

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

Herausgeber: Geobotanisches Institut, Stiftung Rübel (Zürich)

Band: 110 (1992)

Artikel: Experimentelle Untersuchungen über Keimung und Etablierung von alpinen Leguminosen = Experimental studies on the germinating behaviour and early developmental phases of alpine Leguminosae

Autor: Flüeler, Remo Peter

Kapitel: 1: Einleitung

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-308974>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 01.02.2026

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

1. EINLEITUNG

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit dem Keimverhalten und der Jungpflanzenentwicklung von alpinen Leguminosen. Ihr Ziel ist es einerseits die Lebensstrategien hochalpiner Pflanzen besser zu erfassen, andererseits auch anwendungsorientierte Aspekte der biologischen Erosionsbekämpfung oberhalb der Waldgrenze zu erforschen. Es soll abgeklärt werden, ob mit alpinen Leguminosen eine biologische Erosionsbekämpfung möglich ist.

1.1. FORTPFLANZUNG DURCH SAMEN

1.1.1. Fortpflanzung durch Samen und vegetative Fortpflanzung

Alle Blütenpflanzen können sich grundsätzlich auf zwei Weisen fortpflanzen, nämlich einerseits vegetativ, andererseits durch Samen (sexuell oder asexuell gebildet). Vegetative Fortpflanzung erfolgt entweder durch Propagulen (d.h. Brutknospen, Bulbillen etc.), oder durch Fragmentation klonal wachsender Pflanzen, nach URBANSKA (1991) Klonierung genannt. Diese Art der Fortpflanzung hat den Vorteil, dass die gebildeten Nachkommen eine grosse Überlebenschance haben. Sie verfügen oft über beachtliche Nährstoffreserven und können sich meistens sehr schnell zu erwachsenen Pflanzen entwickeln. Die Bildung von vegetativen Nachkommen stellt für die Mutterpflanze also eine ziemlich risikolose Investition dar.

Anders die Fortpflanzung durch Samen: Hier treten oft sehr grosse Verluste an Nachkommen auf. Laut HICKMANN (1979) sind die Samen, nicht etwa die Keimlinge, dasjenige Stadium des pflanzlichen Lebens, das die weitaus grösste Sterberate aufweist. Bis zu 95% einer Pflanzengeneration gehen hier zu grunde. Da sich die Samenproduktion im Laufe der Evolution trotzdem durchsetzen konnte, muss sie auch gewaltige Vorteile mit sich bringen. Diese liegen einerseits in der besseren Ausbreitungsmöglichkeit von Samen, andererseits ermöglichen sexuell gebildete Samen eine Neukombination der elterlichen Gene. Da Samen oft eine ausgesprochen lange Lebensdauer haben, können sie ungünstige Umweltbedingungen überdauern. Aus diesem Grund spielen Samen bei der Regeneration von Populationen bzw. Pflanzengemeinschaften eine wichtige Rolle.

Nach einigen Autoren (z.B. BILLINGS und MOONEY 1968) nimmt die Fort-

pflanzung durch Samen, unter den für eine Keimlingsentwicklung eher ungünstigen alpinen Bedingungen, im allgemeinen zugunsten der vegetativen Fortpflanzung ab. Allerdings ist damit auch oft bloss vegetatives Wachstum (klonales Wachstum) gemeint. Auf offenen Flächen und bei lückiger Vegetation ist die Fortpflanzung durch Samen aber auch bei alpinen Arten erfolgreich (FOSSATI 1980, GASSER 1986). Auch im hohen Norden gibt es zahlreiche Blütenpflanzen, die sich durch Samen fortpflanzen (MURRAY 1987). So konnten beispielsweise McGRAW und SHAVER (1982) für *Empetrum nigrum*, *Ledum palustre* oder *Eriophorum vaginatum* eine erfolgreiche Fortpflanzung mit Samen auf arktischen Tundrenböden, die denjenigen der höhergelegenen subalpinen Stufe in den Alpen entsprechen, zweifelsfrei nachweisen. Diese unterschiedlichen Angaben zeigen klar, dass Verallgemeinerungen für das Fortpflanzungsverhalten von Pflanzen zu vermeiden sind.

1.1.2. Samenbildung als vorwiegend mütterliche Investition

Obwohl der Vater mit der Befruchtung der Polkerne durch ein Spermatozoid an der Nachkommensfürsorge beteiligt ist, geht die Samenentwicklung hauptsächlich zu Lasten der Mutterpflanze. Die Mutter investiert, indem sie den wachsenden Embryo via Endosperm ernährt. Aber auch das Wachstum der "Samenverpackung", die Samen- und Fruchtwände unterstützt sie. Die sparsamste Verpackung von Samen lässt sich erzielen, indem mehrere Samen miteinander in einer einzigen Frucht umhüllt werden (WILLSON und SCHEMSKE 1980, BOOKMAN 1984).

Die Samenbildung wird stark durch die Umwelt beeinflusst, sowohl indirekt durch die Ressourcen, die der Mutterpflanze zur Verfügung stehen, als auch direkt durch die klimatischen Bedingungen während der Samenentwicklung. Je mehr das Budget, auf welchem die Mutterpflanze lebt, limitiert ist, desto teurer ist die mütterliche Pflege und desto strenger ist die Ressourcenverteilung zu erwarten (URBANSKA und SCHÜTZ 1986).

Sind nicht genügend Ressourcen für die Bildung der maximalen Anzahl von Samen vorhanden, kann es zu Mutter-Nachkommen-Konflikten kommen. WESTOBY und RICE (1982) interpretieren wie folgt: Die Mutterpflanze versorgt ihre Nachkommen mit einer selektiv bestimmten Menge von Ressourcen. Mütterliches Gewebe, das Embryo und Endosperm umhüllt, kontrolliert die mütterliche Fürsorge, d.h. die Zufuhr von Ressourcen ans Endosperm. Erhöht die Mutter nun die Ressourcenlieferung an einen Embryo über ein gewisses mütterliches Optimum hinaus, muss der Ressourcentransport an einige

Samen eingestellt werden und jene Samen sterben ab.

Mit der ungleichen Verteilung von Ressourcen auf die Samenanlagen tritt die Konkurrenz zwischen Geschwistern auf. Besonders in mehrsamigen Fruchtknoten kann diese Konkurrenz drastische Formen bis zum **Kainismus** (ältere Embryos töten die jüngeren) kommen (GANESHAIAH und SHAANKER 1988). Eine andere Erklärung für das Absterben befruchteter Samenanlagen offerierten WILLSON und BURLEY (1983): Der grundsätzliche Konflikt finde anscheinend nicht zwischen der Mutter und ihren Nachkommen statt, sondern zwischen Vater und Mutter. Die mütterliche Fürsorge sei dabei eng mit der weiblichen Partnerwahl verbunden. Das Absterben solcher Samen kann damit auch als eine Entledigung von "genetischen Altlasten" angesehen werden. Dagegen muss das Absterben einiger Samenanlagen bei autonom agamospermen Pflanzen noch weiter erfasst werden (URBANSKA 1991).

1.1.3. Ausbreitung der Samen

Im Vergleich zu Tieren sind höhere Pflanzen sehr beschränkt beweglich. Tiere können mit Hilfe ihrer Sinne und ihrer Mobilität Nahrung, Wohnquartier und Schutz direkt suchen. Gerade das Fehlen dieser migratorischen Fähigkeit hat vielleicht die Evolution spezieller Ausbreitungsmechanismen bei den Pflanzen gefördert. In einem sehr allgemeinen Sinn kann man sagen, dass die Evolution von Verbreitungsmechanismen begünstigende Faktor die Möglichkeit ist einen günstigeren Standort zu finden als der im Augenblick besetzte (GADGIL 1971). Die Pflanzen kompensieren ihre Unbeweglichkeit durch die Bildung von Diasporen, d.h. Ausbreitungseinheiten. Dies können einzelne Samen, Früchte oder vegetative Propagulen sein.

Die Ausbreitung von Diasporen verändert die Populationsstruktur. Diese Veränderungen sind sowohl räumlicher wie auch zeitlicher Natur, und umfassen sowohl Einwanderung (Gewinn) und Auswanderung (Verlust) von Diasporen wie auch lokale Veränderungen innerhalb der Populationen, die in Raum und Zeit entstehen (URBANSKA 1991).

Es werden also sowohl einzelne Populationen als auch Populationssysteme beeinflusst. Laut HARPER (1977) bestimmen die vorhandenen Diasporen einer Art an einem Standort die potentielle Population. Allerdings muss diese keineswegs mit der tatsächlich vorhandenen Population übereinstimmen. Die folgenden groben Kategorien von Ausbreitungstypen werden unterschieden:

- Achorie: praktisch keine Ausbreitung
- Autochorie: Selbstverbreitung (z.B. Schleudermechanismen)

- Allochorie: Fremdverbreitung (z.B. durch Wind, Wasser, Tiere)
- Anthropochorie: Ausbreitung durch den Menschen

Mit Ausnahme der achoren Pflanzen umfassen alle diese Typen mehrere Ausbreitungsmechanismen: auto-, allo- und anthropochoren Pflanzen sind meistens polychor. Ausserdem treten häufig Kombinationen der verschiedenen Typen auf. Es kann deshalb gesagt werden, dass jede Art ihre eigene Ausbreitungsstrategie hat.

Durch die Ausbreitung der Samen entsteht ein "Samenregen". Damit sind die Samen, die auf einer bestimmten Bodenfläche ausgestreut werden, gemeint. Die Anzahl dieser Samen ist nach HARPER (1977) von vier Variablen abhängig:

- Höhe und Entfernung der Samenquelle
- Anzahl Samen in der Samenquelle (Konzentration)
- Eignung der Samen zur Ausbreitung (vgl. Gewicht, Besitz von "Flugorga-
nen" wie Flügel, "Federn" etc.)
- Aktivität des verbreitenden Mediums (Windstärke, Windgeschwindigkeit,
Strömung, Turbulenzen etc.) oder Verhalten der Ausbreiter usw.

Isoliert wachsende Pflanzen zeigen ein anderes Verbreitungsmuster als solche in dichten Populationen. Für isolierte Pflanzen scheint es charakteristisch zu sein, dass die Samendichte in einer bestimmten, arttypischen Entfernung ansteigt und dann wieder rasch abfällt (CREMER 1965). In dichten Populationen ist dagegen ein sehr komplexes Muster der Ausbreitung zu beobachten (THOMPSON 1986).

1.1.4. Zur Samenbank

Im Boden kann sich ein mehr oder weniger grosser Samenvorrat befinden. Der **Samenvorrat** oder die **Samengesellschaft** stellt die gesamte Anzahl lebender Samen aller vorhandenen Arten in oder auf dem Boden dar. Bezieht man sich auf die Samen einer speziellen Art, so spricht man von einer **Samenbank** oder **Samenpopulation**. Samen können im Boden relativ lange, unter Umständen jahrzehntelang überleben. So wurden beispielsweise im Permafrostboden in Yukon Samen von *Lupinus arcticus* gefunden, die mindestens 10'000 Jahre alt waren (PORSILD et al. 1967). Die Samen waren noch keimfähig und entwickelten sich zu normalen Pflanzen. Diese Angaben sind allerdings kritisch zu betrachten, da die Altersbestimmung nicht direkt erfolgte (GODWIN 1986). Die Lebensdauer von Samen ist zwar artspezifisch, wird aber auch durch die Lebensdauer und den Standort der Pflanzen beeinflusst.

So produzieren ein- und zweijährige Pflanzen besonders ausdauernde Samen. Langlebige Samen sind in der Regel klein. Die Lebendsdauer der Samen wird durch nasse oder kalt-trockene Bedingungen gefördert, da so der Abbau der Samen verhindert wird (HARPER 1977). Auch die Tiefe, in der sich die Samen befinden, spielt eine Rolle. ROBERTS und FEAST (1972) stellten fest, dass tiefer vergrabene Samen länger leben, aber weniger erfolgreich keimen, da die Keimung bei Dunkelheit oft gehemmt ist. Von den vorhanden Samen im Boden stirbt dauernd ein bestimmter Anteil. Ohne Nachschub würde also eine exponentielle Abnahme stattfinden (ROBERTS 1981).

Die Samenbank ist einer ausgeprägten Dynamik unterworfen, je nach Jahreszeit, längerfristigen klimatischen Bedingungen und Tierfrass. Große Schwankungen treten auf, die sowohl räumlicher wie auch zeitlicher Natur sind. Zeitliche Schwankungen können kurzfristig, jahreszeitlich bedingt oder längerfristig sein. Samenvorräte werden vergrößert durch Samenproduktion an Ort und Stelle sowie durch Einwanderung von Samen. Verluste treten auf durch Keimung, Frass, Verrottung, Altern und Auswanderung der Samen.

THOMPSON und GRIME (1979) teilten die Samenbanken in verschiedene Typen ein: Samenbanken, in denen die Samen höchstens ein Jahr überdauern, nennen sie **temporär** (transient). Falls mindestens ein Teil der Samen in einer Samenbank älter als ein Jahr ist, so wird diese als **dauerhaft** (persistent) bezeichnet.

Temporäre Samenbanken werden aus Samen gebildet, die oft recht gross sind und deshalb nicht leicht im Boden vergraben werden können, denen eine Keimruhe fehlt und die auch bei tiefen Temperaturen und in Dunkelheit keimfähig sind. Temporäre Samenbanken können wiederum in zwei Typen unterteilt werden: der erste Typ ist im Sommers vorhanden, der zweite im Winter vorhanden.

Die sommerliche Samenbank enthält oft Arten aus Gegenden, in denen regelmäßig im Sommer Vegetationslücken entstehen. Dies kann durch Trockenheitsschäden geschehen (z.B. in mediterranen Gebieten) oder auch durch Beweidung. In diesen Lücken ist die Etablierungswahrscheinlichkeit der Keimlinge viel grösser als in einer geschlossenen Vegetationsdecke. Typische Vertreter sind mehrjährige Gräser wie *Arrhenatherum elatius* oder *Bromus erectus*, aber auch einige einjährige Gräser wie *Bromus mollis* und *Lolium multiflorum* (THOMPSON und GRIME 1979). Die Samen dieser Arten keimen, sobald es im Herbst feucht wird.

Die Arten mit einer winterlichen Samenbank kommen vor allem aus nördlicheren oder kontinentaleren Gebieten. Hier wird das Wachstum der Pflanzen

im Winter stark reduziert, so dass Vegetationslücken, die sich im Sommer bilden, bis in den Frühling hinein bestehen bleiben oder durch Frostwirkung sogar vergrössert werden. Die Samen dieser Arten weisen eine Keimruhe auf, die durch ein Kälteerlebnis durchbrochen wird. Sobald dies geschehen ist, keimen die Samen rasch und vollständig. Typisch ist das Vermögen, auch bei sehr tiefen Temperaturen zu keimen. Vertreter dieses Typs sind beispielsweise *Pimpinella saxifraga* und *Mercurialis perennis* (GRIME et al. 1980).

Dauerhafte Samenbanken bestehen oft aus kleinen bis sehr kleinen Samen, die relativ leicht vergraben werden. Die Keimung erfolgt nur in einem engen Temperaturbereich und unterbleibt vor allem bei kühleren Temperaturen. Auch Dunkelheit verhindert die Keimung oft, so dass vergrabene Samen in der Keimruhe verharren. Dauerhafte Samenbanken werden ebenfalls in zwei Typen unterteilt. Der erste Typ enthält Arten, deren Samen zum grössten Teil rasch keimen. Ein kleiner Teil bleibt jedoch in der Samenbank. Arten, bei denen nur ein kleiner Anteil rasch keimt und deren Samen hauptsächlich in der Samenbank zurückbleiben, bilden den zweiten Typ. Der Übergang zwischen diesen beiden Typen ist allerdings fliessend. Auch Umweltverhältnisse dürften hier einen Einfluss haben. Dauerhafte Samenbanken sind dort von Vorteil, wo Lücken in der Vegetation unregelmässig und unvorhersehbar auftreten. McGRAW und VAVREK (1989) vermuten, dass dies im allgemeinen für arktische und alpine Standorte gelten könnte. In diesen Gebieten wird der Boden durch Barfrost und Eisnadelbildung relativ stark umgewälzt. Diese Störungen sind zufällig verteilt und unvorhersehbar.

Falls vergrabene Samen solange überleben, bis sie durch Bodenbewegungen an die Oberfläche gelangen, so finden sie hier einerseits günstige Keimungsbedingungen, andererseits ist die Etablierungswahrscheinlichkeit an solchen gestörten Standorten grösser, da die Konkurrenz geringer und der Nährstoffgehalt des Bodens grösser ist. Verzögerte Keimruhe und Langlebigkeit der Samen könnten hier also vorteilhaft sein, indem sie die Ausnützung dieser Standorte erlauben. McGRAW (1980) und Fox (1983) fanden dann auch erhebliche Samenmengen in arktischen Tundraböden. Fox (1983) fand durchschnittlich 491 - 1792 Samen pro Quadratmeter. McGRAW (1980) beobachtete sogar bis zu 3367 Samen pro Quadratmeter. Offenbar spielen lokale Standortsverhältnisse eine wichtige Rolle. Auch HATT (1991) fand in alpinen Böden erhebliche Samenmengen. Er stellte hochgerechnet 1450-2300 Samen/m² fest. Verglichen mit Samenmengen in anderen Ökosystemen entspricht dies etwa der Grösse einer Samenbank, wie man sie zum Beispiel an Waldstandorten gemässigter Breiten vorgefunden hat.

Die horizontale Verbreitung der Samen im Boden ist sehr unregelmässig. THOMPSON (1986) untersuchte den Samenvorrat einer englischen Grünfläche sehr genau. Er konnte ein sehr kleinflächiges Verteilungsmuster feststellen und fand, ebenfalls je nach Pflanzenart, zum Teil eine extreme Anhäufung von Samen (vgl. auch JENSEN 1969, KEMP 1989). Laut HATT (1990) weisen die Samen in alpinen Gebieten ebenfalls ein sehr ungleichmässiges Verteilungsmuster auf. So wurde beispielsweise von *Campanula barbata*, einer dominanten Art auf einer Untersuchungsfläche, in verschiedenen Proben von 0-59 Samen gefunden. Über die Gründe für solche Muster lässt sich nur spekulieren. Wichtig sind sicher die Art und Stärke der Ausbreitungsmechanismen sowie die Eignung der Samen zur Ausbreitung. Ausserdem ist es von grosser Bedeutung, ob die Samen einzeln oder in Gruppen ausgebreitet werden. Auch das Mikrorelief und die benachbarte Vegetation können eine Rolle spielen. Ganz allgemein kann man sagen, dass grosse Samenbanken für die Population einen Puffer darstellen gegen Einflüsse verschiedenster Art. Es werden aber nicht nur äussere Einwirkungen abgepuffert, sondern auch die Zusammensetzung der Genotypen einer Population. Grosse Samenbanken enthalten die Samen von vielen Pflanzengenerationen. Mehrere Jahre alte Samen gelangen so immer wieder zur Keimung und tragen zur genetischen Vielfalt bei, falls inzwischen in der oberirdischen Population eine starke Änderung der Genotypen stattgefunden hat. Die Samenbanken stellen gewissermassen das "genetische Gedächtnis" einer Population dar (HATT 1990).

Jeder Samenvorrat bedeutet ein gewisses Regenerationspotential für Populationen. Diese Regeneration kann nicht nur über den Tod einzelner Individuen hinaus, sondern sogar nach der totalen Vernichtung der gesamten Population erfolgen. Von besonderer Bedeutung ist dies für grössere Geländeeingriffe, wie das Skipistenplanierungen darstellen. Auch an diesen Standorten ist der Samenvorrat für den Anfangsbewuchs entscheidend. Allerdings wird bei einer Planierung in der Regel die oberste Humusschicht, in der sich der grössste Teil der Samen befindet, entfernt. Dies sollte, wenn immer möglich, verhindert werden! Bei einer Renaturierung muss auch auf diesen Aspekt geachtet werden und eine Samenmischung verwendet werden, die die Samenbank wenigstens in Ansätzen wiederherstellt.

1.1.5. Zur Keimruhe und Keimruhetypen

Sowohl die Keimruhe wie auch ihre möglichen Ursachen, werden in der Literatur verschieden definiert und interpretiert. EVENARI (1956) definiert die

Keimruhe als ein Zustand, in dem der lebende Same trotz der für das vegetative Wachstum günstigen Feuchtigkeits-, Temperatur- und Sauerstoffbedingungen nicht keimt. Er unterscheidet **primäre** und **sekundäre Keimruhe**. Bei der primären Keimruhe wird die Keimung wegen der Samenstruktur oder wegen chemischen Mechanismen verhindert. Bei der sekundären Keimruhe wird durch ungünstige äussere Bedingungen eine Keimruhe ausgelöst.

Nach AMEN (1966) ist Keimruhe ein sogenannter **kryptobiotischer Zustand**, in dem der Same zwar lebens- und Entwicklungsfähig bleibt, jedoch aufgrund von äusseren oder inneren Bedingungen Wachstum und Stoffwechselaktivitäten auf ein Minimum reduziert hat. Erst durch das Einwirken bestimmter Faktoren kann dieser Zustand aufgehoben werden, und der Same keimt. AMEN (1966) betont, dass Keimruhemechanismen besonders bei dominanten und weit verbreiteten Arten ausgebildet sind. Keimruhe scheint also einen ökologischen Vorteil zu bringen. Dies lässt sich leicht dadurch erklären, dass die Samen, die in einem bestimmten Jahr gebildet wurden, bedingt durch ihre Keimruhe über mehrere Jahre hinweg auskeimen. Ein solches Verhalten erhöht die Chance, dass sich die Jungpflanzen in einem klimatisch günstigen Jahr etablieren können.

HARPER (1977) unterscheidet **angeborene**, **induzierte** und **aufgezwungene Keimruhe**. Diese Klassifikation wurde auch in der vorliegenden Arbeit verwendet.

Angeborene Keimruhe beschreibt den Zustand eines Samens, der trotz günstigen Bedingungen nicht keimt, nachdem er von der Mutterpflanze getrennt wurde. Dieser Zustand kann zum Teil recht lange anhalten, bei Pflanzen mit sehr harten Samenschalen, die Wasser- und Luftpumpe verunmöglichen, mitunter einige Jahre. Zahlreiche Autoren (PELTON 1956, BONDE 1965, AMEN 1966, FOSSATI 1980, SCHÜTZ 1988) stellten fest, dass dieser Typ von Keimruhe bei alpinen Arten einer der wichtigsten zu sein scheint. Die Ausbildung einer undurchlässigen, harten Samenschale ist besonders häufig Ursache einer angeborenen Keimruhe. Nach AMEN (1966) kommt dieser Keimruhetypr bei vielen alpinen Pflanzen vor, die in Pflanzengesellschaften dominieren, welche einer starken Bodenbewegung ausgesetzt sind. Der Keimruhemechanismus kann einerseits darin bestehen, dass der Same kein Wasser oder kein Sauerstoff aufnehmen kann, oder anderseits der Embryo die harte Samenschale nicht durchbrechen kann. Die harte Schale schützt diese Samen, verhindert aber eine Keimung, falls sie nicht auf irgendeine Art beschädigt wird.

Typisch ist dieser Keimruhetypr für zahlreiche Arten der Familie der *Leguminosae*, wie das u.a. von FOSSATI (1976, 1980), URBANSKA et al. (1979), WEI-

LENMANN (1980, 1981) und SCHÜTZ (1988) gezeigt werden konnte: Alle untersuchten Arten zeigten eine mässige Keimungsrate, wenn keine spezifische Vorbehandlung erfolgte, eine nahezu vollständige Keimung nach mechanischer Skarifikation (Beschädigung der Samenschale). Natürlicherweise wird die Samenschale durch Bodenbewegungen oder durch Verdauungsvorgänge von Tieren oder durch Pilze stufenweise abgebaut. Leichte Samen einer Art scheinen dabei schlechter zu keimen als schwerere und einige Autoren vermuten, dass eine Verkleinerung der Samen und eine Verdickung der Samenschale die Langlebigkeit der Samen erhöhen dürfte (HARPER et. al. 1970). Eine harte Samenschale wurde ebenfalls bei zahlreichen Arten aus den Familien der *Gramineae*, *Caryophyllaceae* und *Compositae* beobachtet (FOSSATI 1980, WEILENMANN 1980, SCHÜTZ 1988).

Eine andere Ursache einer angeborenen Keimruhe liegt in einem kleinen und/oder undifferenzierten oder gut ausgebildeten, aber inaktiven Embryo. So beobachtete zum Beispiel FOSSATI (1980) in Samen von *Ranunculus grenierianus* äusserst kleine, vielzellig aber undifferenzierte Embryonen, die durch ein gut ausgebildetes Endosperm umschlossen waren. Weitere Beispiele für ausdifferenzierte aber kleine Embryos wurden bei den alpinen Arten der Gattung *Gentiana*, aber auch in anderen Familien gefunden. So zum Beispiel bei *Campanula barbata*, *Soldanella pusilla* und *Pulsatilla alpina*.

Die Keimruhe wird nicht nur dadurch ausgelöst, dass der Embryo sehr klein und zum Teil wenig differenziert ist, sondern auch dadurch, dass sein Enzymsystem noch nicht funktioniert.

Erst wenn das Enzymsystem aktiv wird, meistens nach einer Stratifikationsperiode bei niedrigen Temperaturen, ist eine Keimung möglich. Manchmal kann eine solche Keimruhe durch Gibberellinsäurebehandlung gebrochen werden (DICKENMANN 1982, MÜLLER 1977). In manchen Fällen wurden noch bessere Resultate durch eine Kombination von Gibberellinsäurebehandlung und Skarifikation erzielt (FOSSATI 1976, 1980, SCHÜTZ 1988). Allerdings ist eine solche Behandlung nicht immer erfolgreich, wie beispielsweise einige Versuche mit *Ligusticum mutellina* zeigen (WEILENMANN 1981, FLÜELER 1988).

Die nötige Nachreifezeit kann wenige Monate wie bei *Soldanella pusilla* (WEILENMANN 1980, 1981) bis mehrere Jahre betragen.

Die *induzierte Keimruhe* wird durch einen bestimmten ungünstigen Umweltfaktor ausgelöst. Auch wenn die äusseren Bedingungen nun für eine Keimung günstig werden, keimt der Same nicht, da sich eine innere Keimruhe ausgebildet hat. Erst nach einem bestimmten Auslösefaktor ist eine Keimung möglich.

In den Untersuchungen von SCHÜTZ (1988) konnte nur bei Experimenten mit Samen von *Achillea atrata* eine induzierte Keimruhe nachgewiesen werden. Die Samen von *Achillea atrata* keimten in experimentellen Aussaatflächen, welche durch Curlex®-Decken geschützt wurden, massiv schlechter. Dieses Ergebnis bestätigt die Untersuchungen von SILVERTOWN (1980), der bei 17 von 27 untersuchten Pflanzenarten eine verminderte Keimung unter einer Decke aus Blättern feststellte. Es wird deshalb vermutet, dass die induzierte Keimruhe vor allem durch ungünstige Lichtverhältnisse ausgelöst wird, sei es weil die Samen im Boden vergraben sind oder weil sie an Orten mit dichter Vegetation liegen (vgl. auch WESSON und WAREING 1969).

Aufgezwungene Keimruhe beruht auf ungünstigen Keimungsbedingungen. Sie lässt sich in hohen alpinen Lagen vor allem gegen Ende der Vegetationsperiode bei vielen Pflanzenarten feststellen und wird vermutlich durch Wassermangel und tiefe Temperaturen verursacht. Werden solche Samen in günstige Verhältnisse gebracht, so keimen sie sofort. So stellten beispielsweise SCHÜTZ (1988) und GASSER (1986) übereinstimmend fest, dass Samen von *Bliscutella levigata* unter natürlichen Bedingungen nach der Aussaat in eine aufgezwungene Keimruhe treten. Nach einer Überwinterung keimen sie im Frühjahr, kurz nach der Schneeschmelze sehr gut.

Die angeborene und die induzierte Keimruhe werden unter Feldbedingungen gegen Ende der Vegetationsperiode durch die aufgezwungenen Keimruhe überlagert und sind deshalb schlecht nachweisbar. Im Labor können optimale Keimungsbedingungen hergestellt werden, so dass die aufgezwungene Keimruhe ausgeschaltet ist. So ist eine angeborene oder induzierte Keimruhe gut beobachtbar. Verschiedene Keimruhetyphen können zusammen vorkommen und deshalb verlangt eine genaue Erfassung eines bestimmten Typs häufig eingehende Laborexperimente (SCHÜTZ 1988).

1.1.6. Keimungsbedingungen und Keimung

Im Embryo selbst und in allen ihn umgebenden Schichten, können Sperrmechanismen verschiedener Art vorhanden sein, die eine Keimruhe induzieren. Sind sie beseitigt, so werden die Samen keimfähig.

In natürlichen Standorten keimen die Samen erst dann, wenn bestimmte äußere Bedingungen günstig sind. BILLINGS und MOONEY (1968) stellten fest, dass die Keimruhe und somit der Zeitpunkt der Keimung in der arktischen und alpinen Vegetationszone von der Tundra-Umwelt und ihren niedrigen Temperaturen gesteuert werden. Sie beobachteten, dass die meisten Keimun-

gen im Frühsommer kurz nach der Schneeschmelze stattfinden. Da viele Alpenpflanzen keine speziellen Keimruhemechanismen kennen und deshalb weitgehend in aufgezwungener Keimruhe den Winter verbringen, kommt der Temperatur eine grosse Bedeutung als Keimungsauslöser zu. Diese Feststellung wird von CHABOT und BILLINGS (1972) noch erweitert: Sie betrachten die Feuchtigkeit - und somit das Wasser - sowie die Temperatur als primäre bzw. sekundäre, andere limitierende Faktoren als tertiäre Steuerungsmechanismen. Neuere Untersuchungen über natürliche Populationen wie auch experimentelle Arbeiten zeigen, dass die Samen je nach der Mikrotopographie des Keimbettes ganz unterschiedlich keimen (vgl. z.B. HARPER 1977). Diese Ergebnisse führten zum Konzept der Schutzstellen (safe sites). Schutzstellen zeichnen sich durch eine Anzahl Bedingungen aus, welche die Keimung und Etablierung der Pflanzen fördern oder überhaupt erst ermöglichen.

Diese Bedingungen umfassen neben den oben genannten Keimungsbedingungen wie Wasser, Temperatur, Sauerstoff und Licht eine ganze Anzahl weiterer Faktoren: Günstige Mikrotopographie, welche auch weitgehend von der Grösse und Form der Samen abhängt, Feinerdegehalt und Nährstoffbedingungen (HARPER 1977, COOK 1980). Nachbarpflanzen haben ebenfalls einen Einfluss, sowohl in negativer Hinsicht, beispielsweise durch Beschattung, wie auch in positiver Hinsicht, beispielsweise durch Aufrechterhaltung eines günstigen Mikroklimas, günstiger Feuchtigkeitsverhältnissen etc. (McCONNAUGHEY und BAZZAZ 1987, RYSER 1991). Die Schutzstellen variieren von Art zu Art aufgrund der verschiedenen Samenmorphologie und der mannigfaltigen physiologischen Bedingungen, die die verschiedenen Arten an ihre Umwelt stellen. Die Arthäufigkeit und Artzusammensetzung eines bestimmten Standortes wird somit weitgehend durch die Anzahl verschiedener Schutzstellen bestimmt (HARPER et al. 1965, HARPER und BENTON 1966, SHELDON 1974).

Allerdings sind URBANSKA und SCHÜTZ (1986) der Auffassung, dass die Schutzstellen nicht nur die nötigen Elemente, die für die Samenkeimung und Etablierung der Jungpflanzen wichtig sind, beinhalten müssen, sondern auch ökosystemspezifische Gefahren ausschliessen sollen. Die Gefahren, die durch Schutzstellen in natürlichen, alpinen Ökosystem minimiert werden können, sind mit abnehmender Bedeutung: Frost- und Eisnadelbildung, Windeinfluss, Bodenfluss und Temperaturschwankungen an der Erdoberfläche und Beweidung. Im Gebiet von Davos spielt die zum Teil sehr intensive Beweidung eine grössere Rolle und durch die Skipistenplanierungen und Geländeveränderungen dürften die obigen Faktoren noch an Bedeutung gewonnen haben.

Sind alle Keimruhemechanismen durchbrochen, falls solche Mechanismen

vorhanden waren, und die Keimungsbedingungen günstig, so kann der Same keimen. Die Keimung wird häufig aufgrund von Laboruntersuchungen definiert: Ein Same wird als gekeimt betrachtet, sobald die Radicula die Samenschale durchbrochen hat (EVENARI 1957). Man muss sich allerdings im Klaren sein, dass vor und nach diesem gut sichtbaren Ereignis verschiedenste andere weniger auffällige Vorgänge ablaufen, die ebenfalls zur Keimung gehören. Diese Definition wird in der Folge auch in dieser Arbeit für Laborversuche verwendet. Für die Feldversuche ist diese Definition jedoch nicht ganz befriedigend, da viele Samen unterirdisch keimen und die Keimlinge erst dann erfasst werden können, wenn sie oberhalb der Erdoberfläche sichtbar werden. Einige gekeimte Samen dürften durchaus keine weitere Entwicklung aufweisen, wenn sie zum Beispiel durch Pathogene noch unter der Erde vernichtet werden (vgl. auch URBANSKA et al. 1988).

Beim Keimungsprozess werden drei Stadien unterschieden (KARSSSEN 1976). Im ersten Stadium quillt der Same auf. Im zweiten Stadium dehnt sich die Radicula aus, bleibt aber immer noch im Endosperm und in der Samenschale eingeschlossen. Im dritten Stadium durchbricht die Radicula die Samenschale. Zwischen dem zweiten und dritten Stadium hat im Embryo eine irreversible Veränderung stattgefunden. Vorher kann der Same nämlich ohne Schaden wieder entwässert werden und seine Lebensfähigkeit behalten, während nach dieser Veränderung eine vollständige Keimung erfolgen muss. Ist diese mangels Wasser oder anderen ungünstigen Umständen nicht möglich, so stirbt der Embryo. COME (1970) berichtet, dass mehrere Autoren diese irreversible Veränderung als die beste Charakterisierung der Keimung betrachten. KARSSSEN (1976) vermutet, dass die beiden Stadien zwei verschiedene Stufen hormoneller Aktivität repräsentieren. Am Keimungsprozess sind mindestens vier Phytohormone beteiligt: Gibberellin, Cytokinin, Abscisinsäure und Indolylessigsäure (VAN OVERBEEK 1966, BEWLEY und BLACK 1985).

1.1.7. Keimlings- und Jungpflanzenentwicklung

Die Keimlings- und die Jungpflanzenphase stellen zweifellos sehr kritische und entscheidende Zeitabschnitte im Lebenszyklus einer Pflanze dar, da sie gegenüber Umwelteinflüssen äußerst empfindlich sind. Nach einigen Autoren (CAVERS und HARPER 1967, HAWTHORN und CAVERS 1976) sind die größten Unterschiede in der Häufigkeit einer Art an verschiedenen Standorten nicht auf die eigentliche Keimung, sondern auf die unterschiedliche Überlebensrate der Keimlinge zurückzuführen. Das Fehlen einer Art in einem be-

stimmten Biotop liegt wenigstens teilweise an ihrer Unfähigkeit, in diesem Biotop das Keimplingsstadium zu überleben. Die Keimlinge weisen eine grösere Sterblichkeit auf als erwachsene Pflanzen und dies vor allem in den ersten Lebenswochen oder kurz danach. In extremen Ökosystemen ist die Etablierung der Keimlinge besonders schwierig. Das Beispiel der alpinen Vegetation zeigt dies sehr überzeugend. In der alpinen Stufe bestimmt die Unfähigkeit der Keimlinge, sich zu etablieren, die obere Verbreitungsgrenze einer Art (BLISS 1971). WAGER (1938) stellte fest, dass die Sterblichkeit der weniger als 5 Jahre alten Jungpflanzen in der alpinen Stufe ca. 50% pro Jahr beträgt. Auch nach ZUBER (1968) gehen dort durchschnittlich mehr als die Hälfte der Keimlinge eines Sommers, die bis in den Herbst überleben, während des Winters zugrunde. Seiner Ansicht nach sind Frosthebungen und Gleitbewegungen des Bodens die Ursache dafür. Die Frostwirkung, die oft zur Entwurzelung und Auswaschung der kleinen Pflanzen sowie zur physiologischen Austrocknung des Bodens führt, wird auch von BLISS (1971) und MILES (1973) für die hohe Sterblichkeit von Keimlingen und Jungpflanzen während des ersten Winters verantwortlich gemacht. Besonders auf vegetationslosen Flächen sind diese Gefahren gross, wie Untersuchungen von FLÜELER (1988) in der alpinen Stufe und von RYSER (1990) in Trockenrasen der montanen Stufe zeigen.

Das Keimplingswachstum erfolgt in der alpinen Stufe unter natürlichen Bedingungen sehr langsam, am Ende der ersten Vegetationsperiode ist der oberirdische Teil der Pflanze bei fast allen Arten noch winzig klein (SCHÜTZ 1988, FLÜELER 1988). Die erste Vegetationsperiode im Feld dient dann wohl auch vornehmlich der Entwicklung des Wurzelsystems, da dies für das Überleben des Keimplings wegen der im Spätsommer in vielen alpinen Regionen stark austrocknenden Bodenoberfläche wichtig ist.

Über die Bedingungen, die die Entwicklung einer Pflanze vom Keimplings- bis zum Erwachsenenstadium braucht, ist wenig bekannt. Obwohl Keimplingsstadium und nachfolgende Entwicklungsphasen der Pflanze eng zusammenhängen, weisen verschiedene Autoren (u.a. GRUBB 1977, URBANSKA und SCHÜTZ 1986) darauf hin, dass bei mehreren Arten die optimalen Bedingungen für diese beiden Lebensphasen verschieden sind. Es ist also möglich, dass die Samen einer Art an einer geeigneten Stelle zwar keimen, die Keimlinge sich aber nicht erfolgreich etablieren. Dies bedeutet, dass die Bedingungen einer Keimungsstelle mit einer geeigneten Schutzstelle nicht übereinzustimmen brauchen (URBANSKA 1991). Oftmals dürfte die Keimungsstelle einen weiter gefassten ökologischen Bereich umfassen als die eigentliche Schutzstelle. In

der vorliegenden Arbeit wird zwischen Keimungs- und Schutzstellen unterschieden. Mit Schutzstellen sind Orte gemeint, wo sowohl Keimung wie auch eine erfolgreiche Etablierung der Jungpflanzen möglich ist.

1.1.8. Bodenentwicklung und Nährstoffangebot in der alpinen Stufe

Der Boden stellt das Produkt eines über lange Zeit andauernden Verwitterungsvorganges dar. Das Muttergestein wird durch mannigfaltige chemische, physikalische und biotische Faktoren zerkleinert und durchmischt. Die Bodenbildung hängt ab vom Muttergestein, vom Klima, vom Relief, von den Organismen und von der Zeit, die dafür zur Verfügung gestanden hat. Das alpine Klima zeichnet sich durch eine kurze Vegetationsperiode und allgemein tiefe Temperaturen aus.

Dadurch sind alpine Böden in der Regel wenig verwittert und weisen oft einen beträchtlichen Humusgehalt im Oberboden auf, da der Abbau wegen der tiefen Temperaturen gehemmt ist. Für die Entwicklung der heutigen Böden und ihrer Vegetation in der alpinen Stufe standen seit der letzten Eiszeit rund 10'000 Jahre zur Verfügung. Die klimatischen Voraussetzungen für die Bodenbildung waren im Atlantikum und frühen Subboreal im Zeitraum vor 7000-4000 Jahren aber günstiger als heute. Die Waldgrenze lag damals aufgrund des Klimas rund 150m höher als heute (KRAL 1972). Dies deutet an, dass die recht dichten alpinen Rasen ihre Entstehung teilweise diesen für die Bodenbildung günstigeren Klimavoraussetzungen verdanken (MEISTERHANS 1988). GALLAND (1982) kommt zum Schluss, dass unter den heutigen Bedingungen schon das Gleichgewicht zwischen Neubildung und Absterben eines von ihm untersuchten Firmetums sehr heikel ist. Eine geringe Störung oder eine Verschlechterung des Klimas würde genügen, um einen Rückgang der Vegetationsdichte auf alpinen Rasen herbeizuführen. Für die Etablierung eines alpinen Krummseggenrasen auf den Vorfeldern des Oberaargletschers (2300 m ü.M.) sind nach AMMANN (1978) mehrere hundert Jahre nötig. Die alpinen Böden stellen damit oftmals eigentliche Reliktböden dar, wie sie unter den heute herrschenden klimatischen Bedingungen nicht mehr entstehen könnten. Auf jeden Fall benötigt die Entwicklung einer natürlichen Humusdecke in der alpinen Stufe mehrere hundert Jahre (CERNUSCA 1984). MEISTERHANS (1988) rechnet für die Entwicklung einer geschlossenen Pflanzendecke auf den Skipisten von Davos mit mehreren Jahrzehnten, auf feinerdearmen Flächen mit mehr als einem Jahrhundert. Auf besonders ungünstigen Flächen wird sich möglicherweise über Jahrhunderte keine geschlossenen Vegeta-

tionsdecke entwickeln (vgl. auch MOSIMANN 1985).

Durch die geringe Bodenentwicklung bestehen sehr einseitige Bodenverhältnisse, die sich durch geringe Kapazität für Wasser und Nährstoffe auszeichnen. Alpine Pflanzen müssen deshalb besonders an die Austrocknungsgefahr, den Nährstoffmangel und oftmals auch an die einseitige Mineralstoffzusammensetzung angepasst sein. Die mineralische Zusammensetzung des jeweiligen Muttergestein prägt einerseits den Verlauf der Bodenbildung, anderseits bestimmt dessen chemische Zusammensetzung das Mineralstoffangebot für die Vegetation je nach Entwicklungsgrad des Bodens mehr oder weniger direkt. Im Gebiet von Davos findet man Serpentin, der eher langsam, Dolomit, der sehr langsam, und saures Silikat, das dagegen meist gut verwittert. Entsprechend findet man in Dolomit- und Serpentinegebieten nur flachgründige Böden, während die Silikatgebiete oft gut entwickelte Böden zeigen.

Im weiteren ist die Bodenentwicklung vom Relief (Verlust-, Gewinnlagen) und der Exposition (viel, wenig Niederschläge) abhängig. Die Untersuchungen von VETTERLI (1982) zeigen besonders deutlich, dass das Relief, auch das Mikrorelief und die damit einhergehenden klimatischen Unterschiede einen grossen Einfluss auf die Bodenentwicklung und die Vegetationsdecke haben. Er fand in einem 10 km² grossen Gebiet in der alpinen Stufe von Davos drei Bodentypen mit diversen Übergangsstadien und insgesamt zwölf lokal gültige Vegetationseinheiten, obwohl das Muttergestein weitgehend einheitlich war. In einer solch extrem unterschiedlichen Umgebung gewinnen die Schutzstellen an Bedeutung. Sie stellen einen eigentlichen Minimumfaktor dar. Fehlen die geeigneten Schutzstellen mit erträglichem Mikroklima und genügender Nährstoffversorgung, so bleibt die Etablierung einer Vegetationsdecke aus. Schutzstellen sind deshalb nicht nur art- bzw. standortspezifisch, sondern auch ökosystemspezifisch zu betrachten (URBANSKA und SCHÜTZ 1988).

1.2. ZU DEN SKIPISTENPLANIERUNGEN

1.2.1. Allgemeines

Seit Jahren werden Schneisen in die Hochlagenbestände der Alpen geschnitten. Dies geschieht oft ohne Kenntnis der ökologischen Verhältnisse und der biologischen Gesetzmässigkeiten. In erster Linie sind dabei Wälder betroffen. Aber auch Legföhrenbestände, subalpine Zwergstrauchheiden und alpine Rassen werden bedenkenlos entfernt.

Bei grossflächigen Pistenplanierungen wird der Oberboden in den meisten Fällen zerstört oder durch die Niederschläge zu Tal geschwemmt. Die Nährstoffverhältnisse und die Wasserkapazität verschlechtern sich und damit ist nach Meinung verschiedenster Autoren auch die Grundlage für eine Renaturierung der Skipiste zerstört (u.a. CERNUSCA 1981, LANDOLT 1983, KLÖTZLI und SCHIECHTL 1979). Vielfach kommt es dadurch zu schweren und oft nie mehr gut zu machenden Landschaftsschäden.

Diese Schäden können meist gemildert werden, wenn man wenigstens die von der Vegetation gewaltsam entblösssten Flächen sofort wieder mit geeigneten Verfahren begrünt. Oft wird man verleitet, den Wünschen nach Skiabfahrten über der Waldgrenze nachzugeben und Skipisten mittels grossflächigen Planierungen auch in der alpinen Stufe, in Fels- und Schutthalden sowie im Legföhrengürtel anzulegen. Davor kann nur eindringlich gewarnt werden, da solche Standorte mit den heutigen kommerziellen Begrünungsverfahren fast oder vollkommen unbegrünbar sind. Selbst bei bestem Willen und trotz wiederholter Aussaat und Düngerbehandlung der begrünten Flächen, bieten derartige Skipisten noch Jahrzehntelang das Bild eines künstlichen Eingriffs und stellen damit eine schwere Landschaftsschädigung dar (SCHIECHTL 1976).

Es ist zwar relativ leicht auch oberhalb der potentiellen Waldgrenze eine "Erstbegrünung" durch Aussaat von standortfremden Pflanzen und entsprechend intensiver Düngung zu erreichen, daraus aber einen dauerhaften Rasen mit möglichst den natürlichen Arten zu erhalten, ist nach Ansicht zahlreicher Autoren praktisch unmöglich (u.a. GRABHERR 1978, WEINDL 1978, KLÖTZLI und SCHIECHTL 1979, SCHÖNTHALER 1980, FLORINETH 1982).

Eine geplante Skipiste stellt eine andere ökologische Situation dar, als vor der Planierung (BROWN et al. 1978, URBANSKA 1986). Die Verhältnisse auf der geplanten Fläche unterscheiden sich von den ursprünglichen meistens drastisch. Es ist deshalb nicht damit zu rechnen, dass sich dieselbe Pflanzengemeinschaft einstellen wird, wie vor der Planierung.

Auf einer geplanten Fläche besteht eine grosse Gefahr der Erosion durch das abfließende Wasser, das nun nicht mehr durch die Vegetation zurückgehalten wird. EDER (1982) stellte fest, dass in einem Jahr bei 1000 mm Niederschlag von einer Brachfläche mit 25% Neigung 6185 kg Material/ha abgetragen wurden, während unter gleichen Bedingungen die Erosion einer Grünlandfläche nur 3 kg betrug.

CERNUSCA (1977) nennt gar eine Zahl von 10 t als jährlicher Erosionsverlust auf einer Hektare geplanter Skipiste. Der Sinn der Renaturierung soll also in erster Linie aus einem wirksamen Schutz gegen die Bodenerosion bestehen.

Dabei soll nicht nur die Piste selber, sondern auch die darunter liegenden Wälder, Kulturen und Siedlungen von dem Bodenabtrag geschützt werden. Die Wasserabflussverhältnisse, die durch die Planierung massiv verschlechtert wurden, können durch die neue Vegetation zum mindest teilweise wiederhergestellt werden. Der ursprüngliche Zustand wird aber in den meisten Fällen nie mehr erreicht werden. In sehr steilen Partien erzielt die Vegetation eine gewisse Stabilisierung des Untergrundes. Unter einer Vegetationsdecke vermag der Barfrost die Steine nicht so leicht an die Oberfläche zu heben. Dadurch werden die Entsteinarbeiten verringert und die Pistenqualität verbessert.

1.2.2. Kommerzielle "Begrünungen"

In den Anfängen der sogenannten Skipistenbegrünungen wurde vor allem mit Andecken der planierten Fläche durch **Rasenziegel** und durch **Heublumensaaten** begrünt.

Bei der Rekultivierung durch Rasenziegel wird vor der Planierung die Vegetationsdecke mit dem durchwurzelten Oberboden ausgestochen und an einem geeigneten Ort deponiert. Nach der Planierung wurde auf das Gelände der ebenfalls abgetragene Verwitterungshorizont verteilt, darauf die Humusschicht ausgebracht und darüber die Rasenziegel wieder ausgelegt und befestigt. Nach Ansicht einiger Autoren (SCHIECHTL 1973, SCHÖNTHALER 1979, RUDIN 1985) bietet dieses Vorgehen die besten Chancen für eine standortgerechte Rekultivierung. Aus verschiedenen Gründen wird dieses Verfahren heute kaum mehr angewendet.

In erster Linie dürften dafür finanzielle Gründe verantwortlich sein, da die Flächen sehr gross sind. In zweiter Linie sind viele der Planierungsflächen auch vor der Planierung kaum geeignet um Rasenziegel auszustechen, sollte doch eine geschlossene Rasendecke vorhanden sein. Die Rasenziegel müssten deshalb in benachbarten Gebieten gewonnen werden, was kaum sinnvoll ist (vgl. auch URBANSKA 1986, URBANSKA et al. 1987).

Heublumensaaten bestehen aus Heublumen und Halmen, wie sie als Rückstände in Scheunen anfallen. Heute ist die Heublumensaat kaum mehr anwendbar, einerseits weil viel weniger Heu in höheren Lagen gewonnen wird und die Samenmenge deshalb relativ klein ist, andererseits weil die Fläche, die man begrünen sollte, massiv zugenommen hat. Durch die Planierungen mit schweren Maschinen entstehen meist skelettreiche, humusarme Böden. Der Zustand des Oberbodens entscheidet aber sowohl über die Kosten der Be-

grünung wie auch über ihren Erfolg. Der Erhaltung des Oberbodens ist deshalb grösstes Augenmerk zu schenken. Der Mutterboden darf unter keinen Umständen durch mineralischen Boden verschüttet werden, sondern muss zur Abdeckung der planierten Fläche verwendet werden.

Die Saatverfahren, die heute kommerziell angewendet werden, sind hauptsächlich **Hydrosaat** und **Mulchsaat**. Im allgemeinen werden für diese Aussaaten Samen von Tieflandpflanzen verwendet, da gegenwärtig nur diese in grösseren Mengen im Handel erhältlich sind. Bei der Hydrosaat wird das Saatgut mit Dünger, Kleber, Festiger und Wasser maschinell als Gemisch auf die zu "begrünende" Fläche aufgespritzt. Die Mulchsaat stellt eine Erweiterung dar. Nach erfolgter Nasssaat wird noch zusätzlich eine Schicht aus zerkleinertem Stroh mit Bindemittel auf Bitumenbasis als Erosions- und Witterschutz ausgebracht.

In Untersuchungen, die von MOSIMANN (1983) auf dem Grap Sogn Gion in Graubünden auf Skipisten vorgenommen wurden, konnte gezeigt werden, dass auf planierten Flächen das Angebot von Stickstoff rund zehnmal geringer, das Angebot von Phosphor rund fünfmal geringer ist als auf ungestörten Flächen. In den besten Böden von Planierungen stehen den Pflanzen jährlich höchstens 10 kg/ha Stickstoff zur Verfügung, in 40% aller Böden aber nur etwa 1 kg Stickstoff/ha.

In den kommerziellen Begrünungsverfahren wird meistens versucht, dieses Nährstoffdefizit mit dem Einsatz verschiedener Düngemittel wieder auszugleichen, brauchen doch besonders die verwendeten Tieflandpflanzen einen hohen Nährstoffgehalt im Boden. Dies ist aber sehr problematisch. Bei zu guter Nährstoffversorgung wird der Boden nämlich nur noch mangelhaft durchwurzelt. Die Wurzeln breiten sich nur in den oberen, gedüngten Bodenschichten aus, tiefere Schichten werden nicht mehr durchwurzelt. Der Boden wird so nur mangelhaft stabilisiert (MEISTERHANS 1988).

Besonders problematisch sind Dünger auf Basis von Klärschlamm, wie einige Schwermetallmessungen auf verschiedenen Flächen deutlich zeigen (URBANSKA 1989). Eine ökologisch einwandfreie Möglichkeit zur begrenzten Düngung und Stickstoffkreislaufstimulierung kann durch das Aussäen oder Auspflanzen von Leguminosen erzielt werden. Nach BRADSHAW und CHADWICK (1980) können Leguminosen bei einer Rekultivierung Düngergaben unnötig machen.

1.2.3. Standortgerechte Renaturierungen

Alpine Ökosysteme zeichnen sich durch extreme Verhältnisse aus, die wohl zu den extremsten auf der Welt zu rechnen sind. Die Vegetationsperiode ist äusserst kurz, in der Nacht kann die Temperatur während des ganzen Jahres unter 0°C fallen. Die Strahlung ist äusserst intensiv, starke Winde entziehen den Pflanzen Wasser, und auch der Boden trocknet rasch aus. Die Nährstoffversorgung ist wegen der schlechten Bodenentwicklung oftmals gering.

Es scheint deshalb selbstverständlich, dass bei einer Wiederbegrünung **nur Pflanzenarten, die auch natürlicherweise oberhalb der Waldgrenze gedeihen können, auf lange Sicht erfolgreich sind**. Dabei ist auch darauf zu achten, dass nur genetisch auf alpine Verhältnisse adaptiertes Material benutzt wird (URBANSKA 1986, 1988, URBANSKA und SCHÜTZ 1986, URBANSKA et al. 1987, 1988). Auch die Anpassung an die verschiedenen Bodenverhältnisse ist wichtig und sollte in Rechnung gestellt werden. Untersuchungen an verschiedenen Arten zeigen das sehr deutlich. So sind bei der *Ranunculus montanus*-Gruppe (DICKENMANN 1982) oder bei *Biscutella levigata* (GASSER 1986) deutliche Adaptierungen an das jeweilige Substrat nachgewiesen worden. Die Bedingungen können aber, gerade in den Alpen, recht kleinflächig ändern. Es ist deshalb wichtig, eine Samenmischung mit einem relativ grossen Spektrum zusammenzustellen. Hier ist allerdings anzumerken, dass zur Zeit so gut wie kein geeignetes alpines Material auf dem Markt in Europa zu erwerben ist (FLORINETH 1982).

Erste Versuche mit Verpflanzungen und Aussaaten von natürlich vorkommenden Pflanzenarten in Hochlagen wurden in den Rocky Mountains vor 50 Jahren erstmals ausgeführt (HARRINGTON 1946). Beim Strassenbau wurden hier grössere Geländekorrekturen vorgenommen. Die Begrünungsversuche verliefen erfolgreich. Seit dieser Zeit wurde in Amerika sehr viel Forschungsarbeit geleistet. So wurden beispielsweise in einem Forschungszentrum in Colorado bis jetzt schon über 3000 verschiedene Arten auf ihre Eignung zur Renaturierung getestet (HASSEL 1980). Solche Versuche mit standortgerechten Arten wurden in unserem Hause für die biologische Erosionsbekämpfung in den Skipistenplanierungen konsequent weitergeführt und weiterentwickelt. Ein Teil der vorliegenden Arbeit beschäftigt sich mit Aussaatverfahren. Die Aussaat von Samen stellt eine wichtige Möglichkeit für die Renaturierung dar. Für die Beurteilung der Eignung einer Pflanze ist nicht nur ihr Vorkommen in der alpinen bzw. subnivalen Stufe, sondern auch das Verhalten ihrer Samen wichtig. Die Keimung und die Etablierung der Jungpflanze ist der ge-

fahrvollste Teil eines Pflanzenlebens und die Verluste in dieser Periode sind dann auch entsprechend gross. Diese Verluste sind allerdings nicht nur auf die Qualität der Samen und die Pflanzenart zurückzuführen, sondern auch auf das Fehlen geeigneter Schutzstellen. Es ist aus diesem Grund äusserst wichtig auf einer Renaturierungsfläche auch neue Schutzstellen zu schaffen, z.B. durch Verwendung geeigneter Geotextilien.

In unserem bisherigen Forschungsprogramm wurde bereits eine grosse Anzahl alpiner Arten geprüft und zwar sowohl Pionierarten, wie auch Arten aus Dauer- und Klimaxgesellschaften. Nicht alle alpinen Arten sind für die Erosionsbekämpfung geeignet. Entscheidend sind bestimmte Lebensstrategien, die nicht immer gleich sind. Im Labor wurden Keimung, Keimruhemechanismen und Methoden zum Durchbrechen der Keimruhe untersucht. Dieser Aspekt wird in dieser Arbeit ebenfalls behandelt werden. In Feldversuchen wurde das Verhalten unter natürlichen Bedingungen festgehalten. Die Ergebnisse sind recht vielversprechend (vgl. z.B. FOSSATI 1976, 1980, WEILENMANN 1981, ZUUR-ISLER 1982, SCHÜTZ 1983, 1988).