

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

Herausgeber: Geobotanisches Institut, Stiftung Rübél (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

Kapitel: 3: Resultate

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: 24.10.2025

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

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 bellidioides*.

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													
<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	77	80	79	79	78	78	
		R	97	92	90	90	86	85	89	98	106	110	119	125	139	
	60	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		
	77	R	108	115	118	125	132	153	157	178	188	193	192	190		
		2.7.88	8	15	22	26	32	39	47							
	85	M	99	87	79	79	74	66	69							
		R	103	100	97	95	97	99	100							
	50	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									
	M	88	84	80	78	78	78									
	R	108	126	146	152	140	176									
<i>Achillea moschata</i>	120	17.7.88	7	11	17	24	32	39								
		M	98	98	88	73	68	61								
		R	123	118	123	116	115	105								
<i>Agrostis alpina</i>	105	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	97	98	93	91	
		R	101	101	106	108	108	108	113	115	117	120	122	118	116	
	120	2.7.88	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				
<i>Arabis alpina</i>	151	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	
	130	4.5.87	4	8	11	14	18	21	25	28	32	36	39	43	50	53
		M	100	98	96	97	95	94	90	90	89	87	86	85	86	85
		R	100	99	97	98	98	97	127	182	201	235	229	255	274	262
	90	17.7.88	7	11	17	24	32	39								
		M	89	87	67	42	21	12								
		R	93	88	68	43	21	12								
	<i>Campanula cochleariifolia</i>	95	20.10.86	7	10	14	18	21	24	28	31	35	38	42	45	49
			M	99	98	97	97	91	91	91	91	89	89	89	87	86
			R	152	151	153	153	157	157	157	158	179	179	188	191	214
119		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
		R	111	110	109	111	114	120	126	133	148	155	158	171	174	176
100		16.7.88	8	12	18	25	33	40								
		M	66	58	49	37	30	29								
		R	71	62	50	37	31	31								
60		6.7.89	8	15	23	29	35	41								
		M	93	78	70	65	65	65								
		R	97	85	90	93	88	100								
50		6.4.90	11	18	25	32	38									
		M	100	100	96	98	98									
		R	108	122	134	232	256									
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	
		R	99	10	101	101	98	99	99	100	102	103	100	99	99	
	60	2.7.88	8	15	22	26	32	39	47	54						
		M	100	97	70	67	50	48	43	40						
		R	103	100	77	70	60	58	55	52						
<i>Carex sempervirens</i> Si	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															
	50		M	98	92	92	84	70										
			R	102	100	100	94	90										
<i>Myosotis alpestris</i> Si	33	21.10.86	M	6	9	13	17	20	23	27	30	34	37	41	44	48		
			R	82	82	82	82	88	88	88	91	91	88	88	85	88		
				82	82	82	82	88	94	97	103	103	94	94	91	94		
	45	4.5.87	M	4	8	11	14	18	21	25	28	32	36	39	43	50	53	
			R	100	96	93	91	91	91	96	96	96	96	93	93	93	93	
	61	3.7.88	M	7	14	21	25	31	38	46	53							
R			100	97	90	90	89	87	85	79								
<i>Ranunculus montanus</i>	135	2.7.88	M	8	15	22	26	32	39	47	54							
			R	100	98	97	98	95	95	95	94							
				100	98	101	99	99	96	98	97							
<i>Ranunculus grenierianus</i>	91	3.7.88	M	7	14	21	25	31	38	46	53							
			R	90	88	91	90	89	87	85	82							
				90	90	95	91	93	89	88	85							
<i>Senecio carniolicus</i>	180	14.10.86	M	13	16	20	24	27	30	34	37	41	44	48	51	55		
			R	99	98	96	96	96	94	94	94	94	94	94	94	94		
				102	102	66	63	103	101	103	106	111	111	116	118	130		
	124	4.5.87	M	4	8	11	14	18	21	25	28	32	36	39	43	50	53	
			R	100	98	96	94	91	90	86	86	81	79	77	73	70	65	
	116	2.7.88	M	8	15	22	26	32	39	47	54							
			R	100	99	98	99	98	98	94	103	101	103	102	96	93	82	
	155	26.5.89	M	8	15	22	26	32	39	47	54							
			R	103	91	85	78	78	76	73	68							
				10	16	27	34											
<i>Veronica bellidioides</i>	24	23.10.86	M	100	100	99	99											
			R	101	106	110	131											
				4	7	11	15	18	21	25	28	32	35	39	42	46		
Total n	4814		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		
			Total Ramets bei Versuchsende: 6025															

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 cochlearifolia* auf. Erwartungsgemäss fielen Differenzen in der

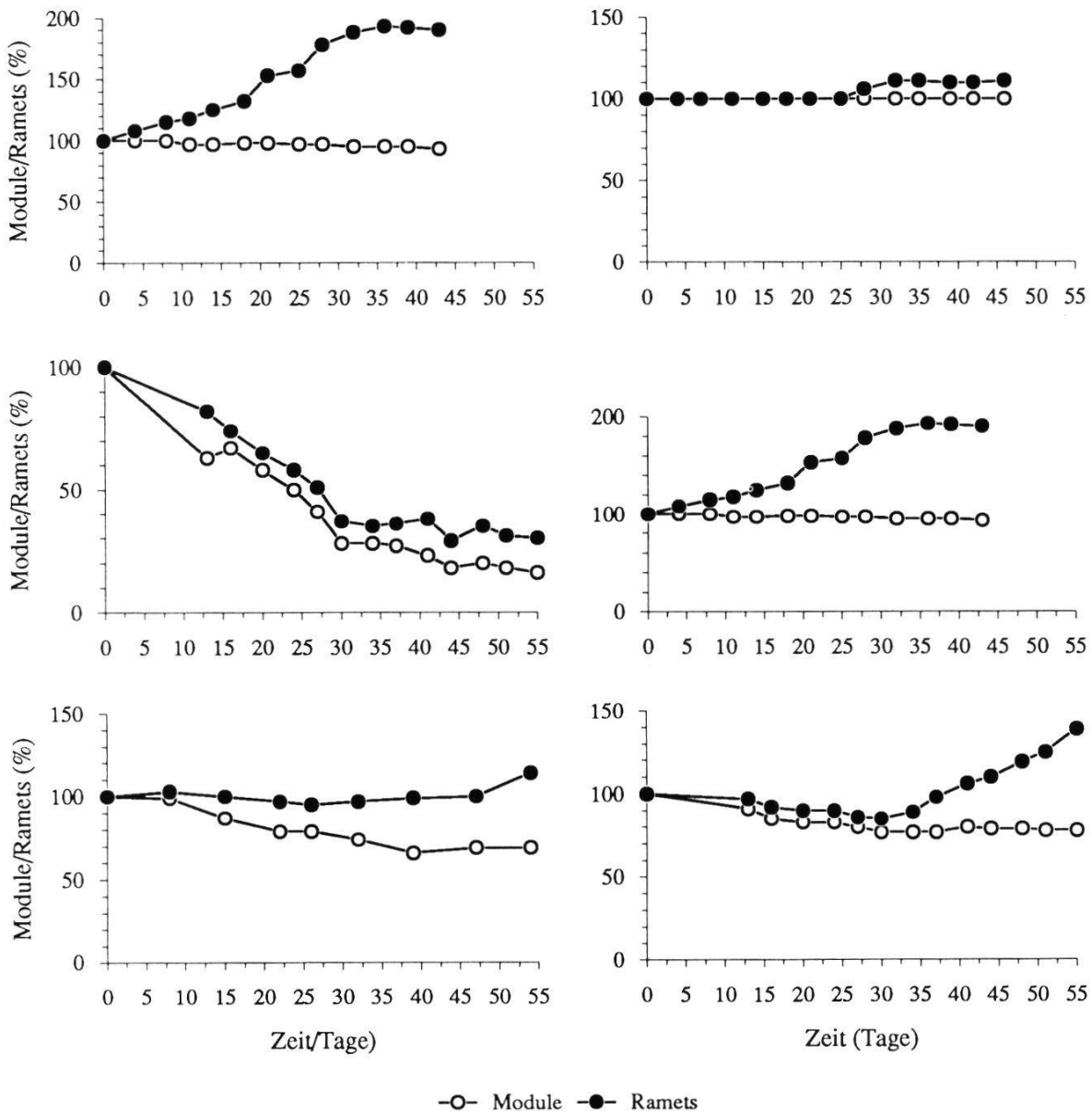


Fig. 8. Rametverhalten nach der Einzelrametklonierung. Oben links: *Achillea atrata*, Rametzunahme nach der Klonierung; oben rechts: *Hieracium alpinum*, konstante Rametzahl nach der Klonierung; Mitte links: *Linaria alpina* von Silikat, Rametabnahme nach der Klonierung. Jahreszeitliche Abhängigkeit 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 verzerren, 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 Tochtterramets 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 (%)		Durchsch.(%)		Maximum	Wf
		Mod	Ram	Mod	Ram		
<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 Rootainerabgrenzungen 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. Tochterrämeten 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 Mutterrämeten 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 besaßen 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 Modulmortalität. 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 Roottrainer-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 Modulmortalität (durchschnittlich 10%, im Frühling 4%). Starkes laterales Wachstum über die Roottrainerabgrenzungen hinaus war keine Ausnahme. Ein Viertel der Module entwickelte Blüten. Die Pflanzen etiolierten und ihre Tochtarramets wuchsen wie bei *Arabis 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 Tochtarramets 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 niederem 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 Modulmortalität. 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 Mutteramet 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 bellidioides* 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									
<i>Achillea moschata</i>	105	28.4.89		10	13	21	29	34	44	55	62	72
			M	100	99	95	91	89	85	78	80	80
		R	101	101	96	95	94	92	89	95	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	94
	R	101	99	100	104	110	115	113	119	133		
	50	6.4.90		11	18	25	32	38				
			M	100	100	94	94	96				
	R	102	106	112	126	122						
<i>Chrysanthemum alpinum</i>	50	27.5.89		5	15	26	33	43				
			M	100	100	88	82	82				
	R	108	126	148	142	160						
	50	6.4.90		11	18	25	32	38				
			M	100	100	100	100	100				
	R	128	146	152	182	202						
<i>Helictotrichon versicolor</i> Si	50	30.5.89		2	12	23	30	40				
			M	100	84	46	24	22				
		R	100	84	46	24	24					
<i>Myosotis alpestris</i> Ca	50	30.5.89		2	12	23	30	40				
			M	98	98	96	86	84				
	R	98	104	114	116	148						
	50	6.4.90		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									

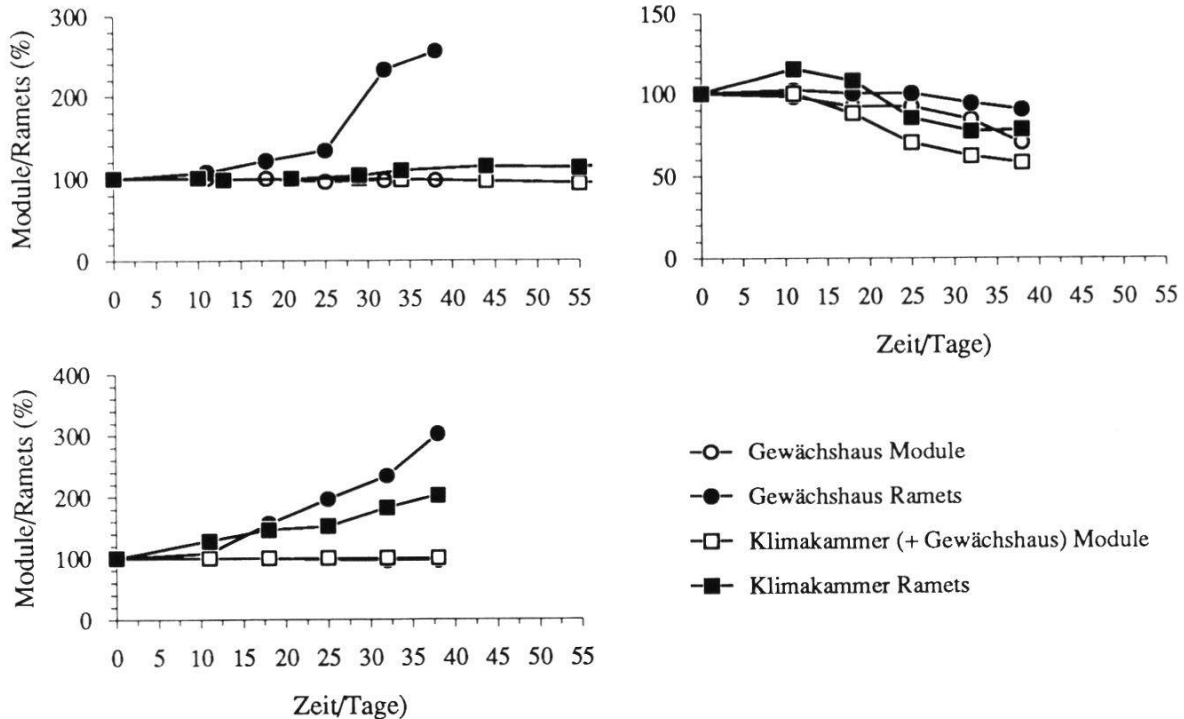


Fig. 9. Vergleich des Rametwachstums im Gewächshaus und in der Klimakammer. *Comparison of the ramet growth in the greenhouse and in the growth chamber.* Oben links - *above left: Campanula cochleariifolia*; oben rechts - *above right: Myosotis alpestris* von Karbonat (*from carbonate*); unten - *below: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

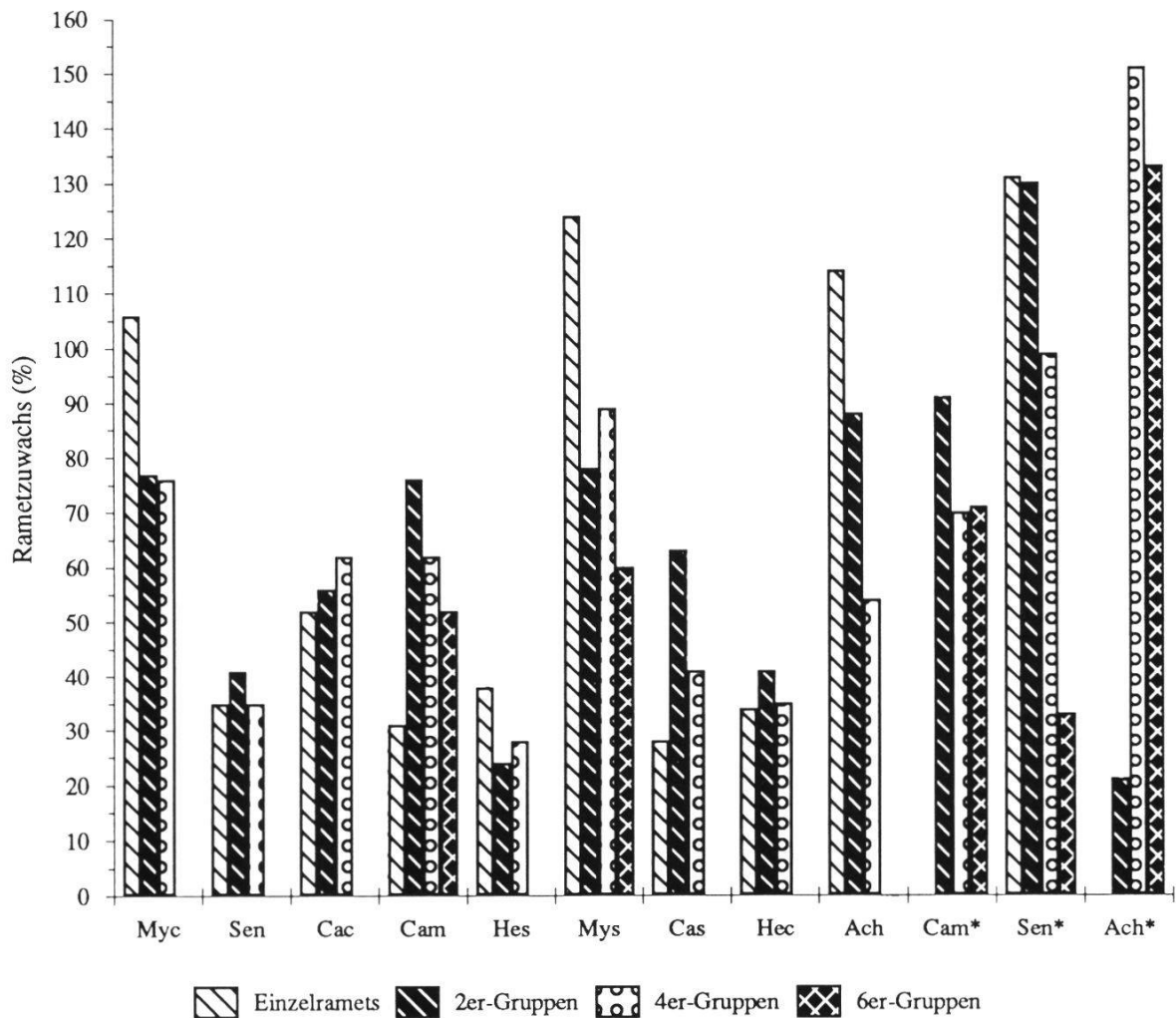


Fig. 10. Multirametklonierungen: Anzahl Ramets in % der Ausgangsramets nach sechswöchiger Versuchsdauer.

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 cochleariifolia*, 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-

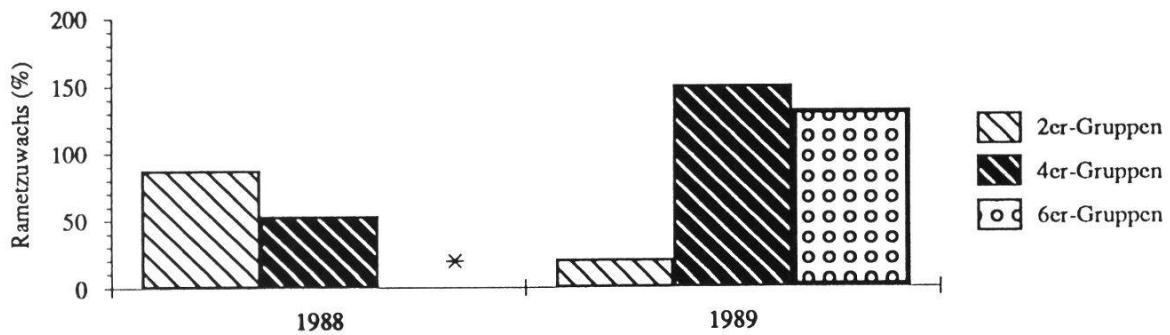


Fig. 11. *Achillea atrata*: Vergleich der Multirametklonierungen 1988 und 1989 nach sechswöchiger Versuchsdauer.

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

* = abgestorben - dead

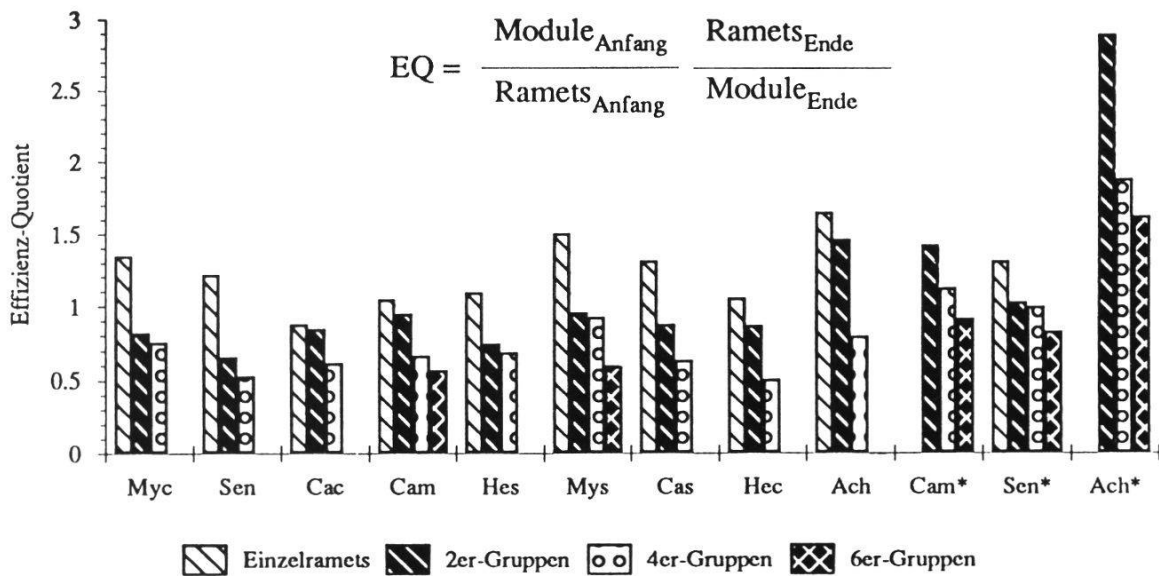


Fig. 12. Effizienzquotienten bei den Multirametklonierungen.

Efficiency ratios in the multi ramet cloning treatments.

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

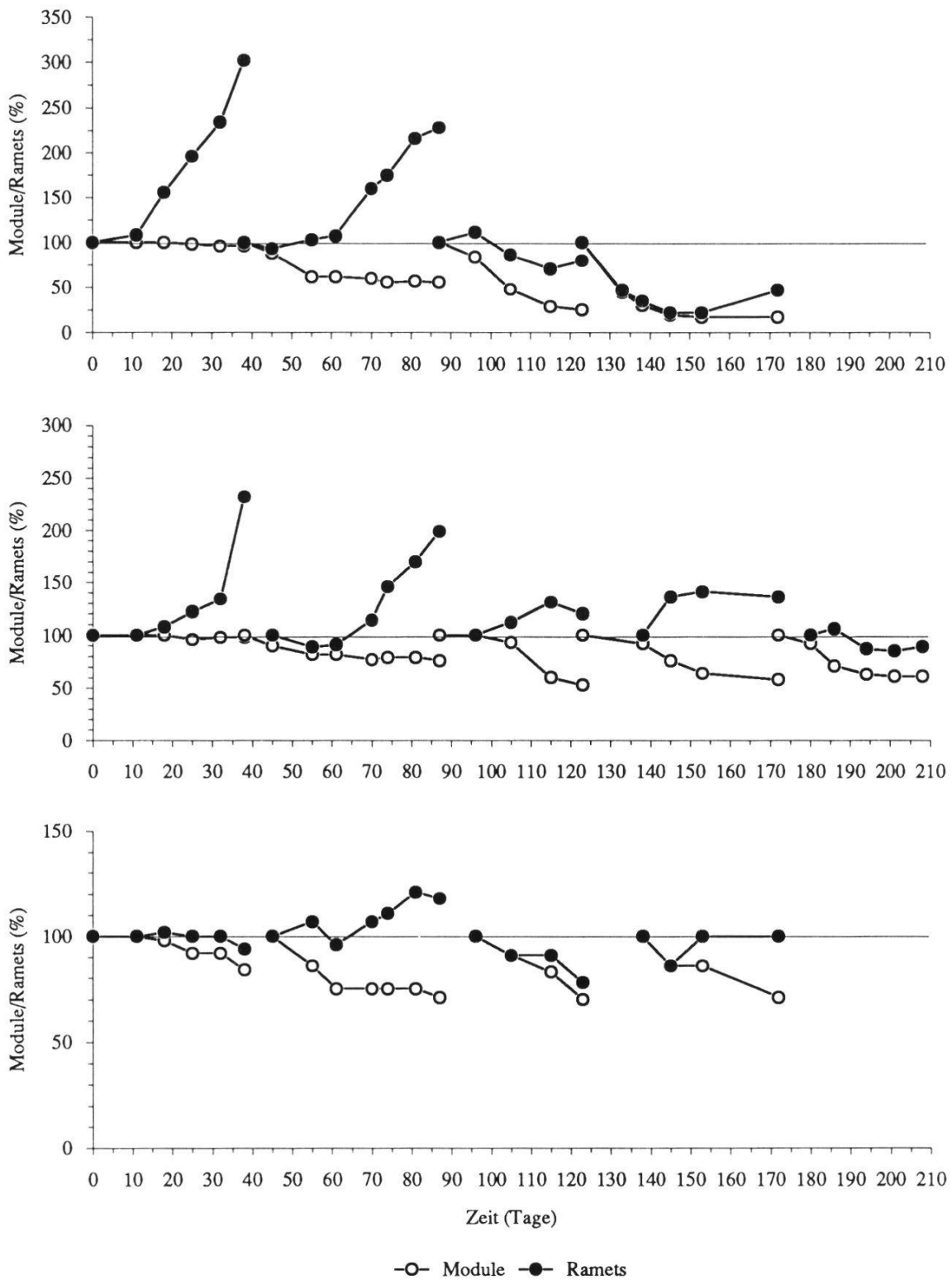


Fig. 13. Regeneration nach Maximum-Klonierungen an *Chrysanthemum alpinum* (oben), *Campanula cochleariifolia* (Mitte) und *Myosotis alpestris* von Karbonat (unten). Versuchsbeginn 6.4.90. Zu beachten ist der unterschiedliche Ordinatenmassstab. *Regeneration after maximum cloning treatment of Chrysanthemum 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 Rametänderung pro Klonierungsschritt - ramet change in % per cloning generation, Gesamt = prozentualer Rametbestand 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</i> Ca	
	Einzel	Gesamt	Einzel	Gesamt	Einzel	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

6.4.	17.4.	24.4.	1.5.	8.5.	14.5.	14.5.	21.5.	31.5.	6.6.	15.6.	19.6.	26.6.	2.7.	2.7.	11.7.	20.7.	30.7.	7.8.	7.8.	17.8.	22.8.	29.8.	6.9.	25.9.
1	1	1	1	1	3	1	2	2	2	3	4	8	11	1	1	1	1	4	1	1	1	1	1	1
1	1	1	3	3	3	1	1	1	1	4	4	5	4	1	1	3	2	2	1	1	1	1	2	8
						1	1	1	1	1	3	4	4	1	2	3	2	2						
														1	1	1	1	2						
1	2	3	3	4	5	2	2	4	4	5	5	10	10	1	1	2	5	5	1	1	1	1	1	1
						1	1	1	1	4	4	5	4	1	4	4	4	4	1	1	1	1	1	1
1	1	2	2	4	8	2	2	2	3	8	11	12	12	1	1	1	1	2						
						4	1	2	2	2	2	2	2											
						1	1	1	1	3	3	5	8	1	1	1	1	1						
						1	1	1	1	4	4	4	4											

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.

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* gediehen 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 liessen 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 Mutterramets unterschiedlich. Bei *Chrysanthemum alpinum* überlebte kein Mutterramet die dritte Klonierung. *Campanula cochleariifolia* konnte drei der fünf Mutterramets bis nach der fünften Klonierung halten, eines bis nach der dritten, das andere bis nach der vierten Klonierung. Zwei von drei Mutterramets 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.

Einzel = 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	
	Einzel	Gesamt	Einzel	Gesamt	Einzel	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

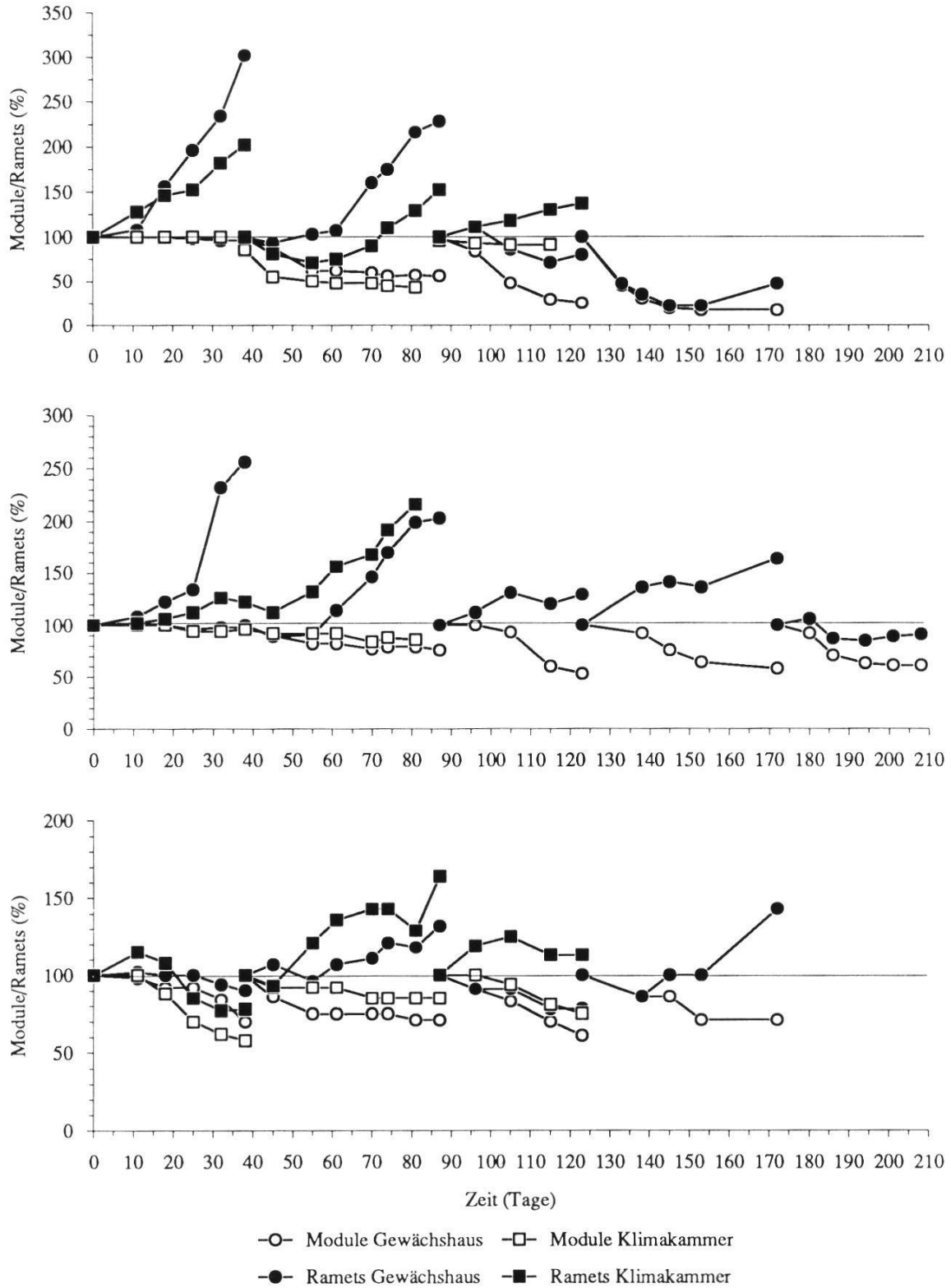


Fig. 16. Regeneration nach Maximum-Klonierungen an *Chrysanthemum alpinum* (oben), *Campanula cochleariifolia* (Mitte) und *Myosotis alpestris* von Karbonat (unten) im Gewächshaus und in der Klimakammer. Versuchsbeginn 6.4.90. Zu beachten ist der unterschiedliche Ordinatenmassstab.

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-/Rametbestand bei Versuchsende in Prozenten der Anfangsmodule/-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.			
	Mütter		Töchter		Mütter		Töchter		Mütter		Töchter	
	%M	%R	%M	%R	%M	%R	%M	%R	%M	%R	%M	%R
<i>Campanula cochleariifolia</i> 89					100	516	97	106	100	335	100	107
<i>Campanula cochleariifolia</i> 90	95	400	71	90								
<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 ausgeprägteres 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 ²	30	100	78	176	38	56
<i>Anthyllis alpestris</i>	Fr	100g/m ²	3	3	87	153	3	1
<i>Campanula cochleariifolia</i>	So	50g/m ²	20	63	65	100	30	63
<i>Chrysanthemum alpinum</i>	So	50g/m ²	83	628	82	468	101	134
<i>Helictotrichon versicolor</i> Si	Fr	100g/m ²	12	18	43	71	27	25
<i>Myosotis alpestris</i> Ca	Fr	100g/m ²	26	44	89	206	29	21
<i>Myosotis alpestris</i> Ca	So	50g/m ²	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 abstarben (Tab. 12). Gedüngte und überlebende Module konnten jedoch bei 50 g Dünger pro m² einen grösseren Rametzuwachs verzeichnen. Unter doppelter Düngergabe (100g/m²) ereigneten sich immense Verluste, die Pflanzen verbrannten.

3.1.8. Verfügbarer Wurzelraum und regeneratives Verhalten

Die Querschnitte der Roottrainerkammern 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).

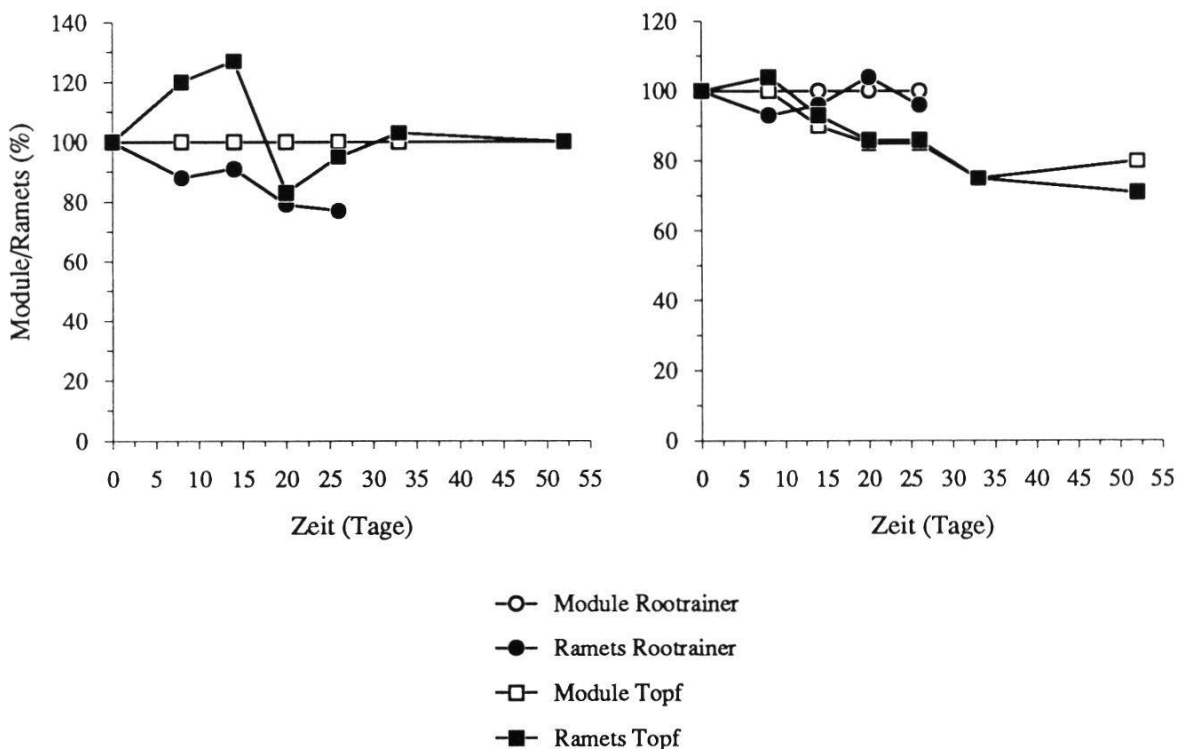


Fig. 17. Einfluss des verfügbaren Wurzelraumes auf die Rametentwicklung bei *Myosotis alpestris* von Karbonat (links) und *Senecio carniolicus* (rechts). Versuchsdauer 21.7.-11.9.89.

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-*

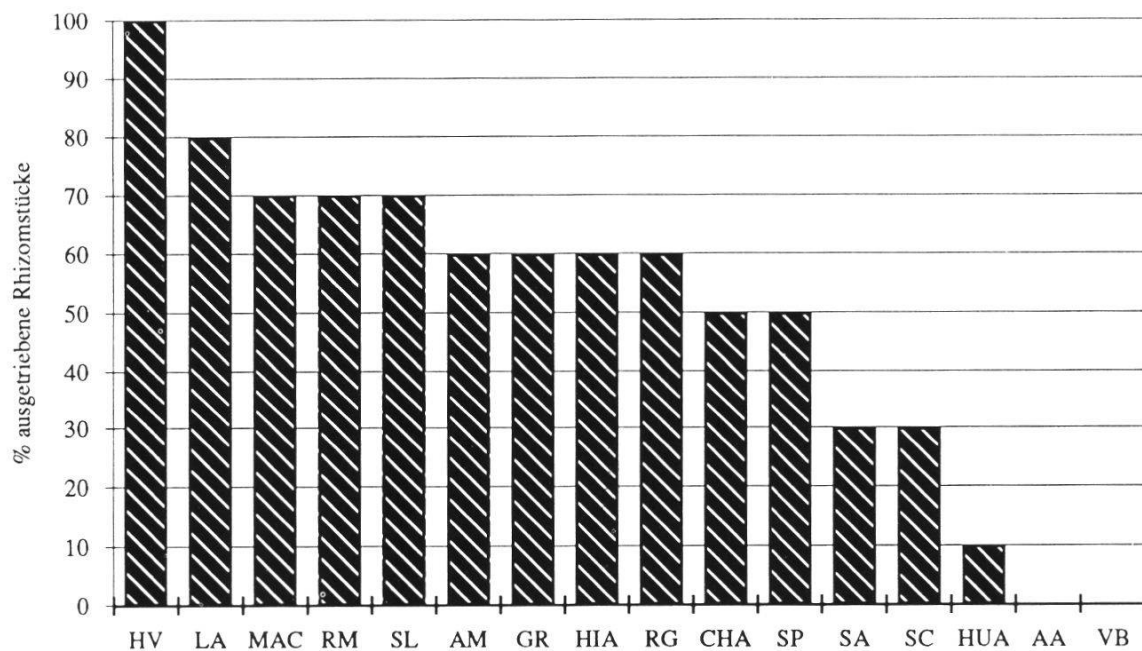


Fig. 18. Austreibungsvermögen von eingegrabenen Wurzelstücken (1 cm).

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 reptans*, HIA = *Hieracium alpinum*, RG = *Ranunculus grenierianus*, CHA = *Chrysanthemum alpinum*, SP = *Sibbaldia procumbens*, SA = *Saxifraga aizoides*, SC = *Senecio carniolicus*, HUA = *Hutchinsia alpina*, AA = *Anthyllis alpestris*, VB = *Veronica bellidoides*.

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 allorhizen 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

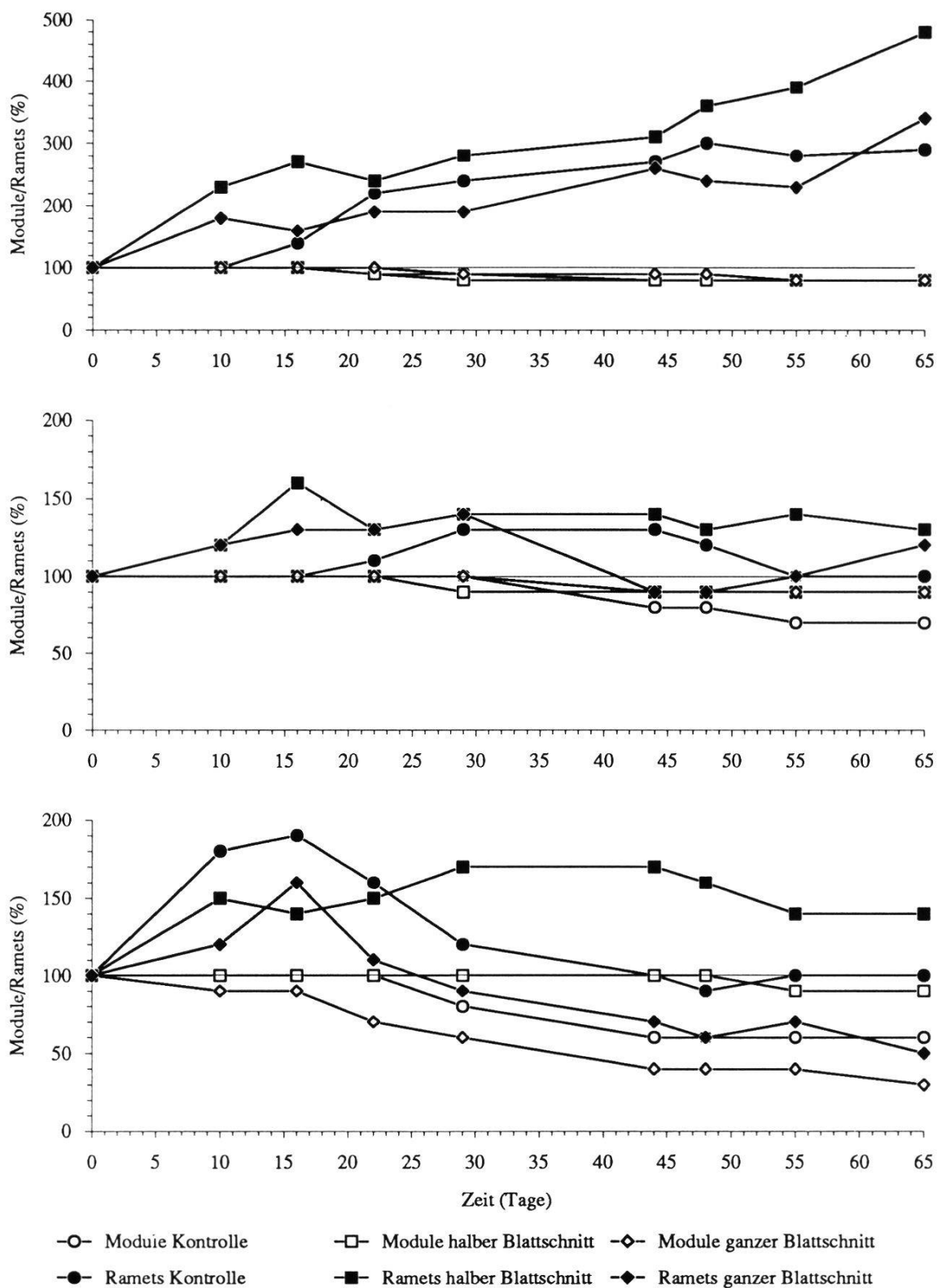


Fig. 19. Blattschnitt-Versuch an klonierten Modulen von *Chrysanthemum alpinum* (oben), *Myosotis alpestris* von Karbonat (Mitte) und *Senecio carniolicus* (unten). Versuchsbeginn am 25.7.89.

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

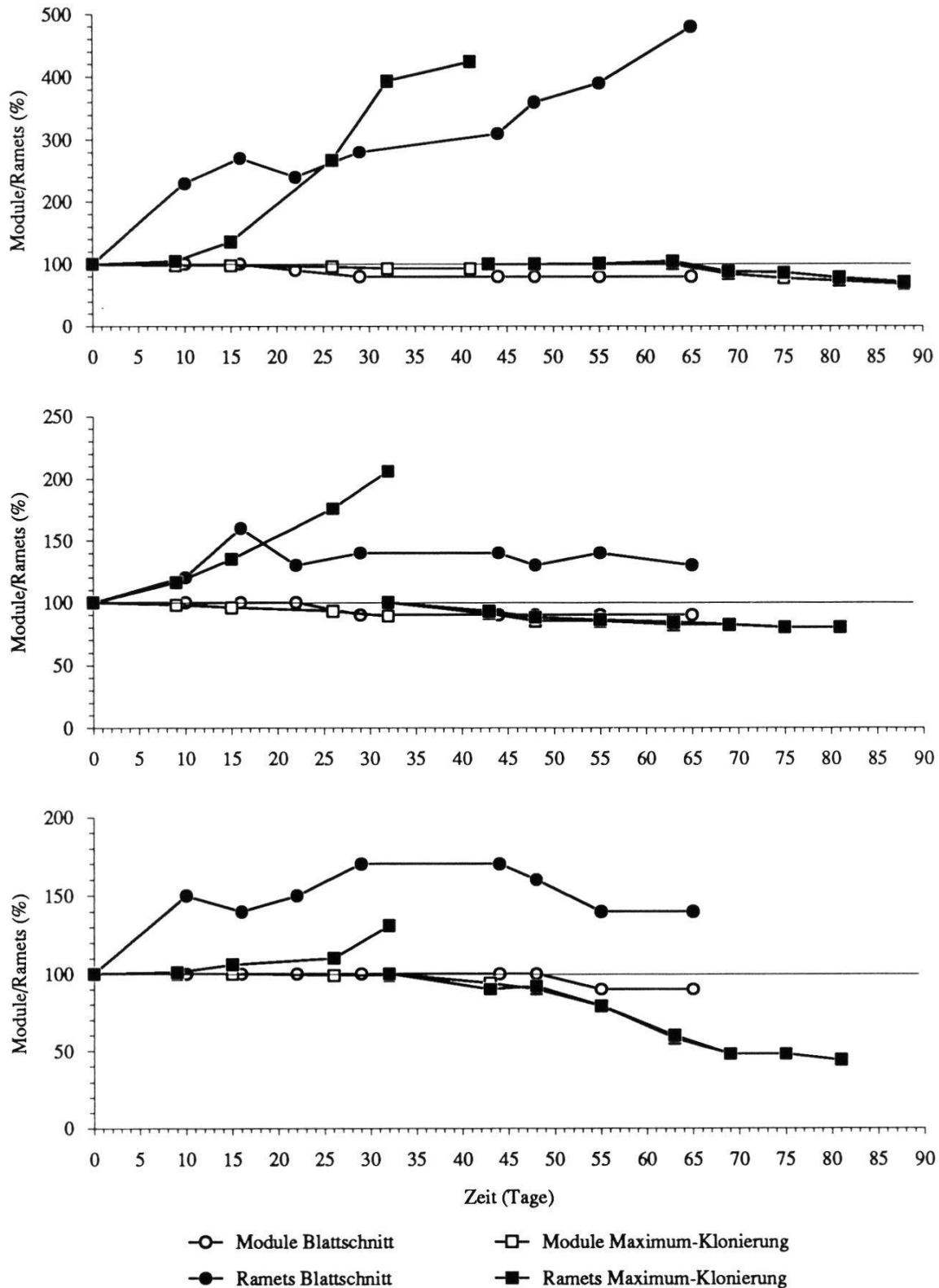


Fig. 20. Vergleich von Maximum-Klonierung und Blatsschnitt-Versuch an klonierten Modulen von *Chrysanthemum alpinum* (oben), *Myosotis alpestris* von Karbonat (Mitte) und *Senecio carniolicus* (unten). Versuchsbeginn am 25.7.1989.
Comparison of maximum cloning and defoliation treatment of cloned modules 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

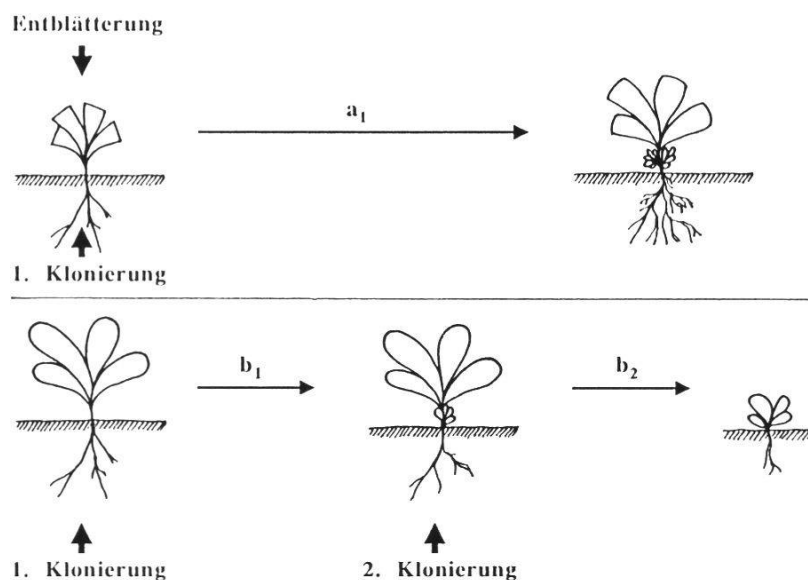


Fig. 21. Schematische Darstellung der beiden verglichenen Experimente. Oben: Blattschnittversuch, unten: Maximumklonierung.

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 cochleariifolia*, *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	88		89		90		90	
	M	M	R	M	R	M	R	M%	R%
Karbonat 1987									
<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
Karbonat 1988									
<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
Silikat 1987									
<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
Silikat 1988									
<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 vermehren. Das Blühverhalten (s. Kap. 4.2.1.2.) und die Bewurzelung der Pflanzen (s. Kap. 4.2.1.3.) werden separat besprochen.

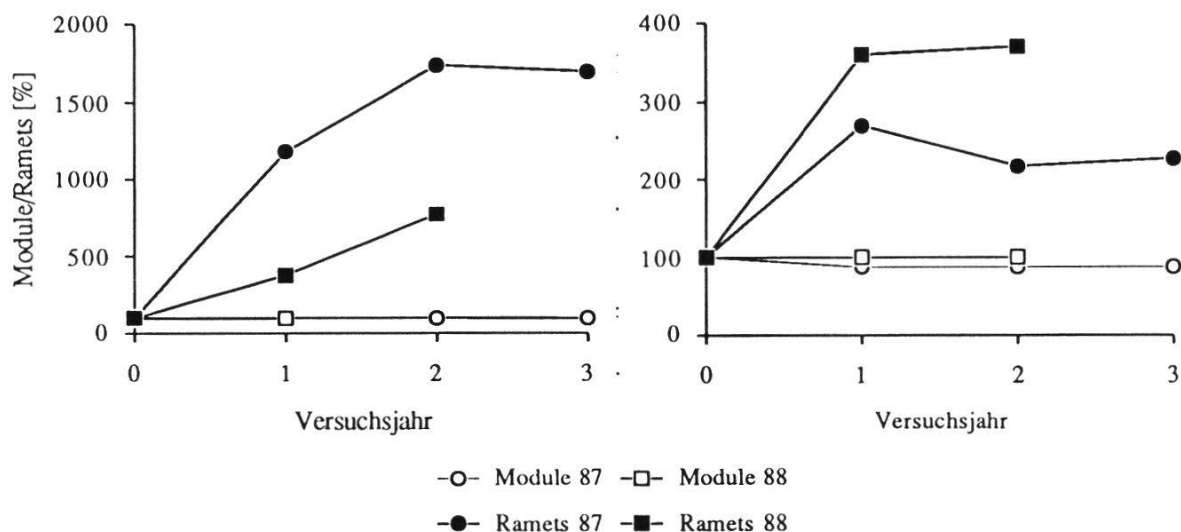


Fig. 22. Rametproduktion von *Agrostis alpina* (links) und *Myosotis alpestris* von Silikat (rechts) der Gruppe a: Pflanzen mit deutlichem Rametzuwachs nach der Pflanzung.
Ramet production of Agrostis alpina (left) and Myosotis alpestris from silicate (right) of group a: individuals with distinct ramet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

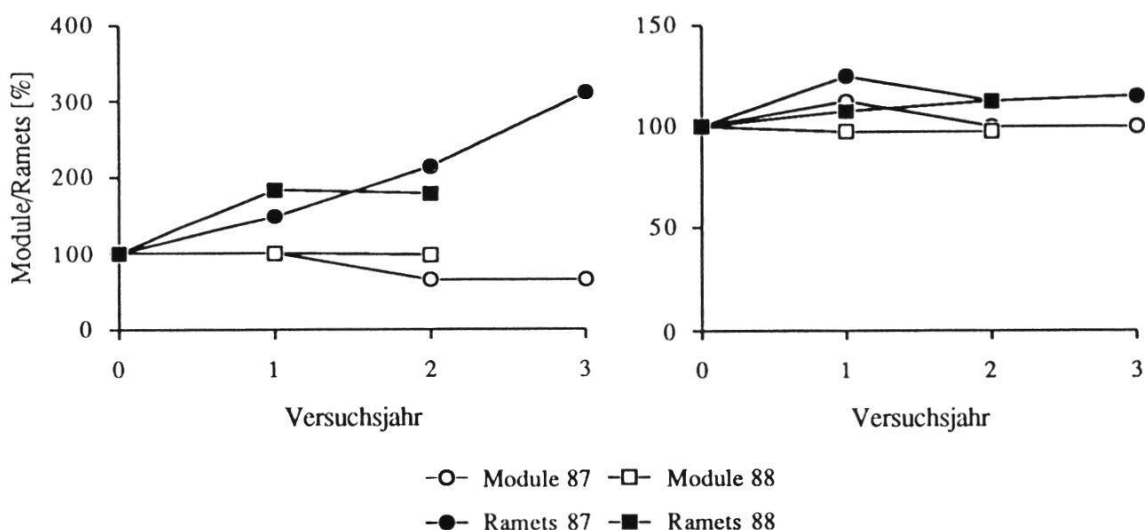


Fig. 23. Rametverhalten von *Carex sempervirens* (links) von Karbonat und *Hieracium alpinum* (rechts) der Gruppe b: Pflanzen mit geringem Rametzuwachs oder konstanter Rametzahl nach der Pflanzung.
Ramet behaviour of Carex sempervirens (left) from carbonate and Hieracium alpinum (right) of group b: individuals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

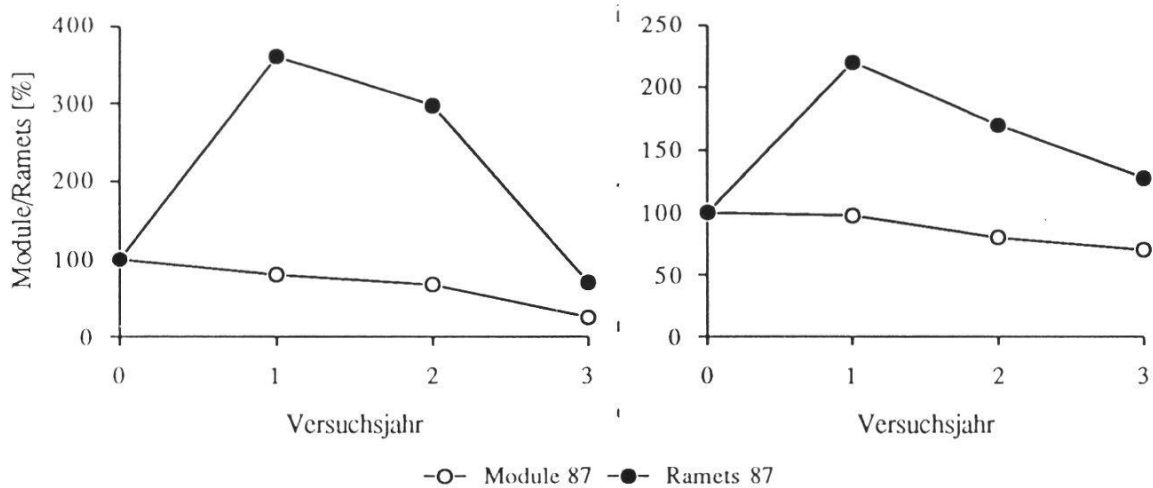


Fig. 24. Rametverhalten von *Arabis alpina* (links) und *Erigeron uniflorus* von Silikat (rechts) der Gruppe c: Pflanzen mit Rametabnahme nach der Pflanzung.
Ramet behaviour of Arabis alpina (left) and Erigeron uniflorus from silicate (right) of group c: individuals with ramet decrease after planting.

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	89		90		89		90		Arten 1988	89		90	
<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).

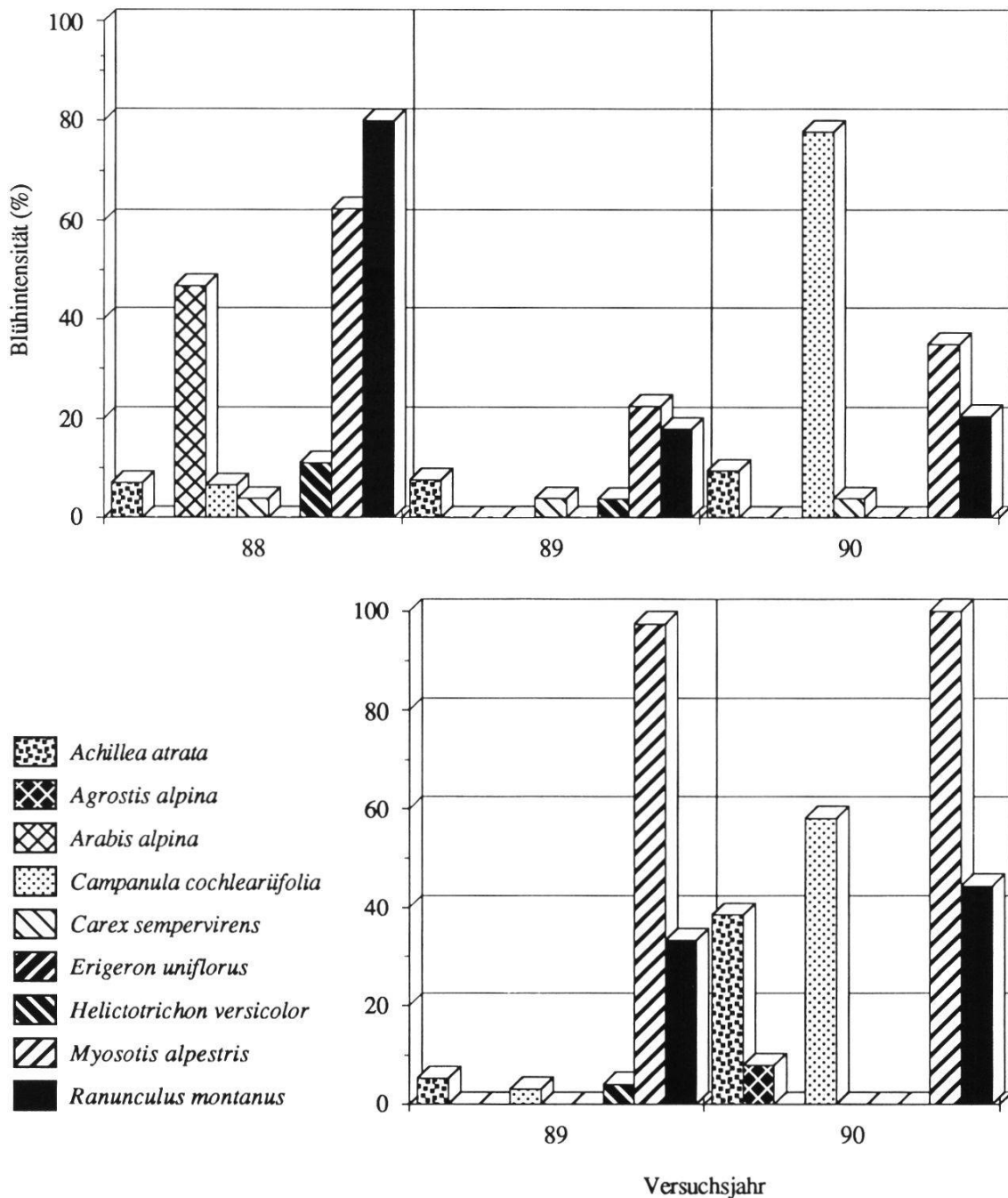


Fig. 25. Blühintensität der beiden Karbonat-Serien 87 (oben) und 88 (unten), dargestellt als Prozentwerte blühender Module pro Gesamtzahl Module.
Flowering intensity of the two carbonate series 87 (above) and 88 (below), presented in % of modules per total number of modules.

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*, *Ra-*

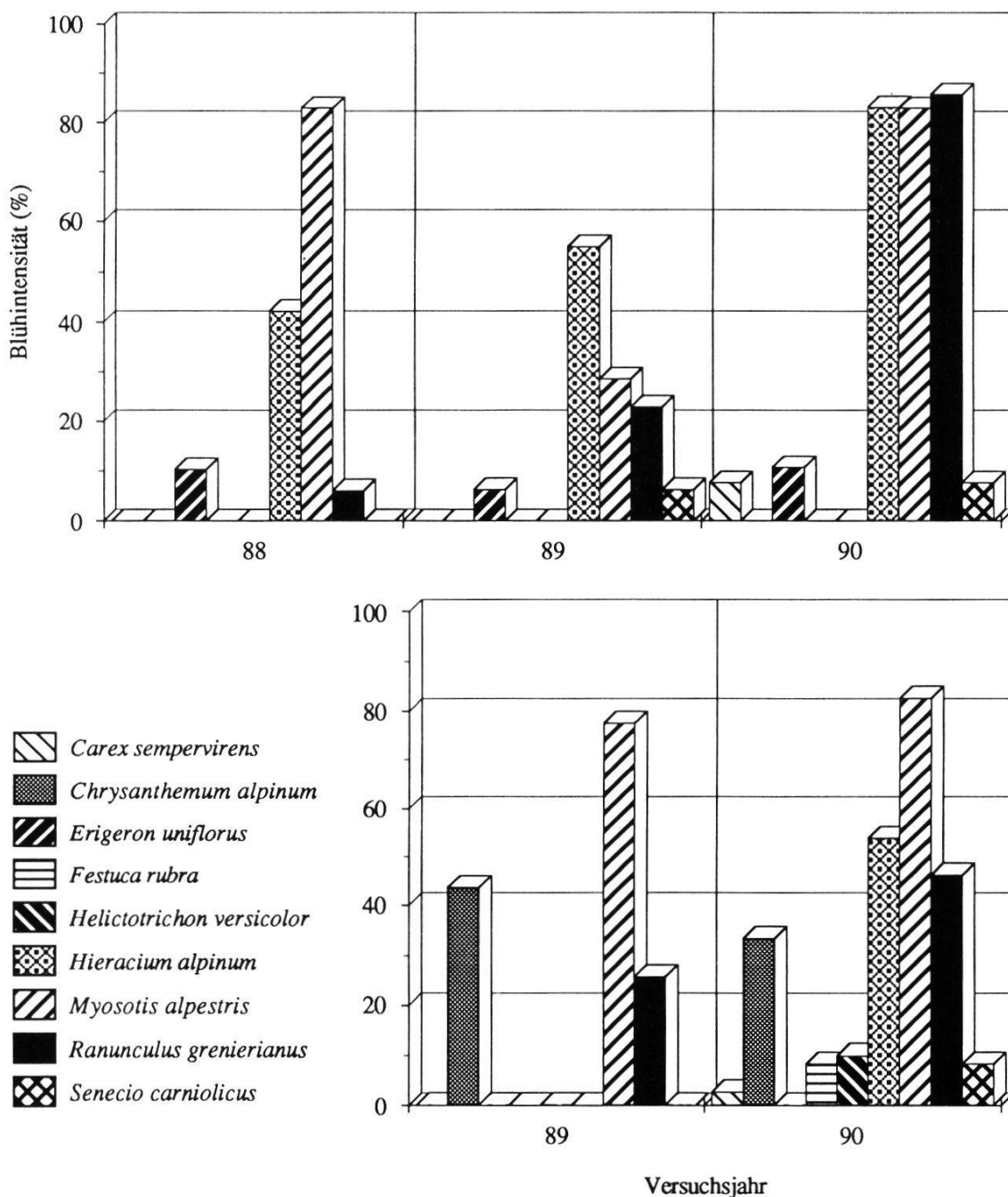


Fig. 26. Blühintensität der beiden Silikat-Serien 87 (oben) und 88 (unten), dargestellt als Prozentwerte blühender Module pro Gesamtzahl Module.
 Flowering intensity of the two silicate series 87 (above) and 88 (below), presented in % of modules per total number of modules.

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^{1/2}-fache zu verzeichnen, begleitet von einer Blütenzunahme bis 78% der Module. In der Serie 88 verringerte sich die Rametzahl nach der Verfünffachung 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 $2^{1/4}$ bis $2^{3/4}$ -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 Tochterrajets 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 Blütrate 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 so viele 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 Blattausssehen 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					
		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 Verbannde 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 Mutterramet 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 cochleariifolia</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 Tochtterramets gebildet als die kleineren, doch verhielten sich zwei der fünf Taxa nicht wie erwartet. Grosse Mutterramets 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			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 Phalanxpflanze, 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 g/m²). 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 mehr zählbar, 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%
<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 überausgaben, 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 Zweieinhalbfachen 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.

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 durchgeführten 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^{1/2}-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/m² dienten als Beispiel für eine grosse Dichte einer experimentellen Population, 30 Ramets/m² 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 zulies, 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 Anfangsramets 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/m² (SRC-Versuche) und 110 Module/m².

Comparison of the population densities with 30 modules/m² (SRC experiments) and 110 modules/m².

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

Arten	Versuchsjahr	87	1988		1989		1990		1990%		SRC90%	
		M	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.

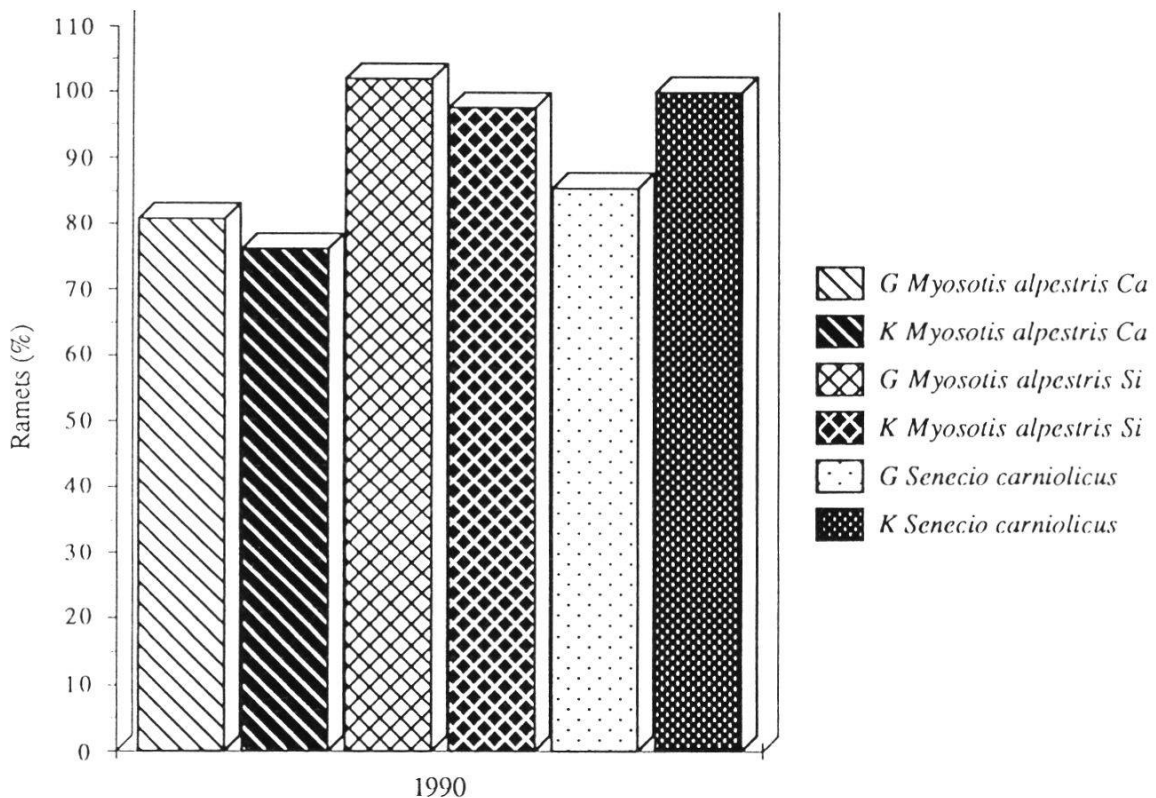


Fig. 27. Blattschnittversuch an *Myosotis alpestris* und *Senecio carniolicus*: Rametentwicklung ein Jahr nach dem Schnitt. Ausgangszustand 1989 für alle Gruppen 100%. *Defoliation experiment with Myosotis alpestris and Senecio carniolicus: Ramet development one year after clipping. Stock at the beginning: 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*, wengleich 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 cochleariifolia</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		• 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" angehörte, 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 Erdvo-

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 ²	Art	Feld				Dü g/m ²
gedüngt		ungedü.				gedüngt		ungedü.		
M%	R%	M%	R%		M%	R%	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 Drittel, 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 geringem 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. cochlearifolia* wäre dasselbe mindestens zu erwägen.

Unter den vier übrigen Arten reagierte *S. carniolicus* im Feldversuch mit einem 2^{1/2}-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/m² 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 Blatt-schnitte sich hauptsächlich in einer extremen Behandlung, also gepaart mit der Klonierung, sichtbar manifestieren würden, während im Feld, zusätzlich verdeckt durch die wachstumsverzögernden Standortbedingungen, 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 m² Karbonat- und 14 m² 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 Versuchsflächen 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 so viele 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-

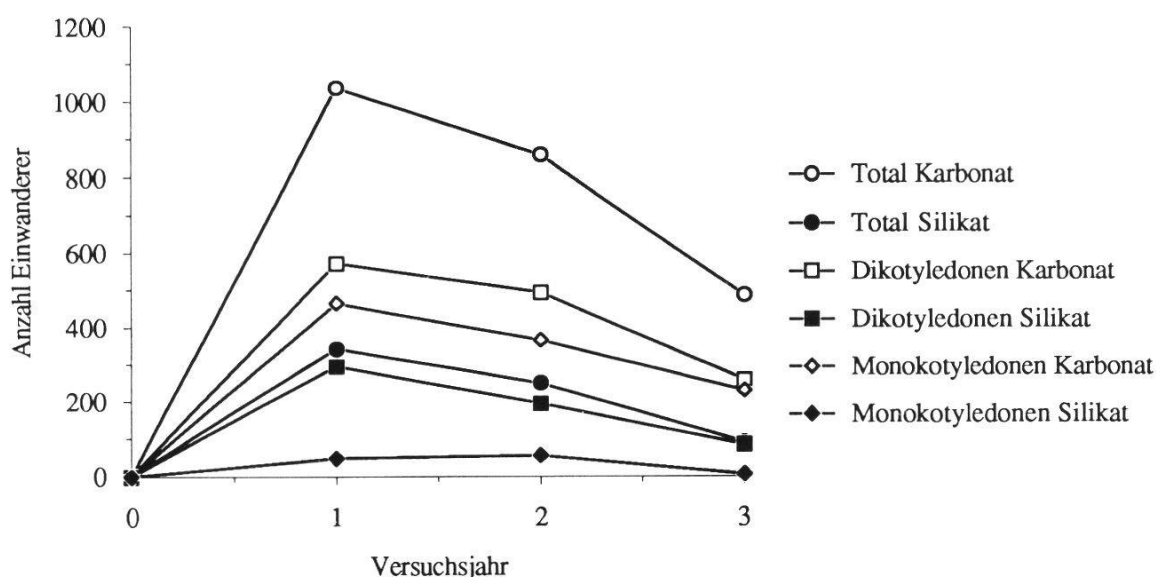


Fig. 28. Einwanderung in die 16 m² Karbonat- und 14 m² Silikatflächen der beiden SRC-Versuchsserien.

Immigration into the 16 m² carbonate and 14 m² 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 ²	17	7	46	27	97	62.7	34.2	15	7	67	59	148	82	66
Art (Kontrolle 1990)														
<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 ²	17	7	12	18	54	28.6	25.3	23	14	37	46	120	60	60
Art (Kontrolle 1989)														
<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 ²	1	0	17	2	20	18	2	8	1	41	7	57	49	8
Art (Kontrolle 1990)														
<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 ²	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 m² Karbonat- bzw. 14 m² Silikatflächen einwanderten.

Percentage portions of monocots and dicots, separated into seedlings and mature plants, immigrated during three years into the 16 m² carbonate or 14 m² silicate plots, respectively.

Karbonat (%)	Jahre		
	1	2	3
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
Silikat (%)			
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

Monokotyledonen 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-

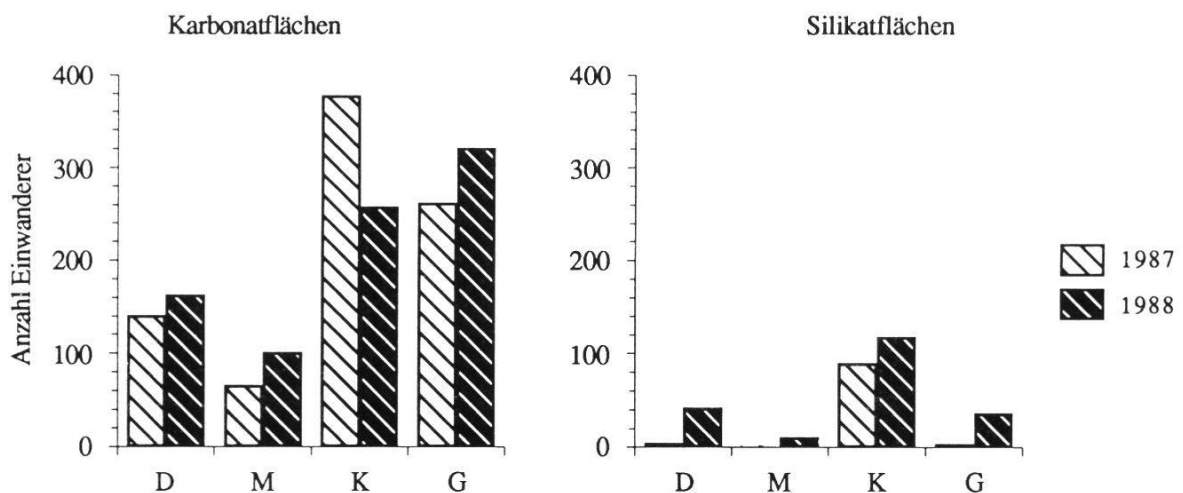


Fig. 29. Einwanderung in die zweijährigen SRC-Flächen im Jahresvergleich, getrennt nach den beiden Substraten Karbonat (16 m²) und Silikat (14 m²).

Immigration into two years old SRC plots: comparison between different years, separated after carbonate (16 m²) and silicate (14 m²).

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 Versuchsquadraten 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.

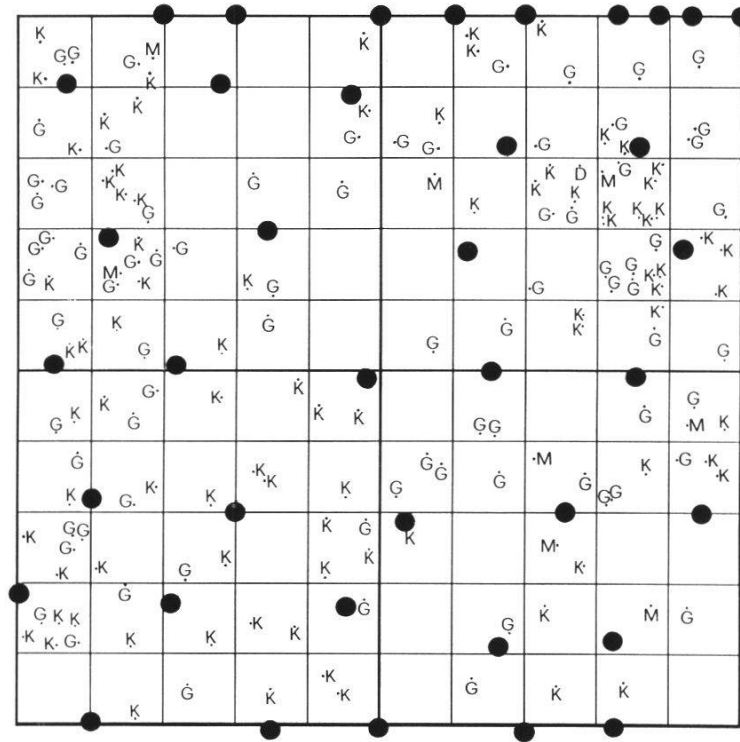


Fig. 30.

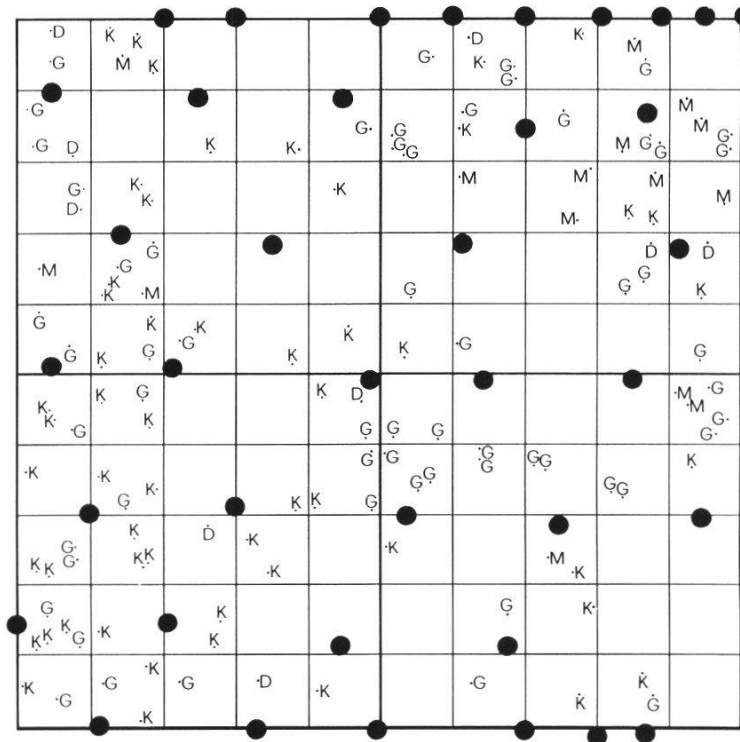


Fig. 31.

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

Immigrants 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 = ausge-
 wachsene Zweikeimblättrige - *mature dicots*.

Tab. 26. Einwanderung der 24 festgestellten Arten in die Karbonat-Versuchsflächen. Angegeben ist jeweils die Anzahl besiedelter m²/Jahr.

Immigration of the 24 noted species into the carbonate plots. Data represent the number of occupied m²/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 m², auf - *the species occurred in x% of all squares, compared with the total area of 32 m².*

Art	1. Jahr 7 m ²	2. Jahr 16 m ²	3. Jahr 9 m ²	Total 32 m ²	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 cochlearifolia</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 sp.</i>	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	3
<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 ²	2. Jahr 14 m ²	3. Jahr 7 m ²	Total 28 m ²	x (%)
<i>Alchemilla sp.</i>	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
Gramineae	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.