Jahre		
	1	2	3
<b>Karbonat (%)</b>			
ausgewachsene Dikotyledonen (D)	10	18	31
Keimlinge Dikotyledonen (K)	45	39	22
ausgewachsene Monokotyledonen (M)	5	10	14
Keimlinge Monokotyledonen (G)	40	33	33
Total	100	100	100
<b>Silikat (%)</b>			
ausgewachsene Dikotyledonen (D)	14	12	17
Keimlinge Dikotyledonen (K)	72	65	76
ausgewachsene Monokotyledonen (M)	2	5	7
Keimlinge Monokotyledonen (G)	12	18	0
Total	100	100	100

nokotyledonen nahmen die ausgewachsenen Pflanzen, gemessen an der jeweiligen (abnehmenden) Gesamtzahl an Einwanderern, mit den Jahren zu, der Keimlingsanteil sank. Die Daten der zweijährigen Flächen wurden gemittelt aus zwei Aufnahmejahren. Dabei zeigten sich die gewohnt starken Schwankungen im Jahresvergleich (Fig. 29).

Die räumliche Verteilung der eingewanderten Pflanzen innerhalb der einzel-



**Fig. 29.** Einwanderung in die zweijährigen SRC-Flächen im Jahresvergleich, getrennt nach den beiden Substraten Karbonat (16 m<sup>2</sup>) und Silikat (14 m<sup>2</sup>).

*Immigration into two years old SRC plots: comparison between different years, separated after carbonate (16 m<sup>2</sup>) and silicate (14 m<sup>2</sup>).*

D = ausgewachsene Dikotyledonen - mature dicots, M = ausgewachsene Monokotyledonen - mature monocots, K = Keimlinge Dikotyledonen - dicot seedlings, G = Keimlinge Monokotyledonen - monocot seedlings.

nen Testquadrate war ausserordentlich heterogen. Ein einziges Versuchsquadrat war deshalb nicht aussagekräftig für die generelle räumliche Verteilung von Einwanderern in die ausgepflanzten experimentellen Populationen. Umso besser liessen sich die einzelnen Faktoren studieren, die in den Flächen hervortraten (Fig. 30, 31). Wird trotzdem eine durchschnittliche Anzahl an Eingewanderten pro  $m^2$  errechnet, ergeben sich auf Karbonat Beträge von 148, 109 bzw. 54 Eingewanderten pro  $m^2$  für 1-, 2- bzw. 3-jährige Flächen, auf Silikat entsprechend 57, 36 bzw. 13 Eingewanderten pro  $m^2$  für 1-, 2- bzw. 3-jährige Flächen.

Das Artenspektrum an eingewanderten Pflanzen erwies sich mit 24 Arten auf Karbonat fast doppelt so hoch als auf Silikat mit 13 Arten (Tab. 26, 27). 13 verschiedene Arten konnten bereits im ersten Jahr nach der Bepflanzung auf den Karbonatflächen als neu eingewandert vermerkt werden. Im zweiten Jahr betrug die Artengarnitur 19 Taxa, allerdings nicht mit denselben Arten wie im ersten Jahr, im dritten Jahr fanden sich 20 Arten ein. Über alle drei Jahre zusammengefasst wuchsen insgesamt, wenn auch bloss temporär, 24 Arten an eingewanderten Pflanzen auf den Karbonatflächen. Am häufigsten, nämlich in 90% der 1  $m^2$ -Versuchsquadrate, war *Arabis pumila* vertreten, die im zweiten Jahr bereits blühte. In je 84% der Karbonatquadrate erschienen *Hutchinsia alpina* und *Sedum atratum*. *Poa alpina* trat in 59% der Quadrate auf. Sie pflanzte sich mittels vegetativen Propagulen fort und machte vermutlich den grössten Teil der monokotylen Einwanderer aus. Es ist jedoch möglich, dass weitere Grasarten einwanderten, die nicht erfasst wurden, da deren Bestimmung grosse Schwierigkeiten bereitete. Das mit *Erigeron uniflorus* bepflanzte Versuchsquadrat blieb gänzlich unbesiedelt. Insgesamt blühten auf den Karbonatflächen zwei eingewanderte Arten im ersten, neun Arten im zweiten und sieben Arten im dritten Jahr nach der Bepflanzung.

Auf Silikat wanderten im ersten Jahr neun Arten ein, im zweiten und dritten Jahr waren noch je acht eingewanderte Arten vertreten. Über alle drei Jahre gesehen wurden insgesamt 13 verschiedene eingewanderte Arten auf den Silikatflächen beobachtet. In allen Versuchsquadranten wurde *Chrysanthemum alpinum* gefunden, die zwar nie zur Blüte kam, aber als sicheres Reservoir für eine Besiedlung galt und auch quantitativ den Hauptanteil an der Vegetation stellte. Für die Gräser gilt dieselbe Einschränkung wie auf den Karbonatflächen. Zwei der eingewanderten Arten blühten auf Silikat im ersten Jahr, im zweiten Jahr keine und im dritten Jahr eine. Einen Sonderfall bildete *Picea abies*, die in den Alpen natürlicherweise kein Vorkommen mehr hat auf dieser Meereshöhe.

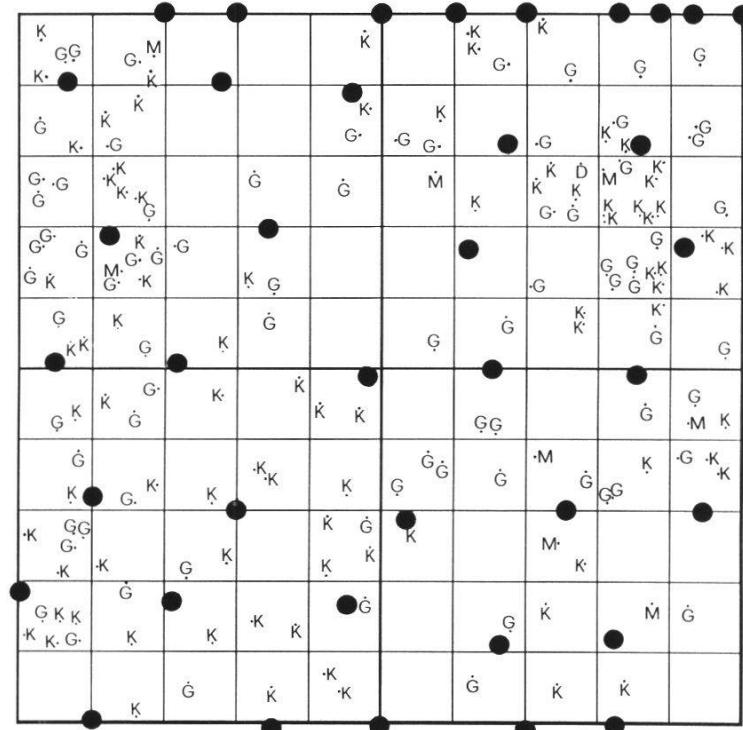


Fig. 30.

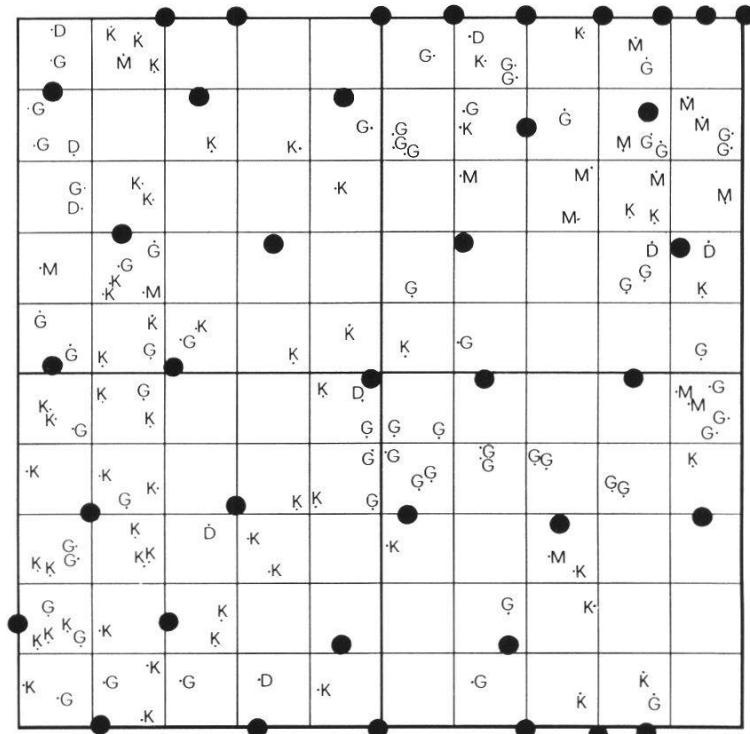


Fig. 31.

**Fig. 30 und 31.** Pflanzen, die in das mit *Achillea atrata* (1988, schwarze Punkte) bepflanzte Versuchsquadrat einwanderten.

*Immigrators into the field square planted with Achillea atrata (1988, black spots).*

**Fig. 30.** Ein Jahr nach der Bepflanzung - *one year after planting.*

**Fig. 31.** Zwei Jahre nach der Bepflanzung - *two years after planting.*

G = einkeimblättrige Keimlinge - *monocot seedlings*, K= zweikeimblättrige Keimlinge - *dicot seedlings*, M = ausgewachsene Einkeimblättrige - *mature monocots*, D = ausgewachsene Zweikeimblättrige - *mature dicots*.

**Tab. 26.** Einwanderung der 24 festgestellten Arten in die Karbonat-Versuchsflächen. Angegeben ist jeweils die Anzahl besiedelter m<sup>2</sup>/Jahr.

*Immigration of the 24 noted species into the carbonate plots. Data represent the number of occupied m<sup>2</sup>/year.*

\* = Individuen der Art blühten in diesem Jahr - *individuals of that species flowered*, x = die Art trat in x% der Versuchsquadrate, gemessen an der Gesamtfläche von 32 m<sup>2</sup>, auf - *the species occurred in x% of all squares, compared with the total area of 32 m<sup>2</sup>.*

Art	1. Jahr 7 m <sup>2</sup>	2. Jahr 16 m <sup>2</sup>	3. Jahr 9 m <sup>2</sup>	Total 32 m <sup>2</sup>	x (%)
<i>Achillea atrata</i>	1	1	0	2	6
<i>Anthyllis alpestris</i>	1	2 *	1	4	12
<i>Arabis alpina</i>	0	0	2	2	6
<i>Arabis pumila</i>	6	15 *	8 *	29	90
<i>Arenaria ciliata</i>	4	5	4	13	40
<i>Campanula cochleariifolia</i>	2	4 *	2	8	25
<i>Campanula scheuchzerii</i>	2	5 *	2 *	9	28
<i>Cerastium latifolium</i>	0	1	0	1	3
<i>Cirsium spinosissimum</i>	1	3	2 *	6	18
<i>Festuca</i> sp.	0	1 *	3 *	4	12
<i>Homogyne alpina</i>	0	0	1	1	3
<i>Hutchinsia alpina</i>	6	15	6 *	27	84
<i>Leontodon hispidus</i>	1	8	5	14	43
<i>Ligusticum mutellina</i>	0	1	1	2	6
<i>Minuartia verna</i>	0	8 *	3 *	11	34
<i>Myosotis alpestris</i>	1	0	1	2	6
<i>Poa alpina</i>	3 *	11 *	5 *	19	59
<i>Potentilla dubia</i>	0	0	1	1	13
<i>Ranunculus alpestris</i>	0	5	1	6	18
<i>Saxifraga aizoides</i>	0	0	1	1	3
<i>Saxifraga aphylla</i>	0	1 *	0	1	3
<i>Scabiosa lucida</i>	0	2	0	2	6
<i>Sedum atratum</i>	7	14	6	27	84
<i>Sempervivum alpinum</i>	1 *	4 *	3	8	25
Anzahl Arten	13	19	20		

**Tab. 27.** Einwanderung der 13 festgestellten Arten in die Silikat-Versuchsflächen.  
*Immigration of the 13 noted species into the silicate plots.*

Art	1. Jahr 7 m <sup>2</sup>	2. Jahr 14 m <sup>2</sup>	3. Jahr 7 m <sup>2</sup>	Total 28 m <sup>2</sup>	x (%)
<i>Alchemilla</i> sp.	1	0	0	1	3
<i>Cardamine resedifolia</i>	3 *	3	2 *	8	28
<i>Chrysanthemum alpinum</i>	7	14	7	28	100
<i>Leontodon helveticus</i>	2 *	1	1	4	14
<i>Festuca rubra</i>	3	2	2	7	25
<i>Hieracium alpinum</i>	0	2	3	5	17
<i>Homogyne alpina</i>	0	0	1	1	3
<i>Myosotis alpestris</i>	0	0	2	2	7
<i>Picea abies</i>	1	0	0	1	3
<i>Gramineae</i>	4	7	5	16	57
<i>Sedum alpestre</i>	1	0	0	1	3
<i>Ranunculus grenierianus</i>	0	1	0	1	3
<i>Senecio carniolicus</i>	1	1	0	2	7
Anzahl Arten	9	8	8		

Selbstaussat der eingepflanzten Arten wurde bei *Campanula cochleariifolia*, *Chrysanthemum alpinum*, *Hieracium alpinum*, *Myosotis alpestris*, *Ranunculus montanus* und *R. grenierianus*, festgestellt.

Das Verhältnis der Anzahl zweikeimblättrigen Individuen zu den Einkeimblättrigen entwickelte sich im Laufe von drei Jahren nicht eindeutig zugunsten einer Pflanzenklasse.

#### 4. DISKUSSION

Wachstumsvorgänge, die durch die Beschädigung einer Pflanze hervorgerufen werden, sind vielseitig und meistens schwierig voneinander abgrenzbar. So ist nach einer Klonierung der Ersatz etwa eines abgetrennten Wurzelstücks, also das regenerative Wachstum, oft begleitet von einer Vergrößerung des Individuums durch expansives Wachstum. Aber auch Überlappungen zwischen verschiedenen Strategien finden statt, beispielsweise bei einer Klonierung am Ende der Vegetationssaison: Verschiedene Pflanzen ziehen dann bereits ihre Nährstoffe in unterirdische Organe zurück und bedienen sich damit der Fluchtstrategie des regenerativen Verhaltens, die dann überlagert wird von der Regeneration durch die Beschädigung der Klonierung. Trotz diesen Schwierigkeiten lässt sich der Regenerationserfolg allgemein aufgrund der Anzahl nach der Beschädigung neu gebildeten Ramets beurteilen, weil dies eine verbreitete und gut verifizierbare Reaktion klonal wachsender Individuen ist. Da die Pflanzengröße eine wichtige Fitnesskomponente für eine Population darstellt (SOLBRIG 1981), fügt sich eine derartige Erfassung des regenerativen Wachstums einzelner Individuen problemlos in den Populationskontext ein.

**Die räumlichen Aspekte des regenerativen Verhaltens** werden einerseits durch die Wuchsform der Pflanzen selbst induziert, andererseits durch das Ressourcenangebot bestimmt. Der Einfluss der Wuchsform könnte in der vorliegenden Arbeit bei einigen Arten mit einer drastischen Veränderung des Mikroklimas durch die Klonierung erklärt werden, z.B. bei *Linaria alpina*. Vor allem erwiesen sich aber die unterschiedlichen Raumbesetzungsstrategien der untersuchten Pflanzen als wichtige Faktoren: Guerillastrategen verbuchten im SRC-Versuch durchschnittlich höhere Zuwachsrate. Die Gültigkeit dieser Beobachtung wurde mit zusätzlichen Experimenten näher abgeklärt.

Im Multirametklonierungsversuch zeigte sich eine unerwartet deutliche Effizienzzunahme punkto Rametbildung, begonnen bei Rametverbänden (6er-Gruppen) bis hin zu Einzelramets. Die Effizienzquotienten von Guerillastrategen lagen über den Werten von Phalanxpfanzen, Beschädigungen wurden also eher von Guerillastrategen mit regenerativem Wachstum beantwortet. Allerdings traten punkto Überleben der Module keine Unterschiede zwischen Guerilla- und Phalanxtyp auf, die Rametgruppen von beiden Typen überleb-

ten immer besser als SRC-Vergleichsmodule, was auf eine gegenseitige Unterstützung unter verbundenen Ramets hinweisen könnte. Unterschiede zwischen den Rametgruppengrössen nach Klonierung fanden auch SCHMID und BAZZAZ (1987) an Kompositenarten mit verschiedenen Wuchsformen. Diese Autoren erachteten aber nicht die Gruppengrösse als ausschlaggebend, sondern den Grad der physiologischen Integration, der bei Phalanxpflanzen am grössten war und dort die Bildung neuer Ramets einschränkte. Guerillastrategien zeigten geringere Verhaltensunterschiede zwischen klonierten und unbehandelten Pflanzen. Eine gegenseitige Unterstützung unter verbundenen Ramets ging also bei den Phalanxpflanzen auf Kosten des regenerativen Wachstums. Dieser Stellenwert der physiologischen Integration kam bei der Klonierung einer typischen Phalanxpflanze, *Schizachyrium scoparium*, noch deutlicher zum Ausdruck (WILLIAMS und BRISKE 1991). In den vorliegenden Versuchen spielte demgegenüber die Rametgruppengrösse, inbegriffen Einzelramets, die Hauptrolle. Je stärker sie abnahm, desto grösser fiel der relative Rametzuwachs aus. Die Verbindungsstrukturen bei Guerillapflanzen sind oft von beträchtlicher Länge und ihr Unterhalt möglicherweise sehr kostspielig. Im Beschädigungsfall dürfte eine solitäre Lebensweise für Guerillaramets deshalb günstiger ausfallen. Diese Ergebnisse stimmen mit den Angaben über *Carex bigelowii*-Individuen überein, die sowohl Guerilla- wie Phalanxramets ausbildeten (CARLSSON und CALLAGHAN 1990). Dass eine gegenseitige Unterstützung verbundener Ramets nach oberirdischer Beschädigung stattgefunden hätte, ist dennoch nicht auszuschliessen, erfolgt die Stoffversorgung in Pflanzen doch oft sektoriell (WATSON und CASPER 1984, BRISKE und ANDERSON 1990), und in Richtung zu Verbrauchsorten hin, wie sie fehlende Blätter darstellen.

Im Entblätterungsversuch wurden die getesteten Pflanzen doppelt beschädigt: Unterirdisch durch die Klonierung, oberirdisch durch Blattschnitt. Nach solch schweren Beschädigungen werden anscheinend verschiedene, komplexe Regenerationsstrategien eingeschlagen. *Senecio carniolicus* regenerierte keine Blätter, sondern investierte offenbar am meisten Energie in die unterirdische Regeneration und die Bildung neuer Ramets. *Myosotis alpestris* hingegen ergänzte die angeschnittenen Blätter, bildete einige neue und produzierte ebenfalls junge Ramets. Unabhängig davon hatte wahrscheinlich bei beiden Arten wie auch bei *Chrysanthemum alpinum* das Verhältnis zwischen ober- und unterirdischer Biomasse den Regenerationserfolg bedingt, und nicht in erster Linie das Ausmass der Beschädigung, wie das bereits im MRC-Versuch bemerkt worden war. Im Entblätterungsversuch blieb dieses Verhältnis durch

die doppelte Beschädigung einigermassen ausgeglichen und könnte gegenüber bloss SRC-behandelten Pflanzen Regenerationsvorteile geboten haben. Der Entblätterungsversuch im Felde unterschied sich in dieser Beziehung durch die fehlende Klonierung klar vom Gewächshausversuch. Unterschiede zwischen geschnittenen und unbehandelten Pflanzen wurden nicht beobachtet, was einerseits andeuten könnte, dass das Verhältnis ober-/unterirdischer Biomasse hauptsächlich bei unterirdischer Beschädigung entscheidend sei, andererseits war die Versuchsdauer von nur einem Jahr kurz bemessen. Außerdem brauchen sich Auswirkungen nicht unbedingt im vegetativen Bereich zu manifestieren, sondern können erst während der Fortpflanzung mittels Samen ablesbar sein. So berichtete PYKE (1989) von Samenaborten und reduzierter Fruchtbildung nach Entblätterung des einjährigen *Thlaspi arvense*, GALEN (1990) vom Ausfall der gesamten jährlichen Sameproduktion bei *Polygonum viscosum* und 80% Verlusten in den beiden Folgejahren. Auch MCNAUGHTON (1983) relativierte, dass das Überstehen einer Beschädigung wie Beweidung wohl Investitionen auf Individuumsstufe erfordere, z.B. regeneratives Wachstum, dass sich der Gewinn daraus später jedoch auch auf Populationsstufe auszahlen könne. In den durchgeföhrten Feldversuchen wurde die Fortpflanzung durch Samen nur teilweise erfasst, die beobachtete Selbstaussaat bei einigen klonierten Arten weist jedoch nicht auf eine reduzierte Fitness hin. Allerdings sollten die Arten einzeln auf ihre Fitness überprüft werden.

Das Gegenstück zum Entblätterungsversuch im Feld bildete das Experiment mit direkter Klonierung, ebenfalls im Feld ausgeführt. Dass alle zehn alpinen Taxa schlechter überlebten als im SRC-Feldversuch, überraschte nicht. Erklärungen dafür sind fehlende Verankerungsmöglichkeit ohne Wurzeln im teilweise beweglichen Untergrund, zu kurze Zeit, um unterirdische Reserven für den Winter anzulegen und fehlende Wundverheilungsphase, die der Regeneration der Wurzeln üblicherweise vorausgeht. Auch hier liesse sich die Bedeutung des ober-/unterirdischen Biomasseverhältnisses, gerade bei unterirdischen Beschädigungen, als Begründung widerspruchslös einfügen. Günstige Standortsverhältnisse dürften den beschädigten und frisch gepflanzten Individuen eine Etablierung zusätzlich erleichtern.

Grössere Ramets erhielten in den sechs Wochen nach der Klonierung einen höheren Rametzuwachs als kleinere. Dennoch verwischten sich die Differenzen im Feldversuch über längere Zeit betrachtet wieder. Bei Phalanxpflanzen könnten die Gewächshausergebnisse mit der Altersstruktur der Ramets begründet werden, weil kleine Ramets oft jünger sind und eher peripher oder

nahe den Wachstumszonen gedeihen und noch weniger regenerationsfähig sind. In der nur sechs- bis achtwöchigen Beobachtungszeit kämen Unterschiede zwischen den Größenklassen zum Tragen, später würde ein Ausgleich stattfinden. Eine zweite Erklärung liegt in den unterschiedlichen Wachstumsbedingungen für Ramets einer Phalanx pflanze, bei denen zentrale und grössere Ramets in ihrer Entwicklung mikroklimatisch und ernährungsphysiologisch bevorteilt sind. Bei Guerillapflanzen hätten sich Unterschiede dagegen eher aus Variationen der Mikrostandorte erklären lassen. Dass unter den vier untersuchten Guerillapflanzen einzig von *Campanula cochleariifolia* eindeutig die grössere Rametklasse besser abschnitt, relativiert jedoch das vermutete bessere Verhalten bei grossen Guerillastrategen, das klar erfolgreichere Abschneiden der kleinen Rametklasse von *Senecio carniolicus* stellt diese Interpretationen zusätzlich in Frage. Untersuchungen über Größenklassen beziehen sich meistens auf die Grösse der genetischen Individuen und weisen Zusammenhänge mit der Überlebensdauer und Fruchtbildungswahrscheinlichkeit (PITELKA et al. 1985, WERNER 1975) nach oder verneinen eine genetische Differenzierung zwischen aus Samen entstandenen Individuen, aufgrund der sich Größenklassen herausgebildet haben sollen (ASHMUN und PITELKA 1985, GOTTLIEB 1977). Im vorliegenden Versuch wurde jedoch nicht die Grösse der genetischen Individuen, sondern jene der Ausgangsramets untersucht. Dazu wurde einzig das Wachstum der Ausgangsramets, die nach der Klonierung zu biologischen Individuen im Sinne von URBANSKA (1990) wurden, betrachtet. Die Individuengrösse braucht durchaus nicht mit der ursprünglichen Grösse vor der Klonierung korreliert zu sein. Der Versuch von CARLSSON und CALLAGHAN (1990), in dem festgestellt wurde, dass grosse Ramets innerhalb eines *Carex bigelowii*-Individuums mehr Ramets produzierten und eher blühten als kleine Ramets, ist deshalb nicht vergleichbar. Unterschiedliche Rametgrössen erlauben also noch keine Rückschlüsse auf die Regenerationsfähigkeit der Ramets, hierzu müssten zusätzliche Parameter erforscht werden.

Die vorliegenden Ergebnisse lassen also vermuten, dass die Ramets der untersuchten Pflanzen, vor allem von Guerillaarten, eher selbständig funktionieren als sich gegenseitig unterstützen bei Beschädigungen. Dem Ausmass der Beschädigung kam nicht erstrangige Bedeutung zu, vielmehr könnte das Verhältnis von ober- zu unterirdischer Biomasse ausschlaggebend gewesen sein, hauptsächlich wenn die Beschädigung an unterirdischen Organen auftrat. Die Selbständigkeit der Ramets wurde im Pflanzdichteversuch untermauert, weil keine der Populationen so hohe Dichten erreichte, dass Konkurren-

zerscheinungen eine Rolle gespielt hätten, und trotzdem keine signifikanten Unterschiede zwischen den Populationsdichten gefunden werden konnten. Entweder waren die mikroklimatischen Bedingungen als Folge der Curlexbedekkung bereits gut genug und nicht mehr verbesserungsfähig durch eine veränderte Populationsdichte, oder die Ausbildung eines günstigen Mikroklimas wurde möglicherweise eher von einem Individuum erreicht als von einer ganzen Population. Dahingehend wäre auch die lückige Struktur der dichteren Population von *Campanula cochleariifolia* zu verstehen.

Der Düngerversuch im Gewächshaus zeigte klar, dass zu hohe Nährstoffgaben von Alpenpflanzen nicht ertragen werden. Auch mittlere Düngung konnten bloss zwei der vier Arten estimieren. Dieses Resultat erstaunt nicht, da die Kontrollen in der ohnehin leicht gedüngten Gartenerde, unter konkurrenzfreien Bedingungen und bei regelmässiger Bewässerung angesetzt waren. Anders im Feldversuch, wo vier der sechs Arten nach der Düngung einen markanten Zuwachs produzierten. Anhand der ausgegrabenen Module konnten die erfolgten viel grösseren als im SRC-Versuch gebildeten Reserven kontrolliert werden. Diese Beobachtungen unterstützen die beim Direktklonierungsexperiment geäusserte Vermutung, es seien für das Überleben im Feld genügend Reserven für den Winter anzulegen. Ähnliches Verhalten konstatierten CARLSSON und CALLAGHAN (1990) im dreijährigen Feldversuch bei *Carex bigelowii*, allerdings nach wiederholter Düngung. Auch bei *Carex arenaria* bewirkte zweimalige Düngung anfangs einer Saison stark erhöhten Rametzuwachs und höhere Rametsterberaten (NOBLE et al. 1979).

Hohe und wiederholte Düngergaben scheinen meistens einen Biomassezuwachs nach sich zu ziehen. Der Zuwachs im bloss einjährigen Dünger-Feldexperiment lassen allein jedoch noch nicht auf die Nachhaltigkeit des Erfolges schliessen, denn Pflanzen von natürlicherweise nährstoffarmen Standorten scheinen befähigt zu sein, das vorhandene knappe Angebot effizienter für ihr Wachstum zu nutzen (CANHAM und MARKS 1985, CHAPIN et al. 1987). Die ober- wie unterirdische Biomassezunahme könnte sich als eine kurzfristige Überausgabung der Pflanzen herausstellen, wie sie in den Arbeiten von KÖRNER (1984) nach der einmal jährlichen Düngung verschiedener alpiner Zwergsträucher auftrat. In diesen Versuchen folgten dem anfänglich zunehmenden regenerativen Wachstum mittelfristig Biomasseverluste. In einer Pflanzengemeinschaft wirken immer mehrere Faktoren limitierend auf das Wachstum der verschiedenen Arten (CHAPIN und SHAVER 1985). Im hier präsentierten Versuch handelte es sich zwar nicht um eine intakte Pflanzengemeinschaft, es ist jedoch anzunehmen, dass die Überkompensationen wegen

des Verzichts auf Nachdüngungen mit der Zeit wieder abnehmen, wenn nicht sogar Schäden, wie sie KÖRNER beschrieb, eintreten sollten.

Der verfügbare Wurzelraum ist, wenn die Bedeutung des ober-/unterirdischen Biomasseverhältnisses zutrifft, ein wichtiger Parameter. Eine grosse Bodentiefe wurde mit den Rootrainerkammern bereits verwirklicht, ob dabei dem lateralen Wachstum verschiedener Guerillapflanzen Genüge getan war, folgte auch aus dem Experiment nicht signifikant. Aus Gewächshausbeobachtungen kann auf die eher nebensächliche Bedeutung des Wurzelraumes nach Beschädigung geschlossen werden. Wichtiger dürfte der Wurzelraum sein, wenn keine Beschädigung stattgefunden hatte und einjährige Pflanzen verwendet wurden wie beispielsweise in den Versuchen von HARPER und OGDEN (1970) mit *Senecio vulgaris*.

Der Einfluss der Temperatur auf das regenerative Verhalten der untersuchten Pflanzen erwies sich als beträchtlich. Im Feld wirkte die Temperatur indirekt limitierend, indem die Vegetationsdauer sehr eingeschränkt war (KÖRNER und LARCHER 1988) und kleine, schwach bewurzelte Module, wie solche von *Erigeron uniflorus*, durch Frosthebung ausfielen. Damit wird die Meinung vieler Autoren geteilt, dass grosse Temperaturschwankungen zu den wichtigsten ökosystemspezifischen Faktoren oberhalb der Waldgrenze zählen (BILLINGS und MOONEY 1968, BLISS 1971, LANDOLT 1983, 1984, URBANSKA und SCHÜTZ 1986), und zwar nicht allein als direkt lebensbedrohendes Ereignis, sondern auch als heilungshemmender Einfluss nach einer Beschädigung.

Als Begleiteffekt fielen die veränderten Strahlungsverhältnisse zwischen Feld- und Gewächshausstandorten auf. Sie wirkten als begrenzender Faktor für eine erfolgreiche Regeneration im Feld, wo starke Vergeilung während der Akklimatisationsphase in der subalpinen Stufe nicht mehr rückgängig gemacht werden konnte und die aufgeschossenen Triebe, z.B. von *Arabis alpina*, unter der Curlexbedeckung abbrachen. Ob eine längere Akklimatisationsdauer diesen Mangel wettmachen könnte, muss erst noch abgeklärt werden.

Es ist also festzuhalten, dass tiefe Temperaturen eine dämpfende Wirkung auf das regenerative Wachstum von Alpenpflanzen ausüben, dass ferner der Wurzelraum von zweitrangiger Bedeutung für das Regenerationsverhalten gewesen sein könnte, und dass zusätzliche Nährstoffe nicht unbedingt genutzt werden. Diese Aussagen sollten durch weitere langfristige Beobachtungen überprüft werden.

**Die zeitlichen Aspekte des regenerativen Verhaltens** spiegelten sich in sei-

nem Verlauf, im Zeitpunkt der Klonierung bzw. der Einpflanzung und in der Dauer der Beobachtung der untersuchten Arten.

Die Überlebenskurven wurden ähnlich der von BELSKY (1986) vorgeschlagenen Einteilung gruppiert und gaben die Konstitution und das regenerative Verhalten gut wieder. Weder eine hohe Überlebensfähigkeit allein, repräsentiert durch die Modulkurve, (wie z.B. bei *Hieracium alpinum*), noch ein grosses vegetatives Wachstumsvermögen, verkörpert durch die Rametkurve, (wie z.B. bei *Arabis alpina*), boten jedoch Gewähr für eine erfolgreiche Entwicklung nach der Beschädigung. Es hatten immer beide Kurven einem Maximum zuzustreben. Der Verlauf der Überlebenskurven liess eine Gruppe von Pflanzen erkennen, die einen Klonierungsschock erlitten hatten. Ihr Wachstum war für eine gewisse Zeitspanne unterbrochen, während der offenbar bloss eine Wundverheilung vollzogen und möglicherweise eine Stoffumverteilung in der Pflanze eingeleitet wurde. In Anbetracht der Verlangsamung von Wachstumsprozessen in kalten Gebieten (KÖRNER und LARCHER 1988) fragt sich, wie und ob ein im Gewächshaus beobachteter Klonierungsschock in natürlichen Verhältnissen überwunden würde.

Die Einteilung in die verschiedenen Gruppen (s. Kap. 3.1.1. und 3.2.1.) bestätigte sich im Vergleich zwischen Gewächshaus- und Feldversuchen. 10 der 18 untersuchten Taxa erhielten eine übereinstimmende Klassierung und deckten sich mit der früheren Gruppierung von TSCHURR (1987, 1988). Für diese Pflanzen kann deshalb angenommen werden, dass das Wachstumsverhalten richtig erfasst wurde. Auch die Unterscheidung zwischen Guerilla- und Phalanxpflanzen entsprach dem gewonnenen Bild. Im Gewächshaus verhielten sich alle Guerillapflanzen gemäss der Gruppe "a" mit grossem Rametzuwachs, die Phalanxpflanzen teilten sich in die Gruppen "b" und "c". Im Feld konnten die meisten Abweichungen gegenüber dem erwarteten Verhalten anhand verschiedener Faktoren erklärt werden, z.B. durch veränderte Licht- oder Bodenverhältnisse. Weshalb die Silikatpopulation von *Helictorichon versicolor* im Gewächshaus weniger Rametwachstum zeigte als im Feld, ist unklar. Für Gräser wurden sonst generell sehr hohe Zuwachsrate im Gewächshaus vermeldet (URBANSKA et al. 1987), die sich auch im Feldversuch bestätigten (GASSER 1989). WILHALM (1990) teilte die von ihm untersuchten alpinen Gräser ebenfalls nach dem regenerativen Wachstum in drei, allerdings anders definierte, Gruppen ein.

Der Zeitpunkt von Klonierung und Einpflanzung im Verlauf der Saison ist entscheidend für das Regenerationsverhalten von Alpenpflanzen. Für den Erfolg der Klonierung im Frühjahr sind zwei mögliche Erklärungen anzuführen.

1. Die Pflanzen sind so stark auf den bevorstehenden Wachstumsschub optimiert, dass die Beschädigung energetisch eine zweitrangige Rolle spielt; 2. Gerade im Frühjahr treten in natürlichen Verhältnissen die meisten Beschädigungen auf, durch Schmelzwasser verursachte Geländerutschungen zum Beispiel; sie sind deshalb im Verhalten der Pflanzen mit eingeplant. Im Frühsommer wurde eine Klonierung oft am schlechtesten ertragen, weil die Pflanzen ihren Metabolismus für die Fortpflanzung durch Samen einsetzten, während der mittlere Erfolg im Herbst mit der bereits einsetzenden Einwinterung und dem Rückzug der Reserven begründet werden kann. Die Bedeutung des Zeitpunktes der Anpflanzung lässt sich ähnlich erforschen unter Berücksichtigung der kurzen Vegetationsdauer über der Waldgrenze. Die Pflanzen sind dort vermutlich gezwungen, Reaktionen auf drastische Veränderungen über mehrere Jahre zu etappen. Die jährliche Abnahme der Unterschiede im Versuch mit verschiedenen Rametgrößenklassen könnte in diesem Kontext als Hinweis dafür gelten, dass die Größenklassen nur alters- bzw. entwicklungsbedingter Natur gewesen waren. Der Düngerversuch im Feld wirft ebenfalls die Frage nach dem optimalen Zeitpunkt einer eventuellen Dünung auf (vgl. BROWN et al. 1978, RABOTNOV 1978).

Die Versuchsdauer von sechs bis acht Wochen im Gewächshaus bzw. von drei Jahren im Feld war für verschiedene Reaktionen der Pflanzen zu kurz bemessen. Ähnlich wie Überkompensationen nach Herbivorie erst bewertet werden können, wenn bekannt ist, in welchem Bereich der Herbivor-Optimierungskurve (MCNAUGHTON 1983) eine Pflanze geantwortet hat, ist im Gewächshausversuch mit der gewählten Versuchsdauer vermutlich nur ein Ausschnitt des Reaktionsverlaufs erfasst worden. So sind auch die abweichenden SRC-Daten von GASSER (1989) zu erklären, der zum Teil dieselben Arten während bloss drei bis vier Wochen beobachtete. Einerseits dürften Regenerationsprozesse durch die höheren Temperaturen im Gewächshaus rascher und verstärkt ablaufen als unter natürlichen Bedingungen und so überbewertet werden in der Anfangsphase. Andererseits wurde das regenerative Wachstum von Pflanzen, die einen Klonierungsschock erlitten hatten, nicht erfasst. Im Feld dürften sich ebenfalls Verhaltenstendenzen, z.B. im Direktklonierungsversuch, besser herausschälen nach einer längeren Beobachtungsperiode.

**Diversität und Variabilität** waren entscheidende Eigenschaften der Regeneration bei Alpenpflanzen. Bereits aus der Zuteilung zu den verschiedenen Wachstumsgruppen nach der SRC wurde ersichtlich, dass das Regenerations-

verhalten nicht taxonomisch geprägt war oder wenn, dass es von ökologischen Faktoren überlagert wurde. Dieser Eindruck deckt sich mit den Beobachtungen von HASLER (1988), der die Familie der *Leguminosae* näher untersuchte. Die Variabilität der hier untersuchten Arten äusserte sich einerseits in grossen Schwankungen zwischen den einzelnen Versuchsjahren, andererseits in einer enormen phänotypischen Plastizität, die als Puffermechanismus gegenüber kleinstandörtlich variierenden Umgebungsbedingungen interpretiert werden kann. Die grösste phänotypische Plastizität im Regenerationsverhalten nach SRC bewiesen *Arabis alpina* und *Senecio carniolicus*. Umgekehrt zeigte sich im Vergleich zwischen Gewächshaus- und Klimakammerbehandlung, dass verschiedenartige Umgebungsbedingungen nicht zwangsläufig unterschiedliches Verhalten hervorzurufen brauchen: Die auftretenden Unterschiede konnten im SRC-Versuch statistisch nicht abgesichert werden.

Die Schwankungen von Diversität und Variabilität wurden nicht ermittelt. Es kann aber angenommen werden, dass die Variabilität im Vergleich zur Diversität stärker variierte als bei HUNT (1984), der Streuungen auf vier biologischen Organisationsstufen untersuchte. Vermutlich sind die extremen Wachstumsbedingungen in der alpinen Stufe für die höheren Variabilitäten verantwortlich.

Der Maximumklonierungsversuch diente als zentrales Werkzeug zur Abschätzung des **Regenerationspotentials** auf Individuum- und Populationsstufe. Das Experiment mit dem Eingraben von Wurzelstücken bildete die eigentliche Ergänzung zum Klonierungsversuch, allerdings wurde eine ungleich radikalere Beschädigung vorgenommen. Sie gewährleistete, dass tatsächlich Regenerationsprozesse und nicht vorwiegend apikale Dominanzeffekte erfasst wurden. Diese Behandlung war willkürlich gewählt worden und müsste je nach Art neu ermittelt werden, so dass eine Mindestzahl an Wurzelstücken überlebten. ASHMUN und PITELKA (1985) fanden teilweise eine Abhängigkeit des Wachstums von der Länge der eingegrabenen Wurzelstücke. Im dargestellten Versuch erstaunte die enorme Regenerationsfähigkeit von mehr als der Hälfte aller Wurzelstücke bei 11 von 16 Arten, vor allem bei Arten, die auch in der SRC-Behandlung einen grossen Zuwachs leisteten. Wenn noch berücksichtigt wird, dass die am schlechtesten ausgetriebenen Arten sich einer ausgeprägten Fortpflanzung mittels Samen bedienen, lässt sich erahnen, dass ein beträchtlicher Anteil des Regenerationspotentials alpiner Pflanzen in den Wurzeln liegen dürfte. Eine quantitative Abschätzung ist jedoch äusserst schwierig, zumal die Wurzelreserven nach BOSTOCK und BENTON (1979) je

nach Wachstumsbedingungen unter anderem für regeneratives Wachstum oder als Beitrag zur Fortpflanzungskapazität oberirdischer Teile eingesetzt werden können. Die Tiefe der Wurzelstücke im Boden kann eine limitierende Rolle für die Ausnutzung des Regenerationspotentials darstellen, wie HARRIS und DAVY (1986) an *Elymus farctus* beobachteten. Die Feststellung, dass die unterirdischen Organe einen beträchtlichen Anteil zum Regenerationserfolg einer Pflanze beitragen, verträgt sich gut mit jener, dass das Verhältnis von ober- zu unterirdischer Biomasse entscheidend sei.

Mit Umschaltungen im Metabolismus kann die Nutzung des Regenerationspotentials von der Individuum- auf die Populationsstufe transponiert werden. Eine bekannte Umschaltung fand sowohl im Gewächshaus- wie im Feld-SRC-Versuch statt: Jene von vegetativem Wachstum zur Blütenbildung. Die beiden stärksten Blüher im Gewächshaus setzten ihr Regenerationspotential verschieden ein. *Campanula cochleariifolia* legte nach einer Phase starken regenerativen Wachstums eine einmonatige Phase der Blütenbildung bei allen Individuen ein. Das Ziel dieser "Alles-oder-nichts"-Strategie weist sowohl eine örtliche wie auch eine zeitliche Komponente auf, da einerseits das Überleben der Individuen im Vordergrund stand, andererseits der Populationsumsatz. Bei *Myosotis alpestris* ging die Blühphase während längerer Zeit mit langsamem regenerativem Wachstum einher. Mit dieser Strategie wurde offenbar eine gleichzeitige Optimierung beider Prozesse angestrebt, etwa im Sinne einer "Vollkaskoversicherung". Ob in diesem Fall tatsächlich Umschaltungen stattgefunden hatten, ist unklar. Zur Absicherung dieser spekulativen Erklärungen und um allfällige weitere Strategien erkennen zu können, sind unbedingt zusätzliche Informationen erforderlich, etwa über die Menge und Fertilität der gebildeten Samen und ihre Keimfähigkeit. Immerhin gab die Blütenbildung im Feldversuch Anhaltspunkte über die Konstitution und den Etablierungsgrad einer Population. Zahlreiche Blüten bereits im ersten Jahr nach der Klonierung und regelmässiges Blühen in den Folgejahren (*Campanula cochleariifolia*, *Hieracium alpinum*, *Myosotis alpestris*, *Ranunculus grenierianus*, *R. montanus*) können als Zeichen einer guten Fitness gewertet werden. Dagegen dürfte nur einmaliges Blühen (*Arabis alpina*) oder anfänglich ausgeprägte und danach kontinuierlich abnehmende Blütenbildung (*Helictotrichon versicolor* von Karbonat) eher als "Notfallstrategie" der Pflanzen gedeutet werden, die oft kurz vor dem lokalen Verschwinden einer Population gewählt wird. Das Ausbleiben von Blüten in den drei Jahren Versuchsdauer lässt keine Schlüsse zu, weil die Blütenproduktion an extremen Standorten mitunter mehrere Jahre auf sich warten lassen kann. SCHÜTZ

(1988) stellte aber fest, dass zahlreiche alpine Pflanzen bereits im dritten oder vierten Lebensjahr die Fortpflanzung durch Samen aufnehmen. Für einen genauen Vergleich müsste das chronologische Alter der klonierten Pflanzen bekannt sein. Dieser Gesichtspunkt sollte in zukünftigen Versuchen mit einbezogen werden.

Die zeitliche Einteilung des Regenerationspotentials zeigte sich im Maximumklonierungsversuch anhand der Einzelschicksale der markierten Ramets auf zwei verschiedene Weisen. *Campanula cochleariifolia* produzierte hauptsächlich in der vierten und fünften Generation zahlreiche neue Ramets, das Sterberisiko wurde dadurch breiter verteilt. Im Gegensatz dazu überlebten bei *Chrysanthemum alpinum* nur wenige Ramets des immensen Anfangszuwachses die vierte Klonierung, darunter kein Mutterramet. *Myosotis alpestris* nahm eine Zwischenstellung ein. Der Vergleich zeigt, dass bei den untersuchten Arten die Alters-Entwicklungsstufen der Ramets ausschlaggebend waren für den Regenerationserfolg, indem zur Hauptsache die Mutterramets als Trägerinnen des Regenerationspotentials fungierten. *C. cochleariifolia* schlug eine längerfristige Strategie ein, während *Ch. alpinum* das gesamte Potential nach den ersten beiden Klonierungen einsetzte, nachher war es offensichtlich aufgebraucht. *M. alpestris* ist näher bei *C. cochleariifolia* einzuordnen. Auffallend war, dass bei allen drei Sippen nach der letzten Klonierung nur noch einzelne Ramets regeneratives Potential bargen und Zuwachs verbuchten, der Rest jedoch ums Überleben kämpfte. Es kann also angenommen werden, dass das Regenerationspotential mit dem gewählten Versuchsansatz tatsächlich ausgeschöpft worden war und dass die Abnahmen nicht bloss eine Folge der zu Ende gehenden Vegetationssaison waren. Der selbe Effekt wäre wahrscheinlich auch mit einer wiederholten Entblätterung erreicht worden (BRISKE und ANDERSON 1990), die den Kohlehydratvorrat und die Proteinreserven einer Pflanze ausschöpft (CRAWLEY 1987, JONSDOTTIR und CALLAGHAN 1989). Die Häufigkeit der Entblätterungen kann sich jedoch je nach Art verschieden auswirken (DEREGIBUS und TRLICA 1990).

Über die Grösse des Regenerationspotentials konnte aus dem Vergleich der Maximumklonierungen im Gewächshaus und in der Klimakammer gemutmasst werden. Ein überschlagsmässiges Aufsummieren der Zuwachs- und Verlustbeträge beider Behandlungen ergibt ein relativ ausgeglichenes Bild. Es kann daher angenommen werden, dass ein vom Betrage her jeweils konstantes Regenerationspotential zur Verfügung stand. Das würde auch die Angleichung der Zuwachsraten im Grössenklassen-Feldversuch besser erklären. Die im Laufe der Arbeit gewonnenen Ergebnisse weisen darauf hin, dass ei-

nem durch ökologische Faktoren dominierten Regenerationsverlauf ein möglicherweise genetisch dominiertes Regenerationspotential zugrunde liegt, das jedoch erst gewissen Alters- bzw. Entwicklungsstadien zur Verfügung steht. Der Einsatz des Potentials geschah unterschiedlich und beinhaltete Verknüpfungen zwischen Individuum- und Populationsstufe. Einerseits besteht eine strategische Wahlmöglichkeit zwischen vegetativem Wachstum und Blütenbildung. Andererseits wird eine, vermutlich je nach Art, zeitlich unterschiedliche Portionierung des Regenerationspotentials vorgenommen. Bei einem kurzfristigen Einsatz zeigte sich, dass nicht das Regenerationspotential aller einzelnen Individuen reduziert wurde, sondern die Zahl der regenerationsfähigen Individuen stark abnahm, die Überlebenden blieben jedoch unvermindert potent. Es wurde also das Regenerationspotential auf Populationsstufe gesteuert, im Gegensatz zur langfristigen Strategie, wo eine Einteilung von den einzelnen Individuen vorgenommen wurde.

Für eine optimale Regenerationsleistung dürften ober- und unterirdische Organe in vergleichbarem Masse ihre Beiträge erbringen.

Allgemein ist festzustellen, dass mit einer SRC-Behandlung das Regenerationspotential einer Pflanze selten ausgeschöpft ist, dass demzufolge aus diesen Rametzuwachsralten nicht auf die Grösse des Potentials geschlossen werden darf.

Zu den weiteren Faktoren, die die Regeneration auf Populationsstufe beeinflussten, zählen die künstlichen Versuchsbedingungen im Feld. Das galt insbesondere für die Textur der Skipistenböden, darüberhinaus wurden die Flächen vor der Bepflanzung von Vegetation befreit und den Modulen Gartenerde mitgeliefert. Verschiedene wichtige Parameter für das Populationswachstum mussten deshalb unberücksichtigt bleiben.

Eine begleitende Eigenschaft der Curlexdecke wurde bei der Kontrolle der Einwanderung untersucht: Die netzartige Holzstruktur diente als Diasporenfalle. Diese Eigenschaft war für die Vergrösserung der Populationen weitaus bedeutsamer als der Nachteil, dass sich etablierende Keimlinge weniger Licht erhielten. Die weitere Entwicklung der Diasporen bleibt noch ungewiss. Immerhin wies das jährlich wechselnde Artenspektrum der eingewanderten Diasporen auf stattfindende Sukzessionsprozesse hin. Die starke jährliche Abnahme der Anzahl Keimlinge nach Versuchsbeginn konnte mit mehreren Faktoren zusammenhängen. Wichtigster war wohl der parallel einhergehende Abbau der Curlexmatte, mit der einerseits ein vorher günstiges Mikroklima verlorenging und die andererseits nicht mehr als Diasporenfänger wirkte. Ein

weiterer Grund wäre im fortschreitenden Abbau der Gartenerde zu suchen, die bei der Bepflanzung mitgeliefert worden war und den Keimlingen evtl. als zusätzliches Substrat gedient haben könnte. Auf jeden Fall ist zu folgern, dass für eine erfolgreiche Keimlingsetablierung genügend Schutzstellen vorhanden sein müssen (URBANSKA und SCHÜTZ 1986), wobei die zum Teil mehrjährige Etablierungsdauer berücksichtigt werden sollte. Inwiefern die Vielfalt im Mikrorelief ein reicheres Schutzstellenangebot darstellt, muss noch erforscht werden, weil partiell grosse Ausfälle vermutlich zu Lasten dieses Effekts diagnostiziert wurden. Langfristige Untersuchungen in diesem Bereich sind deshalb dringend notwendig.

## ZUSAMMENFASSUNG

Das Regenerationsverhalten von 19 alpinen Pflanzenarten (Tab. 1) wurde nach Beschädigung hauptsächlich anhand des Rametzuwachses nach Klonierungen auf Individuums- und z.T. auf Populationsstufe untersucht. Zur Beschreibung des Verlaufs der Regeneration und des Potentials sind zehn verschiedene Experimente teilweise im Gewächshaus, in der Klimakammer und im Feld durchgeführt worden (Tab. 2).

Die räumlichen Aspekte des Regenerationsverlaufs äusserten sich folgendermassen:

1. Die Raumbesetzungsstrategie der Pflanzen bewirkte einen höheren Rametzuwachs bei Guerilla- als bei Phalanxarten.
2. Eine gegenseitige Unterstützung unter verbundenen Ramets in einem Individuum war vorhanden, aber wichtiger scheint die möglichst rasche physiologische Unabhängigkeit der einzelnen Ramets gewesen zu sein.
3. Es war nicht in erster Linie das Ausmass der Beschädigung, sondern eher das Verhältnis von ober- zu unterirdischer Biomasse entscheidend für einen Regenerationserfolg.
4. Hohe Nährstoffgaben wurden von den untersuchten Pflanzen nicht genutzt, sondern schädigten sie im Gegenteil.
5. Aus der unterschiedlichen Grösse von Ramets lässt sich noch nicht auf ein unterschiedliches Regenerationsverhalten schliessen.
6. Unterirdische Teile hatten beträchtlichen Anteil an der Regeneration eines Individuums.
7. Der verfügbare Wurzelraum dürfte von zweitrangiger Bedeutung für das Regenerationsverhalten gewesen sein.
8. Tiefe Temperaturen dämpften das regenerative Wachstum allgemein.

Die zeitlichen Aspekte des Regenerationsverlaufs äusserten sich im Einsetzen der Rametbildung oder -sterblichkeit und der Dauer dieses Vorgangs. Er wurde in drei Gruppen aufgeteilt, einer Gruppe mit Überkompensation nach Beschädigung, einer mit einigermassen exakter Kompensation und einer mit Unterkompensation. Diese Einteilung bestätigte sich gut im Vergleich zwischen den Gewächshaus- und den Feldversuchen. Die untersuchten Arten liessen sich nicht nach taxonomischen Kriterien einordnen, sondern unterlagen in

ihrem Wuchsverhalten den extremen ökologischen Bedingungen. Der Zeitpunkt der Klonierung war entscheidend, es konnte eine saisonale Abhängigkeit ermittelt werden mit einem Wachstumsoptimum im Frühling und einem -minimum im Sommer. Auch der Anpflanzungszeitpunkt sollte möglichst früh in der Saison gewählt werden. Eine genügend lange Akklimatisationsphase vor der Anpflanzung dürfte einigen Pflanzen Vorteile bringen.

Als Mass für das Regenerationspotential diente die Anzahl möglicher Klonierungen pro Saison. Das Potential wurde sowohl qualitativ wie quantitativ unterschiedlich eingesetzt. Qualitativ trat einerseits eine Umschaltung auf: Nach anfänglich vegetativem Wachstum folgte Blütenbildung, was als "entweder-oder"-Strategie bezeichnet wurde. Andererseits konnten beide Prozesse parallel ablaufen und wurden "Vollkaskoversicherungs"-Strategie genannt. Quantitative Aussagen lieferten die Aufzeichnungen der Einzelschicksale klonierter Individuen. Die Mutterramets fungierten dabei primär als Trägerinnen des Regenerationspotentials, denn sie überlebten vorwiegend die Klonierungen. Das Regenerationspotential wurde in einem Falle über die Klonierungsgenerationen verteilt auf die einzelnen Individuen, im anderen Falle ist es zu Beginn der Behandlung investiert worden. Im zweiten Falle erfolgte eine Regulation auf Populationsstufe.

Die Grösse des Regenerationspotentials wurde anhand der Maximumklonierungen im Gewächshaus und in der Klimakammer als relativ konstant eingeschätzt. Gesamthaft zeichnet sich ab, dass einem durch ökologische Faktoren dominierten Regenerationsverlauf ein genetisch dominierter Regenerationspotential zugrunde liegt, das jedoch erst gewissen Alters- bzw. Entwicklungsstadien zur Verfügung steht.

Die Kontrolle der Blütenbildung in den Feldversuchen gab Anhaltspunkte für die grössten Teils gute Fitness der Versuchspopulationen in den drei Beobachtungsjahren. Die Einwanderung in die Versuchsflächen hatte nach hohen Anfangsraten sukzessive abgenommen. Wichtige Voraussetzung für eine erfolgreiche Besiedlung war das Vorhandensein geeigneter Schutzstellen. Das Schutzstellenangebot konnte stark optimiert werden durch Abdecken der Flächen mit Geotextilien, die als Diasporenfänger wirkten.

## SUMMARY

Regenerative behaviour after damage in 19 alpine plant species was assessed on the individual and population levels in terms of ramet increase after cloning (Table 1). To describe the course and capacity of regeneration, ten different experiments were carried out in the greenhouse, in controlled growth chambers and on field plots (Table 2).

The following patial aspects of the course of regeneration were observed:

1. Higher ramet increase for guerrilla species than for phalanx plants as a spreading strategy
2. Connected ramets of an individual supported one another, but the quickest possible physiological independency of the single ramets seemed more important.
3. For successful regeneration, the above/belowground biomass ratio was apparently a more important factor than the extent of damage.

4. High nutrient application was not tolerated by the investigated alpine plants, and even damaged them.
5. Differing sizes of initial ramets allowed no conclusions as to their regenerative ability.
6. Belowground parts contributed, to a substantial extent, to the regeneration of an individual.
7. The available soil volume was probably of secondary importance for regenerative behaviour.
8. Low temperatures decreased regenerative growth in general.

Temporal aspects of the course of regeneration refer to the time when ramet production or mortality began and to the duration of these processes. The course of regeneration was broken down into three categories, one showing overcompensation after damage, one with about equal compensation and one with undercompensation. This classification was confirmed by the comparison between greenhouse and field trials. The investigated species could not be grouped by taxonomical criteria in their growth behaviour, they were dependent on the harsh ecological conditions. The cloning time was important because a seasonal dependency was determined with a growth optimum in spring and a minimum in summer. Planting time was also essential and should be as early as possible in the season. An acclimatization period of a sufficient duration before planting turned out to be necessary. Regenerative capacity was evaluated by the number of possible cloning treatments per growing season. The capacity was invested differently, both qualitatively and quantitatively. Qualitatively, on one side, a trade off was observed: After vegetative growth, a flowering phase followed and was named an "either-or" strategy. On the other side, a "full-comprehensive insurance" strategy manifested itself in the parallel occurrence of both processes. Records of the fates of cloned individuals allowed quantitative conclusions. Mother ramets functioned as carriers of regenerative capacity because they predominantly survived the cloning treatments. In one case the regenerative capacity was partitioned over all cloned generations to the single individuals, in the other case, the capacity was invested at the beginning of the treatment. The latter possibility was controlled at the population level. The range of regenerative capacity was estimated from maximum cloning treatments in the greenhouse and in the growth chamber as relatively constant. It is therefore conceivable, that a course of regeneration, dominated by ecological factors, is based upon a genetically dominated regenerative capacity, although available only during certain age-stages. Survival, self seeding and partly regular and intense flowering suggested fit experimental populations. The immigration processes in the field plots confirmed the importance of appropriate safe sites for diaspores as well as for vegetatively originating units. Safe site availability was optimized by covering the plots with geotextiles which functioned as diaspore traps.

## LITERATUR

- ABRAHAMSON W.G., 1980: Demography and vegetative reproduction. In: SOLBRIG O.T. (ed.), Demography and evolution in plant populations. Botanical Monographs 15, 89-106.
- ALBERT W.B., 1927: Studies on the growth of alfalfa and some perennial grasses. J.Am. Soc.Agron. 19, 624-654.
- ANDERSEN D.C., 1987: Below-ground herbivory in natural communities: A review emphasizing fossorial animals. Quart.Rev.Biol. 62, 261-286.
- ASHMUN J. W. and PITELKA L. F., 1985: Population biology of *Clintonia borealis*. J.Ecol. 73, 185-198.
- BAZELY D.R. and JEFFERIES R.L., 1989: Leaf and shoot demography of an arctic stoloniferous grass, *Puccinellia phryganoides*, in response to grazing. J.Ecol. 77, 811-822.
- BAZZAZ F.A., CHIARIELLO N.R., COLEY P.D. and PITELKA L.F., 1987: Allocating resources to reproduction and defense: New assessments of the costs and benefits of allocation patterns in plants relating ecological roles to resource use. BioScience 37, 58-67.
- BELSKY A.J., 1986: Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. Am.Nat. 127, 870-892.
- BELSKY A.J., 1987: The effects of grazing: confounding of ecosystem, community, and organism scales. Am.Nat. 129, 777-783.
- BENZ G., 1974: Negative Rückkoppelung durch Raum- und Nahrungskonkurrenz sowie zyklische Veränderung der Nahrungsgrundlage als Regelprinzip in der Populationsdynamik des Grauen Lärchenwicklers, *Zeiraphera diniana* (Guenée) (Lep., Tortricidae). Z.ang.Ent. 76, 196-228.
- BILLINGS W.D. and MOONEY H.A., 1968: The ecology of arctic and alpine plants. Biol. Rev. 43, 481-529.
- BINNIE R.C. and CLIFFORD P.E., 1980: Effects of some defoliation and decapitation treatments on the productivity of French Beans. Ann.Bot. 46, 811-813.
- BLISS L.C., 1971: Arctic and alpine plant life cycles. Ann.Rev.Ecol.Syst. 2, 405-438.
- BLOOM A.J., CHAPIN F.S. III and MOONEY H.A., 1985: Resource limitation in plants - an economic analogy. Ann.Rev.Ecol.Syst. 16, 363-392.
- BOSTOCK S.J. and BENTON R.A., 1979. The reproductive strategies of five perennial compositae. J.Ecol. 67, 91-107.
- BRISKE D.D. and ANDERSON V.J., 1990: Tiller dispersion in populations of the bunchgrass *Schizachyrium scoparium*: Implications for herbivory tolerance. Oikos 59, 50-56.
- BRITTON C.M., MCPHERSON G.R. and SNEVA F.A., 1990: Effects of burning and clipping on five bunchgrasses in eastern Oregon. Great Basin Naturalist 50(2), 115-120.
- BROWER R., 1983: Functional equilibrium: sense or nonsense? Neth.J.agric.Sci. 31, 335-348.
- BROWN R.W., JOHNSTON R.S. and JOHNSON D.A., 1978: Rehabilitation of alpine tundra disturbances. J.Soil and Water Cons. 33, 154-160.
- CADISCH J., LEUPOLD W., FREI F. und STRECKEISEN A., 1929: Geologische Karte von Mittelbünden 1:25'000, Blatt B, Davos. Beitr.Geol.Karte Schweiz, N.F. 49.
- CANHAM C.D. and MARKS P.L., 1985: The response of woody plants to disturbance: patterns of establishment and growth. In: PICKETT S.T.A. and WHITE P.S. (eds.), The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Acad.Press London, 197-216.
- CARAMIELLO LOMAGNO R., MONTACCHINI F. and PEROSINO G., 1987-88: Sprouting and "in vitro" culture of *Polygonum viviparum* bulbils. Allionia (Torino, Italia) 28, 73-84.
- CARGILL S.M. and JEFFERIES R.L., 1984: The effects of grazing by lesser snow geese on the vegetation of a sub-arctic salt marsh. J.Appl.Ecol. 21, 669-686.
- CARLSSON B.A. and CALLAGHAN T.V., 1990: Programmed tiller differentiation, intraclonal density regulation and nutrient dynamics in *Carex bigelowii*. Oikos 58, 219-230.

- CHAPIN F.S., 1980: The mineral nutrition of wild plants. *Ann.Rev.Ecol.Syst.* 11, 233-260.
- CHAPIN F.S III and SHAVER G.R., 1985: Individualistic growth response of tundra plant species to environmental manipulations in the field. *Ecology* 66(2), 564-576.
- CHAPIN F.S., BLOOM A.J., FIELD C.B. and WARING R.H., 1987: Plant responses to multiple environmental factors. *BioScience* 37, 49-57.
- CONNELL J.H., 1978: Diversity in tropical rain forests and Coral Reefs. *Science* 199, 1302-1310.
- CONSTABLE G.A. and RAWSON H.M., 1980: Effect of leaf position, expansion and age on photosynthesis, transpiration and water use efficiency of Cotton. *Austral.J.Plant Physiol.* 7, 89-100.
- COTTAM D.A., WHITTAKER J.B. and MALLOCH A.J.C., 1986: The effects of chrysomelid beetle grazing and plant competition on the growth of *Rumex obtusifolius*. *Oecologia* 70, 452-456.
- CRAWLEY M.J., 1983: Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions. Blackwell Sci. Publ., Oxford. 437 S.
- CRAWLEY M.J., 1987: Benevolent herbivores? *Trends in ecology and evolution* 2, 167-168.
- DE KROON H., WHIGHAM D.F. and WATSON M.A., 1991: Developmental ecology of mayapple: effects of rhizome severing, fertilization and timing of shoot senescence. *Funct. Ecol.* 5, 360-368.
- DEREGIBUS V.A. and TRLICA M.J., 1990: Influence of defoliation upon tiller structure and demography in two warm-season grasses. *Acta Oecol.* 11(5), 693-699.
- DETILING J.K., WINN D.T., PROCTER-GREGG C. and PAINTER E.L., 1980: Effects of simulated grazing by below-ground herbivores on growth, CO<sub>2</sub> exchange, and carbon allocation patterns of *Bouteloua gracilis*. *J.Appl.Ecol.* 17, 771-778.
- DIRZO R., 1985: The role of grazing animal. In: WHITE J. (ed.), *Studies on plant demography*. Festschrift for J.L. Harper. 343-355.
- ELLISON L., 1960: Influence of grazing on plant succession of rangelands. *Bot.Rev.* 26, 1-78.
- ERIKSSON O., 1988: Patterns of ramet survivorship in clonal fragments of the stoloniferous plant *Potentilla anserina*. *Ecology* 69(3), 736-740.
- FOSSATI A., 1980: Keimverhalten und frühe Entwicklungsphasen einiger Alpenpflanzen. Veröff.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich 73. 180 S.
- FRANKLIN I.R., 1980: Evolutionary change in small populations. In: SOULÉ M.S. and WILCOX B.A. (eds.), *Conservation biology: An evolutionary-ecological perspective*. Sinauer Ass. Inc., Sunderland, Massachusetts. 135-143.
- FREEMAN D.C., KLIKOFF L.G. and HARPER K.T., 1976: Differential resource utilization by the sexes of dioecious plants. *Science* 193, 597-599.
- GALEN C., 1990: Limits to the distributions of alpine tundra plants: herbivores and the alpine skypilot, *Polemonium viscosum*. *Oikos* 59, 355-358.
- GANGE A.C. and BROWN V.K., 1989: Insect herbivory affects size variability in plant populations. *Oikos* 56, 351-356.
- GASSER M. 1986: Genetic-ecological investigations in *Biscutella levigata* L. Veröff.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich 85. 87 S.
- GASSER M., 1989: Bedeutung der vegetativen Phase bei alpinen Pflanzen für die biologische Erosionsbekämpfung in der alpinen Stufe. Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich 55, 151-176.
- GIGON A., 1971: Vergleich alpiner Rasen auf Silikat- und auf Karbonatböden. Veröff.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich 48. 160 S.
- GOTTLIEB L.D., 1977: Genotypic similarity of large and small individuals in a natural population of the annual plant *Stephanomeria exigua* ssp. *coronaria* (*Compositae*). *J.Ecol.* 65, 127-134.

- GRIME J.P., 1977: Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am.Nat.* 111, 1169-1174.
- GRIME J.P., 1979: Plant strategies and vegetation processes. Wiley and Sons, Chichester.
- GRUBB P.J., 1977: The maintenance of species richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. *Biol.Rev.* 52, 107-145.
- HALLÉ F., OLDEMAN R.A.A. and TOMLINSON P.B., 1978: Tropical trees and forests. Springer, Berlin.
- HARPER J.L., 1977: Population biology of plants. Acad.Press London. 892 S.
- HARPER J.L. and OGDEN J., 1970: The reproductive strategy of higher plants. I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. *J.Ecol.* 58, 681-698.
- HARPER J.L. and WHITE J., 1974: The demography of plants. *Ann.Rev.Ecol.Syst.* 5, 419 - 463.
- HARRIS P., 1973: Insects in the population dynamics of plants. *Symp.Royal.Entomol.Soc.London* 6, 201-209.
- HARRIS D. and DAVY A.J., 1986: Regenerative potential of *Elymus farctus* from rhizome fragments and seed. *J.Ecol.* 74, 1057-1067.
- HARTMANN H., 1957: Studien über die vegetative Fortpflanzung in den Hochalpen. *Jb.Naturf.Ges.Graubündens.* 168 S.
- HARTMANN H., 1959: Vegetative Fortpflanzungsmöglichkeiten und deren Bedeutung bei hochalpinen Blütenpflanzen. *Die Alpen* 55, 173-184.
- HARTNETT D.C. and BAZZAZ F.A., 1985: The integration of neighbourhood effects by clonal genets in *Solidago canadensis*. *J.Ecol.* 73, 415-427.
- HASLER A., 1988: Biologische Erosionsbekämpfung oberhalb der Waldgrenze: Verwendung einiger alpiner Arten für die Bepflanzung gefährdeter Stellen. Diplomarbeit. Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich. 79 S. (Polykopie).
- HEICHEL G.H. and TURNER N.C., 1983: CO<sub>2</sub> assimilation of primary and regrowth foliage of red maple (*Acer rubrum* L.) and red oak (*Quercus rubra* L.): Response to defoliation. *Oecologia* (Berlin) 57, 14-19.
- HESS H., LANDOLT E. und HIRZEL R., 1967-1972: Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. Birkhäuser, Basel. 3 Bde. 2690 S.
- HUNT R., 1984: Relative growth rates of cohorts of ramets cloned from a single genet. *J.Ecol.* 72, 299-303.
- JANION S.M., 1989: Changes in interindividual relations as a form of population adaption to environmental stimuli. *Ekol.pol.* 37, 179-184.
- JERLING L., 1988: Clone dynamics and vegetation pattern of *Glaux maritima* on a Baltic sea shore meadow. *Vegetatio* 74, 171-185.
- JÓNSDÓTTIR J.S. and CALLAGHAN T.V., 1988: Interrelationships between different generations of interconnected tillers of *Carex bigelowii*. *Oikos* 52, 120-128.
- JÓNSDÓTTIR J.S. and CALLAGHAN T.V., 1989: Localized defoliation stress and the movement of <sup>14</sup>C-photoassimilates between tillers of *Carex bigelowii*. *Oikos* 54, 211-219.
- KAYS S. and HARPER J.L., 1974: The regulation of plant and tiller density in a grass sward. *J.Ecol.* 50, 171-179.
- KLÖTZLI F., 1991: Möglichkeiten und erste Ergebnisse mitteleuropäischer Renaturierungen. *Garten und Landschaft* 2, 1-20.
- KOBAYASHI S., 1975: Growth analysis of plant as an assemblage of internodal segments - a case of sunflower plants in pure stands. *Jap.J.Ecol.* 25, 61-70.
- KÖRNER CH., 1984: Auswirkungen von Mineraldünger auf alpine Zergsträucher. *Verh. Ges.Ökol.* 12, 123-136.
- KÖRNER CH. and LARCHER W., 1988: Plant life in cold climates. In: LONG S.F. and WOODWARD F.I. (eds.), *Plants and temperature*. *Symp.Soc.Exp.Biol.* 42, 25-57.
- KOTANEN P. and JEFFERIES R.L., 1987: The leaf and shoot demography of grazed and ungrazed plants of *Carex subspathacea*. *J.Ecol.* 75, 961-975.