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

Herausgeber: Geobotanisches Institut, Stiftung Rübel (Zürich)

Band: 111 (1992)

Artikel: Experimentelle Untersuchungen über klonal wachsende alpine Leguminosen = Experimental studies on clonal growth of alpine Leguminosae

Autor: Hasler, Andreas Reto

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-308975

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: 07.09.2025

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

Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel, Zürich, 111. Heft

Experimentelle Untersuchungen über klonal wachsende alpine Leguminosen

Experimental studies on clonal growth of alpine *Leguminosae*

Andreas Reto HASLER

1992

Gib jedem Tag die Gelegenheit,
der Schönste in Deinem Leben zu werden.

INHALT

	Vorwort	**5**
1.	**Einleitung**	**7**
1.1.	Was ist klonales Wachstum?	7
1.2.	Räumliche Aspekte des klonalen Wachstums	8
1.2.1.	Morphologie und Geometrie klonal wachsender Pflanzen	8
1.2.2.	Wuchsformen und Strategien klonal wachsender Pflanzen	9
1.2.3.	Phänotypische Plastizität	10
1.3.	Konsequenzen des klonalen Wachstums	12
1.3.1.	Physiologische Integration der Ramets: Nutzen und Gefahren	12
1.3.2.	Nahrungsaneignung und Dichteproblem	13
1.4.	Problemstellung	14
2.	**Das Untersuchungsgebiet**	**16**
3.	**Material und Methoden**	**20**
3.1.	Das Pflanzenmaterial	20
3.2.	Klonierungen und Gewächshausuntersuchungen	22
3.2.1.	Einzelrametklonierungen	22
3.2.2.	Versuchsbedingungen und Kontrollparameter	22
3.2.3.	Gewächshausversuche	23
3.3.	Untersuchungen im Felde	26
3.3.1.	Bepflanzungen	26
3.3.2.	Feldversuche	26
4.	**Ergebnisse**	**30**
4.1.	Gewächshausversuche	30
4.1.1.	Versuch "Variabilität"	30
4.1.2.	Versuch "Zeit"	43
4.1.3.	Versuch "Hormone"	47
4.1.4.	Versuch "Jungpflanzen"	51
4.2.	Feldversuche	54
4.2.1.	Demographische Untersuchungen	54
4.2.2.	Wachstumsverhalten	70
4.2.3.	Verhaltenstendenzen in den experimentellen Populationen	76
4.2.4.	Selbstsaat	81
5.	**Diskussion**	**84**
	Zusammenfassung	97
	Summary	98
	Literatur	99

VORWORT

Die vorliegende Arbeit entstand in den Jahren 1988-92 am Geobotanischen Institut der ETH. Die Betreuung lag bei Frau Prof. Dr. K.M. Urbanska, die diese Aufgabe sehr aufmerksam wahrnahm und mit vielen Anregungen behilflich war. Besten Dank. Herr Prof. Dr. E. Landolt sorgte mit seiner Persönlichkeit für ein gutes Arbeitsklima am Institut und gab wichtige Hinweise, die hier ebenfalls herzlich verdankt werden.

Bei den Bepflanzungen konnte ich auf den grossen Einsatz von Remo Flüeler, Tino Fotsch, Max Gasser, Markus Hofbauer, Barbara Leuthold, Katharina Rentsch, Erwin Schäffer sowie Christine und Floris Tschurr zählen. Hans-Ruedi Binz löste kompetent Computerprobleme, Anny Honegger Fragen der Vorgehensweise. Susy Dreyer bewältigte alle administrativen Belange. Mit Martin Schütz, Remo Flüeler, Floris Tschurr und Thomas Wilhalm als Mitglieder der Alpinen Gruppe entstand nicht nur eine sachliche, sondern auch eine persönliche Beziehung. Bei ihnen allen bedanke ich mich aufrichtig.

Ganz besonders danke ich jenen Personen, welche für die gute Atmosphäre während meiner Institutszeit verantwortlich waren. Dies ist eine grosse Zahl von nicht namentlich erwähnten Personen, denen ich meine Wertschätzung hoffentlich im persönlichen Umgang auszudrücken vermag.

Innigsten Dank für alles geht an meine Freundin Barbara Leuthold. Meiner Mutter möchte ich für die Unterstützung während der ganzen Zeit danken; gewidmet ist die Arbeit meinem Vater, der 1991 verstarb.

Dank gebührt auch dem Schweizerischen Nationalfonds und dem BUWAL, welche das Projekt finanzierten.

1. EINLEITUNG

Die Flora oberhalb der Waldgrenze in den Alpen ist sehr stark geprägt von abiotischen Umweltbedingungen wie niedere bzw. extreme Temperaturen, Lufttrockenheit und starke Winde, kurze Vegetationszeit sowie Bewegung des Bodens und einseitige Bodenverhältnisse (BLISS 1961, LANDOLT 1984). In einem Zeitraum von Jahrtausenden konnte sich hier eine Vegetation etablieren, die sehr gut an diese Bedingungen angepasst ist. Die Anpassungen betreffen neben der Morphologie und Physiologie der Pflanzen auch deren Wuchsform, indem Zwergwuchs vorherrscht und klonales Wachstum verstärkt auftritt (BILLINGS und MOONEY 1968, CARLSSON et al. 1990). Hohe Präsenz klonal wachsender Pflanzen führt aber nicht etwa zu einer Uniformität bezüglich biologischer Formen; es herrscht im Gegenteil eine grosse Diversität an Wuchsformen und Wachstums-Strategien.
In den letzten 20 Jahren wurde in vielen Wintersportorten stellenweise die natürliche Pflanzendecke inklusive des gewachsenen Bodens innerhalb weniger Tage grösstenteils bis vollständig zerstört, um Skipisten zu erstellen, bestehende zu verbreitern und ihre Sicherheit zu erhöhen. Auf solchen Planien in der alpinen Stufe beträgt der mittlere Deckungsgrad der Vegetation lediglich noch 4-5 % (MEISTERHANS 1988) und die Bodenschichtung ist zerstört. Der oberflächliche Humus, die Feinerde und damit auch die Samenbank werden sehr rasch in tiefere Schichten verlagert oder durch erhöhten Oberflächenabfluss (CERNUSCA 1977, SCHAUER 1981) talwärts weggeschwemmt. Auf Planien herrschen also zusätzlich zu den natürlicherweise ungünstigen Bedingungen erschwerte Verhältnisse.

1.1. WAS IST KLONALES WACHSTUM?

Unter klonalem Wachstum versteht man die wiederholte Bildung vegetativer Einheiten, die zu einer horizontalen Ausbreitung einzelner Pflanzen führt (HARPER 1977, SILVERTOWN 1987). Die klonal wachsenden Einheiten bleiben dabei unmittelbar verbunden und unterhalten physiologische Beziehungen (TSCHURR 1987, SCHÜTZ 1988). Klonales Wachstum bildet eine Sonderform des expansiven Wachstums (URBANSKA 1992).
Die vegetativen Grundeinheiten, die beim klonalen Wachstum iterativ gebildet werden, bezeichnet man als Ramets (KAYS und HARPER 1974, HARPER

1977, MARSHALL 1990). Ein Ramet kann im Falle einer Trennung von der Mutterpflanze selbständig und unabhängig existieren (COOK 1983, URBANSKA 1992). Als grundlegende Einheiten, die leben, sterben und reproduzieren (ERIKSSON und JERLING 1990), sind Ramets Teile eines aus einer Zygote entstandenen genetischen Individuums, eines Genets (KAYS und HARPER 1974, HARPER 1977, SILVERTOWN 1987).
Es ist generell zu unterscheiden zwischen "Wachstum" und "Fortpflanzung": während Wachstum die Folge der Entwicklung von Meristemen ist und somit den räumlichen Aspekt besetzt, beinhaltet Fortpflanzung die Bildung neuer Individuen, wobei diese sowohl sexueller als auch asexueller Herkunft sein können. Es entstehen physiologisch unabhängige Nachkommen, die eine neue Generation im demographischen Sinne darstellen (URBANSKA 1985). Insbesondere der Begriff der vegetativen Fortpflanzung soll eindeutig angewendet werden: Er bezeichnet einerseits eine Fragmentation der klonal wachsenden Pflanze (=Klonierung), andererseits auch die Fortpflanzung mittels spezieller vegetativer Strukturen wie zum Beispiel Brutknospen oder Bulbillen (URBANSKA 1985). Fragmentation kann einerseits spontan geschehen; dies ist bei vielen ausläuferbildenden Arten wie *Trifolium repens*, aber auch diversen Horstgräsern (WILHALM unveröff.) oder dem kompakt wachsenden *Cirsium spinosissimum* (TSCHANDER 1989) bekannt. Andererseits kann sie aber auch von aussen aufgezwungen werden, zum Beispiel durch Steinschlag oder Hangrutschungen. In beiden Fällen entstehen Klone, das heisst Gruppen erbgleicher biologischer Individuen (URBANSKA 1992).

1.2. RÄUMLICHE ASPEKTE DES KLONALEN WACHSTUMS

1.2.1. Morphologie und Geometrie klonal wachsender Pflanzen

Allgemein können drei Muster klonalen Wachstums unterschieden werden, welche sich besonders in der Anfangsphase der Besiedlung eines Standortes klar erkennen lassen. Später und vor allem bei dichter Besiedlung ist es zum Teil schwierig, zwischen den einzelnen Mustern - insbesondere zwischen netzartigem und zentrifugalem Wachstum - zu unterscheiden. Viele Arten zeichnen sich auch durch einen Polymorphismus ihrer morphologischen Organisation aus. Dabei kann es zur Ausbildung von Mustern kommen, bei denen dichtausfüllende Klonteile mit einer linearen Komponente abwechseln (STÖCKLIN 1992).

Lineares Wachstum, bei dem ein Genet neue Ramets frontal nach vorne produziert, ist das wohl einfachste Wachstumsmuster. Es führt zu einer streifenförmigen Habitatbesetzung und ist dadurch speziell gut für die invasive Kolonisation eines Standortes geeignet. Ein Beispiel für lineares Wachstum ist *Carex arenaria*. Diese von NOBLE et al. (1979) untersuchte Art besiedelt von der Seite her vegetationslose und unbefestigte Sanddünen. Die gerichtete Wuchsform verhilft ihr dabei zu schnellem Vorwärtskommen und entsprechender Erschliessung neuer Nährstoffquellen.
Ein zweites Muster ist das **netzartige Wachstum**, das durch Verzweigungen der horizontalen Achse zustande kommt. Dies ergibt eine unregelmässige Besetzung der Fläche. Insbesondere Pflanzen, die auf den Nährstoffgehalt im Boden reagieren, zeigen solches Wachstum. Die Verzweigungswinkel und mit ihnen die gesamte Geometrie der Pflanze gehorchen oft bestimmten Regeln (BELL und TOMLINSON 1980). So ist der bei *Solidago canadensis* (SMITH und PALMER 1976) und *Alpinia speciosa* (BELL 1979) gefundene Verzweigungswinkel von 60°, der zu einem Sechseck-Muster führt, allgemein sehr häufig. Geometrisch gesehen ist dieses Muster eine der effizientesten Möglichkeiten, einen beschränkten Raum möglichst dicht zu besiedeln, ohne dass er überbesetzt würde.
Die dritte Gruppe von Pflanzen vergrössert ihr Individuumareal durch **zentrifugales Wachstum**. Dabei verschwinden die klaren Ausbreitungsachsen, wie dies bei den horstbildenden Gräsern zu sehen ist. Die eingenommene Fläche ist mehr oder weniger kreisförmig und meist relativ klein, da die Ramets dicht gedrängt stehen. Vorteile bestehen insbesondere in räumlich stabilen Standorten (PITELKA und ASHMUN 1985) mit grossem Konkurrenzdruck: Durch die minimalen interspezifischen Kontakte werden die Pflanzen begünstigt. Nicht alle Ramet-Klumpen bestehen allerdings aus nur einem Genet. COOK (1983) fand zum Beispiel bei *Viola blanda*, dass die dichtgedrängten Ramet-Gruppen meist aus verschiedenen Genets zusammengesetzt waren.

1.2.2. Wuchsformen und Strategien klonal wachsender Pflanzen

Zwischen den drei Grundmustern des klonalen Wachstums gibt es eine Vielzahl von Übergängen, die zu einer ebenso grossen Anzahl typischer Wuchsformen der Pflanzen führt. HARTMANN (1957) beschrieb detailliert die in den Alpen vorkommenden Formen (Tab. 1).
HARTMANN stellte sein System vor allem im Hinblick auf die Möglichkeit zur vegetativen Fortpflanzung auf, weshalb den unterirdischen Strukturen erhöhte

Tab. 1. Wuchsformen klonaler alpiner Pflanzen. Nach HARTMANN (1957), vereinfacht.
Growth forms of clonal alpine plants. After HARTMANN (1957), simplified.

	Homo-rhizie	Allorhizie: starke Adventivwurzelbildung	schwache Adventivwurzelbildung	ohne Adventivwurzelbildung
Ausläufer	H1	A1	-	-
Kriechtriebe in relativ lockerer Verbindung	H2a	A2a	B2a	-
Kriechtriebe bilden ein polsterartiges Sprossystem	H2b	A2b	B2b	C2b
Allorhize Erdstämme, Wuchsrichtung v.a. vertikal	H3a	A3a	B3a	C3a
Allorhize Erdstämme, Wuchsrichtung v.a. horizontal	H3b	A3b	B3b	C3b

Bedeutung zukam. Allgemein kann gesagt werden, dass homorhize Pflanzen den allorhizen in dieser Beziehung überlegen sind, da ihr gesamtes Sprossystem der vegetativen Fortpflanzung dienen kann. Innerhalb der allorhizen Pflanzen nimmt die Möglichkeit für eine erfolgreiche vegetative Fortpflanzung insbesondere mit abnehmender Adventivwurzelbildung ab.
Das klonale Wachstum als solches und damit die räumliche Ausbreitung der Pflanzen waren Ausgangspunkt für das Konzept von HARPER (1977, 1978) und LOVETT-DOUST (1981a, 1981b). Sie beschrieben zwei Strategien der Raumbesetzung: Beim **Guerilla-Typ** entwickeln sich die Ramets in einer gewissen Distanz voneinander, so dass der Standort ziemlich dünn besiedelt wird. Die Ausbreitungsgeschwindigkeit ist hoch. Beim **Phalanx-Typ** entstehen kompakte klonale Strukturen, was zu einer hohen Besiedlungsdichte und einer langsamen Ausbreitung führt.
Diese beiden Typen bilden die Eckpfeiler eines Kontinuums. Diesbezüglich haben die Strategien einen Bezug zu den Wachstumsmustern: Lineares Wachstum zeigen fast ausschliesslich Guerilla-Strategen, zentrifugales Wachstum führt meist zu Phalanx-Strategie. Netzartiges Wachstum kann in beiden Strategien enden.

1.2.3. Phänotypische Plastizität

Die Art und Weise, wie eine Pflanze an ihrem Standort wächst, wird nicht nur durch die genetische Veranlagung allein bestimmt. Wesentlichen Einfluss haben auch ökologische Faktoren (JEFFERIES 1984, KIK et al. 1990, SCHMID und BAZZAZ 1990), so dass die morphologische Form Ausdruck eines fortwährenden Umweltprozesses ist (BELL 1984). Die externen Faktoren sind also die eigentlichen Regulatoren des klonalen Wachstums, die das interne Grundmuster modifizieren (WAREING 1977, GONZALEZ-MARTIN und TOJA 1990). Verän-

dert werden zunächst die Grundelemente der Pflanze wie zum Beispiel die Blätter, sowie - wenn auch in abgepufferter Form (HUTCHINGS und SLADE 1988, MAILLETTE 1992) - die Ramets und Ausläufer als daraus zusammengesetzte Elemente und damit die gesamte Wuchsform und Wachstums-Strategie.
Ein Faktor, der den Phänotyp beeinflusst, ist das Habitat mit den darin vorkommenden Lebewesen: Insbesondere wurde Konkurrenz mit anderen Pflanzenarten als wichtige Komponente, die das Grundmuster verändern kann, erkannt (TURKINGTON 1989a, 1989b, TURKINGTON und CAVERS 1979). So war zum Beispiel das klonale Wachstum bei *Solidago canadensis* am grössten in Nachbarschaft von *Aster pilosus* und am geringsten in eigener Nachbarschaft (HARTNETT und BAZZAZ 1985a). BÜLOW-OLSEN et al. (1984) fanden allgemein, dass beim Zusammentreffen zweier Genets mit relativer Guerilla- bzw. Phalanx-Form zueinander diese sich in der Grenzzone bezüglich ihrer Wuchsform angleichen. Ist die Nachbarschaft sehr eng, resultiert pro Art eine kleinere Wachstumsrate als bei lockerer Nachbarschaft. Dies deshalb, weil die Pflanzen möglichst wenig überlappende Zonen, in denen von beiden Beteiligten Ressourcen entzogen werden, schaffen möchten. Der gleiche Effekt liegt wohl dem Befund zugrunde, dass mit zunehmender Kompaktheit des Genotyps (also Richtung Phalanx-Strategie) die Nachbarn stärker in ihrer Wuchsform beeinflusst werden (SOLANGAARACHCHI und HARPER 1989) bzw. ebenfalls kompakter wachsen (SCHMID und BAZZAZ 1992).
Als abiotische wachstumsbestimmende Faktoren sind neben dem Wasser vor allem das Licht und die Nährstoffe von Bedeutung. Sie sind in ihrer Wirkung auf die Pflanzen sehr ähnlich (SLADE und HUTCHINGS 1987d, HUTCHINGS und MOGIE 1990): Bei wenig Licht zeigen die Pflanzen vorwiegend unidirektionales Wachstum mit langen Internodien und nur wenigen kleinen Ramets (SLADE und HUTCHINGS 1987c, SUTHERLAND 1990) bei gleichbleibenden Verzweigungswinkeln (SUTHERLAND und STILLMAN 1988). Genau das gleiche wurde an nährstoffarmen Stellen gefunden (SLADE und HUTCHINGS 1987b, WENNSTRÖM und ERICSON 1992). Die Wachstumsveränderungen können sich auch auf unterirdische Strukturen erstrecken: *Solidago canadensis* zum Beispiel produziert weniger, dafür längere Rhizome, wenn die Ramets eine Nährstoffbeschränkung zu ertragen haben (HARTNETT und BAZZAZ 1983). Demgegenüber finden sich an bezüglich Licht bzw. Nährstoffen günstigen Standorten oft Aggregationen von gut ausgebildeten Ramets, da sich die Ausläufer stark verzweigen und die Internodien kurz bleiben. *Trisetum distichophyllum* zum Beispiel ist am natürlichen, nährstoffarmen Standort ein typischer Guerilla-

Stratege, formt aber unter nährstoffreichen Bedingungen kompakte Horste (URBANSKA 1992).
Im Gesamtbild ergibt sich, dass dichteunabhängige abiotische Faktoren mindestens so wichtig und wahrscheinlich viel wichtiger für die Kontrolle einer Population sind als dichteabhängige interne Faktoren (VAN DER MEIJDEN 1988).

1.3. KONSEQUENZEN DES KLONALEN WACHSTUMS

1.3.1. Physiologische Integration der Ramets: Nutzen und Gefahren

Herausragendes Merkmal des klonalen Wachstums ist die physiologische Verbindung der Ramets untereinander. Dadurch ist es den Pflanzen möglich, aufgenommene Nährstoffe und Wasser zu allen Ramets hinzuführen (HEADLEY et al. 1990), auch wenn diese selbständig leben könnten. Der Transport innerhalb der Pflanze geschieht vorwiegend akropetal (WELKER et al. 1991), also hin zu jungen wachsenden Organen (MOORBY 1977). Insbesondere im Xylem transportierte Stoffe werden nur in diese eine Richtung verlagert, während im Phloem zusätzlich eine geringe basipetale Bewegung gemessen wurde (PRICE et al. 1992).
Das Mass der physiologischen Integration ist weder räumlich noch zeitlich konstant. So werden die Stoffe hauptsächlich entlang eines Stolons oder einer vergleichbaren Struktur transportiert. Hingegen treten kaum Verlagerungen zwischen einzelnen Blättern eines Ramets oder verschiedenen Hauptachsen einer Pflanze auf (PRICE und HUTCHINGS 1992). Junge, sich entwickelnde Ramets sind stark in das System der Stoff-Flüsse eingebunden. Später nimmt der physiologische Eintrag ab (MARSHALL 1990). Allerdings kann diese relative Unabhängigkeit wieder aufgehoben werden, indem bei lokal schlechten Bedingungen die betroffenen Ramets wieder vermehrt Nährstoffe und Wasser von lokal bevorteilten Ramets erhalten (HARTNETT und BAZZAZ 1983).
Eine physiologische Integration bringt für die klonal wachsende Pflanze Nutzen: Die Unterstützung von jungen Ramets hilft diesen, sich erfolgreich zu etablieren; der Empfang von lebenswichtigen Stoffen sichert das Überleben für lokal unter ungünstigen Bedingungen lebende Ramets; einmal aufgenommene Nährstoffe können aus absterbenden Sprossen recycliert und verlagert werden (STÖCKLIN 1992). Solche Vorteile, die gegenüber aklonalen Pflanzen zutage treten, tragen klonalen Pflanzen gerade in klimatisch ungünstigen Zo-

nen wie der alpinen Stufe und der Tundra einen Konkurrenzvorsprung ein. Da an solchen Standorten die erfolgreiche Keimlungsetablierung erschwert ist, können langlebige Pflanzen, wie dies klonale Individuen dank der gegenseitigen Unterstützung der Ramets sind, den Raum besetzen (PROCK 1990, CALLAGHAN und EMANUELSSON 1992). Aber auch an bezüglich Nährstoffen inhomogenen Standorten erhalten klonal wachsende Pflanzen einen Vorteil: Dank ihrer phänotypischen Plastizität ist es ihnen möglich, lokal ungünstige Stellen rasch zu durchqueren, indem sie längere Ausläufer ausbilden und weniger Ramets produzieren. Treffen sie dann auf gute Bedingungen, stellen sie sofort wieder um: Produktion kürzerer Ausläufer und vieler Ramets (SLADE und HUTCHINGS 1987a). In diesem Sinne zeigen Pflanzen mit klonalem Wachstum "foraging"-Verhalten. "Foraging" wird definiert als Prozess, in dem ein Organismus seine Aktivitäten innerhalb des Habitats auf den Erwerb essentieller Ressourcen ausrichtet (SLADE und HUTCHINGS 1987b) und wird mit "Nahrungsaneignung" übersetzt.
An Gefahren für ein klonal wachsendes Individuum sind vor allem zwei von Bedeutung: Einerseits kann sich lokaler Stress oder Beschädigung auf das ganze Individuum auswirken, andererseits können sich Krankheiten innerhalb der Pflanze ziemlich leicht ausbreiten. Dagegen wurden verschiedene Vorkehren getroffen: a) Desintegration von Ramets, so dass lokale Störungen nicht die gesamte Pflanze stressen oder sich Pathogene nicht überall hin verteilen können (ERIKSSON 1988, ERIKSSON und JERLING 1990), b) erhöhte Wachstumsgeschwindigkeit bei Befall von Pathogenen, so dass die weit entfernten Ramets nicht infiziert werden können (WENNSTRÖM und ERICSON 1992), c) Induktion von Toleranz auf Stressfaktoren in die Tochter-Ramets. Dies stellten OUTRIDGE und HUTCHINSON (1991) bei mittleren Cadmium-Belastungen fest.

1.3.2. Nahrungsaneignung und Dichteproblem

Die Konzentration von Ramets an günstigen Stellen kann zu einer allzu dichten Besiedlung führen. Die Erschöpfung der Nährstoffe und Eigenbeschattung sind die Folgen. Um eine maximale Ökonomie zwischen Nahrungsaneignung und Ausbeutung des Standortes zu erhalten, ist die Architektur des Genets adaptiv (COOK 1985). Die Kontrolle der Dichte geschieht in erster Linie intern: Für die Einhaltung eines Gleichgewichts sorgen einerseits apikale Dominanz-Effekte und Variation des Verzweigungswinkels (CALLAGHAN et al. 1990), andererseits eine gesteigerte Todesrate der Ramets bei Überbesiedlung

(SARUKHÁN und HARPER 1973, CARLSSON und CALLAGHAN 1990, CARLSSON et al. 1990). Umgekehrt wird die Ramet-Produktion mit abnehmender Dichte höher (SARUKHÁN 1974, JONSDOTTIR 1991). Bei grosser Dichte wurde zum Beispiel bei *Eichhornia crassipes* eine Umlagerung der Kräfte auf Blütenproduktion gefunden (GEBER et al. 1992), wohingegen bei *Solidago canadensis* die Blüten verzögert und in geringerer Anzahl erschienen (HARTNETT und BAZZAZ 1985b). Es gibt aber auch Hinweise, dass selbst an stark besiedelten Standorten die Dichte zusätzlich extern reguliert wird: *Schizachyrium scoparium* reagierte beispielsweise auf sinkende interklonale Störung mit einer Erhöhung der Ramet-Produktion, allerdings nicht in gleichem Ausmass wie bei Reduktion der intraklonalen Dichte (BRISKE und BUTLER 1989).
Alle genannten Autoren betrachten die Dichteregulation als einen dynamischen Prozess innerhalb der Pflanze, bei dem der grösste Vorteil für das ganze biologische Individuum gesucht wird. Eine andere Sichtweise haben VERKAAR (1987) und PYSEK (1991), die von intraklonaler bzw. interspezifischer Konkurrenz sprechen. In diesem Fall setzen sich die lokal stärksten Ramets oder Rametgruppen ohne Rücksicht auf den Gesamt-Nutzen für das Individuum durch.
Das von YODA et al. (1963) gefundene "$-^3/_2$ power law" beschreibt mathematisch, wie die Selbstauflichtung einer Population bei Dichtestress abläuft. Überprüfungen an verschiedenen Arten erbrachten zum Teil eine Bestätigung (KAYS und HARPER 1974, SARUKHÁN et al. 1984), zum anderen Teil keine Hinweise auf die Richtigkeit (PITELKA 1984, LONSDALE 1990) bzw. mindestens drei verschiedene mögliche Kurven (HUTCHINGS 1979). Art und Weise und Ausmass der Selbstauflichtung dürften also artspezifisch sein. Ob eine Selbstauflichtung auch auf Individuum-Ebene geschieht, indem Ramets oder Rametgruppen absterben, ist unklar. Allerdings konnte WILHALM (unveröff.) bei Horstgräsern relativ früh eine Selbstfragmentation feststellen, so dass die Horste aus einzelnen Triebgruppen bestehen. Die Elimination einzelner kleinerer Triebgruppen in der Folge scheint durchaus möglich.

1.4. PROBLEMSTELLUNG

Schwerpunkt der vorliegenden Arbeit waren experimentelle Untersuchungen, welche zum Ziel hatten, Kenntnisse über das Wachstum und die Dynamik klonal wachsender Pflanzen zu gewinnen. Wachstum ist die irreversible Zunahme an Substanz und räumlichem Umfang (URBANSKA 1992) und ist ein

Sammelbegriff für verschiedene Prozesse. Diese Wachstumsprozesse, die einerseits bei der Pflanzenentwicklung, andererseits bei etablierten Individuen jährlich von neuem ablaufen, wurden näher beleuchtet: Wann läuft welcher Prozess ab und wie äussert sich das? Wie ist das Kräfteverhältnis zwischen genetischer Fixierung und umweltbedingter Modifikation? Wachstum und damit verbunden Tod sind Voraussetzung für eine Dynamik, welche der zweite Gegenstand genauerer Untersuchungen war: Was für eine Dynamik entwickeln die experimentellen Module nach ihrer Auspflanzung im Feld? Ergibt sich auch eine Populationsdynamik und durch was ist sie geprägt?
Diese Untersuchungen waren Grundlage für einen anwendungsorientierten Aspekt: Wegen Erosionsgefährdung, aber auch aus landschaftsästhetischen Gründen, besteht ein Handlungsbedarf, bestehende Planierungen zu renaturieren. Unter Renaturierung wird die Rückführung von Ökosystemen in naturnähere Zustände verstanden (KLÖTZLI 1991). Es war deshalb auch ein Ansatzpunkt der vorliegenden Arbeit, autochthones Pflanzenmaterial auf seine Eignung zur Renaturierung von Skipistenplanien zu testen.
Folgende Überlegungen führten zur Verwendung von alpinen Leguminosen: 1) Die zwanzig in der alpinen Stufe wachsenden Arten (HESS et al. 1967-72) repräsentieren beide Extreme der Wachstums-Strategien (Guerilla- und Phalanx-Strategie) und die meisten Wuchsformen nach HARTMANN (1957). So konnte erstens die ganze Bandbreite der biologischen Diversität an Wachstumsformen getestet werden; zweitens bestand die Annahme, dass sich zumindest einige Wachstumsmuster aufgrund dieser verschiedenen Bautypen ergeben und so Schlüsse auf die Reaktion anderer Arten des gleichen Typs gezogen werden können. 2) Die Vergesellschaftung mit Wurzelknöllchen-Bakterien hat zur Folge, dass die Stickstoff-Gehalt im Boden gefördert wird. Dieser Aspekt erhält seine Bedeutung hinsichtlich Renaturierungen.

2. DAS UNTERSUCHUNGSGEBIET

Das Untersuchungsgebiet liegt in der Landschaft Davos in den nordöstlichen Zentralalpen. Dieses Gebiet ist durch seine vielfältige Geologie gekennzeichnet: Gerade über der Ortschaft Davos befindet sich das Gebiet von Strela und Schiahorn, welches wie auch die Casanna aus Dolomit (Karbonat-Gestein) besteht. Die dazwischen liegenden Salezerhorn und Grüenturm sowie das Gebiet südlich der Strela und auf der Jakobshorn-Talseite werden durch Silikat-Gesteine gebildet. Dazu findet sich noch ein Serpentinit-Gebiet zwischen Wolfgang und Totalphorn (CADISCH et al. 1929).
Das engere Untersuchungsgebiet liegt in der alpinen Stufe hauptsächlich in Höhen von 2200 bis 2600 m. Die Grenzen werden gebildet durch Gotschnagrat, Dürrboden, Ducantal, Chummerhüreli, Chüpfenflue, Casanna und wiederum Gotschnagrat (Fig. 1).
Die Versuchsflächen auf Silikat (Fig. 2) befinden sich am Jakobshorn, wenig unterhalb der Luftseilbahn-Endstation auf 2460 bis 2480 m Höhe. Die Exposition ist Nordost, die Neigung beträgt zwischen 2 und 8°. Es handelt sich um einen breiten, sehr stark befahrenen planierten Skipistenabschnitt in relativer Muldenlage, der durch zwei Luftseilbahnen und drei Skilifte erschlossen wird. In der näheren Umgebung wächst als Klimaxvegetation ein *Caricetum curvulae*, welches von der Planierung ebenso betroffen wurde wie eine Geröllhalde mit grobem Blockschutt.
Die 2420 bis 2460 m hoch gelegenen Versuchsflächen über Karbonatgesteinen sind südostexponiert. Der Hang an der Strela ist zwischen 0 und 15° geneigt und weist ausgeprägte Kuppen- und Muldenlagen auf. Die Planie dient als Piste für einen Skilift. Die natürliche Vegetation an diesem Ort wäre ein *Seslerion coeruleae* (LANDOLT et al. 1986), das in Kuppenlagen in ein *Caricion firmae* und in Mulden in Richtung Schneetälchenfluren übergeht.

Das Klimadiagramm vom Weissfluhjoch (Fig. 3) beschreibt die Bedingungen, wie sie ungefähr im engeren Untersuchungsgebiet, insbesondere an den Bepflanzungsstellen, herrschen: Die Jahresmitteltemperatur liegt unter 0°C und es können das ganze Jahr hindurch Fröste oder Schneefall auftreten; die Niederschläge sind relativ hoch und haben ein Maximum im Sommer, also während des ersten Teils der Vegetationsperiode, die von Juli bis Anfang Oktober dauert. Das Klima ist deutlich kontinental gefärbt (GIGON 1971).

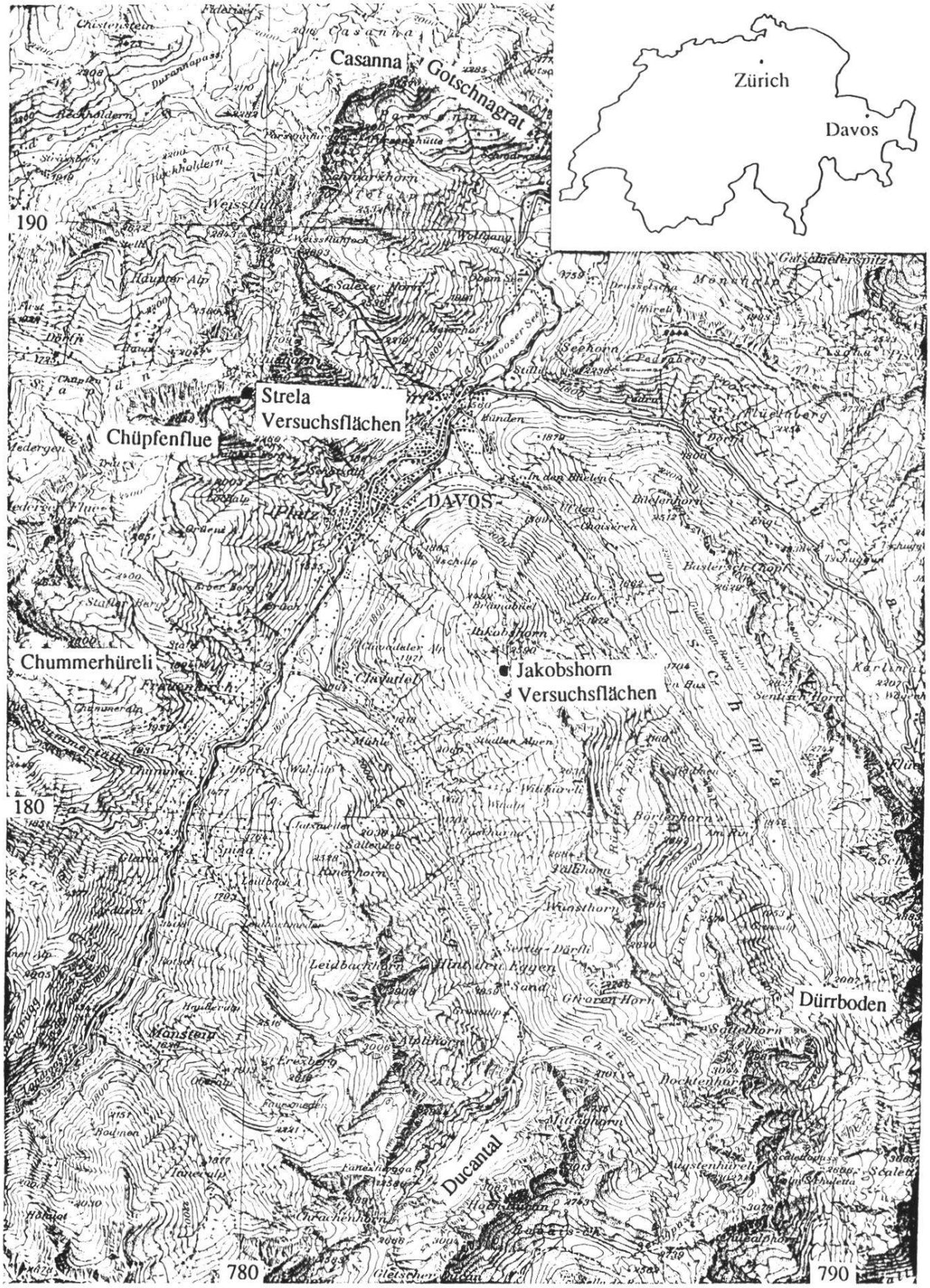

Fig. 1. Lage des Untersuchungsgebietes (reproduziert mit Bewilligung des Bundesamtes für Landestopographie vom 28.9.1992).
Location of the study site (permission for copyright by the Swiss Federal Office of Topography from September 28, 1992).

Fig. 2. Die Versuchsflächen am Jakobshorn.
Oben: Gesamtansicht. Skipistenplanie mit Versuchsflächen, zu beiden Seiten die natürlichen Vegetationen sowie am unteren Bildrand ein Teil der Geröllhalde.
Unten: Teilansicht mit Curlex-Decken, welche sich mit zunehmendem Alter besser in die Landschaft einpassen.
Trial plots at Jakobshorn.
Above: Overview. Graded ski run with trial plots, natural vegetation on both sides and part of the scree.
Below: Trial plots with Curlex-blankets.

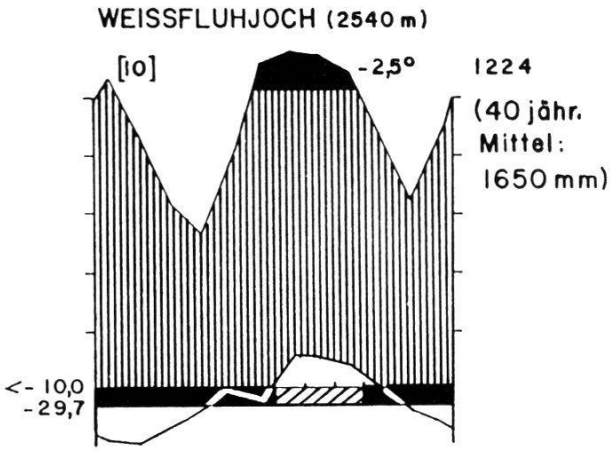

Fig. 3. Klimadiagramm vom Weissfluhjoch (nach GIGON 1971).
Diagram of clima from Weissfluhjoch (after GIGON 1971).

In den Vegetationsperioden der Jahre 1987 bis 1991 war das Wetter durchschnittlich durchwegs zu warm, nämlich zwischen 1.1°C (1989) und 2.5°C (1991). Die Niederschläge beliefen sich auf 95% (1991) bis 103% (1987) des Durchschnitts, wobei grosse monatliche Schwankungen auffielen. So war zum Beispiel der September 1991 mit 148% niederschlagsreich, während im darauffolgenden Oktober nur noch 40% der üblichen Wassermenge fiel (SMA 1987-1991).

3. MATERIAL UND METHODEN

3.1. DAS PFLANZENMATERIAL

Alle verwendeten Leguminosen-Arten stammen aus dem Untersuchungsgebiet, wo sie in den Jahren 1987 bis 1991 mit wenigen Ausnahmen in Höhen zwischen 2200 und 2620 m ü.M. von den zwei Substraten Karbonat und Silikat, der zum Teil auch basenreich war, gesammelt wurden (Tab. 2 und 3). Hinweise auf mögliche Fundorte stammten von SCHIBLER (1937), die Bestimmung der Arten erfolgte nach HESS et al. (1967-72). Die Pflanzen wurden entweder direkt kloniert oder für spätere Serien im Versuchsgarten Zürich eingepflanzt.

Tab. 2. Herkunft der Leguminosen auf Silikat. Koordinaten nach LK Blatt 1196, 1197 und 1217; 1:25'000.
Origin of the legumes from silicate.

Art	Fundort/Höhe m ü. M.	Koordinaten	Sammeldatum
Trifolium badium	Grüenturm 2320-2350	781.150/187.975	August/Oktober 87, Juli 89/90/91
Trifolium alpinum	Dorftälli 2320	781.450/188.325	August 87
	Dorftälli 2290	781.700/188.375	August 87
	Latschüelfurgga 2400-2410	778.525/186.075	Juli 88, Juli 89
	Jakobshorn 2400	784.150/182.775	September 88
	Chörbsch Horn 2540	777.175/184.975	Juli 89
Trifolium pallescens	Dürrboden 2100	790.200/176.475	1988
Trifolium repens	Chummerhüreli 2600	776.775/182.775	1986
	Salezerhorn		1987
	Grüenturm		1987
Trifolium thalii	Strelagipfel 2620	778.950/186.925	September 87
	Strelagrat 2520	779.175/187.050	Juli 88
	Grüenturm 2320	781.175/187.925	Juli 89
Trifolium nivale	Grüenturm 2510	780.825/188.275	August 87
	Strelagrat 2520	779.175/187.050	September 88
	Grüenturm 2310-2330	781.125/187.925	Juli/Aug. 90, Juli 91
Lotus alpinus	Strelagrat 2530	779.200/187.075	August/Oktober 87
	Jakobshorn 2430-2440	784.000/182.550	Juli 88, Juli 90
	Latschüel 2400	778.425/186.200	Juli 89
	Chörbsch Horn 2540	777.175/184.975	Juli 89
Hippocrepis comosa	Strelagrat 2520	779.175/187.050	September 88
Astragalus alpinus	Grüenturm 2320-2340	781.175/187.950	August/Oktober 87, Juli 89, Juli 90
Oxytropis campestris	Grüenturm 2420	781.025/188.025	August/Okober 87
	Chörbsch Horn 2460	777.975/185.300	September 88

Tab. 3. Herkunft der Leguminosen auf Karbonat. Koordinaten nach LK Blatt 1196, 1197 und 1217; 1:25'000.
Origin of the legumes from carbonate.

Art	Fundort/Höhe m ü. M.	Koordinaten	Sammeldatum
Trifolium badium	Cheren 2020	784.850/176.000	September 88
	Strelapass 2340	779.950/187.300	Juli 89
Trifolium thalii	Strelagrat 2500-2520	779.325/187.100	August/Oktober 87, Juli 88/89/91
	Ducantal 2190	784.175/174.950	September 88
Trifolium nivale	Strelagrat 2500-2520	779.350/187.125	September 88, Juli 89, 1990
	Strelapass 2340	779.950/187.300	Juli 89
Lotus alpinus	Ducantal 2250	783.775/174.625	September 88
Hippocrepis comosa	Schiawang 2310	781.175/187.350	August 1987
	Grüenhorn 2300	781.500/192.075	Oktober 87
	Ducantal 2210	784.050/174.950	September 88
	Schiawang 2360	780.675/187.425	1990
	Schiawang 2330	780.250/187.300	Juli 91
Astragalus frigidus	Gotschnagrat 2260	783.275/192.500	Juli 88
Oxytropis jacquinii	Vorder-Latschüel 2480	778.600/186.500	August 87 Juli 88, Juli 89
	Ducantal 2220	783.900/174.775	September 88
	Vorder-Latschüel 2450	778.500/186.300	Juli 89
Anthyllis alpestris	Strelaberg 2430	779.750/187.175	August/Oktober 87
	Strelagrat 2480-2510	779.550/187.150	September 88, 1990, Juli 91
	Vorder-Latschüel 2550	778.700/186.775	Juli 89
Hedysarum obscurum	Gotschnagrat 2260	783.275/192.500	Juli 88
	Ducantal 2150	784.450/175.150	September 88
	Vorder-Latschüel 2450	778.425/186.275	Juli 89

Tab. 4. Einteilung der Leguminosen nach Strategie, Wuchsform (vgl. Kap. 1.2.2.) und Standortsansprüchen.
Classification of the legumes after strategy, growth form and location of growth.

Art	Strategie	Wuchsform	Standortsansprüche (Böden)
Trifolium badium	phalanx	C3b	ziemlich feucht, nährstoffreich, kalkhaltig und tonig
Trifolium alpinum	phalanx	C3a	trocken, kalkarm
Trifolium pallescens	phalanx	C3b	Kalkschutt von Gneis und Schiefer; Grate
Trifolium repens	guerilla	A1	eher feucht, nährstoffreich, dicht, lehmig
Trifolium thalii	phalanx	C3b	eher feucht, kalk- und etwas stickstoffhaltig, steinig
Trifolium nivale	phalanx	B2b	ziemlich nährstoffreich, lehmig
Lotus alpinus	guerilla	B2a	locker, steinig, kalkreich und -arm
Hippocrepis comosa	phalanx	C3b	ziemlich trocken, locker, kalkhaltig
Astragalus alpinus	guerilla	A2a	steinig, kalkhaltig
Astragalus frigidus	guerilla	C3b	eher feucht, nährstoffreich, kalkhaltig
Oxytropis campestris	phalanx	C3a	eher trocken, kalkhaltig; Grate
Oxytropis jacquinii	phalanx	C3a	eher trocken, kalkhaltig, steinig; Grate
Anthyllis alpestris	phalanx	C3b	steinig, kalkhaltig
Hedysarum obscurum	guerilla	C3b	locker, kalkhaltig, im Winter oft schneefrei

Die alpinen Leguminosen unterscheiden sich bezüglich ihrer Anpassungen und Ansprüche beträchtlich (Tab. 4). Während bereits bei den Strategien sowohl der Guerilla- als auch der Phalanx-Typ vorkommen, fördert die Betrachtung der Wuchsform noch deutlichere Unterschiede zutage: Von oberirdischen Ausläufern bis Sprossverbandsrosetten sind diverse Wuchsformen vertreten. Der Standortsansprüche der Arten reichen von eher armen bis zu ziemlich stickstoffreichen Böden.

3.2. KLONIERUNGEN UND GEWÄCHSHAUS-UNTERSUCHUNGEN

3.2.1. Einzelrametklonierungen

Alle untersuchten Arten wurden der Einzelrametklonierung (SRC-Methode) unterzogen. Bei dieser Art der Klonierung werden die einzelnen Ramets eines Individuums voneinander getrennt, wobei darauf geachtet wird, dass diese neben dem Sprossteil wenn möglich auch noch ein Stück Wurzel besitzen. Anschliessend wird jedes Ramet für sich als Mutter-Ramet in ein Rootrainer-Kompartiment eingesetzt. Rootrainer sind zusammenklappbare, unten offene und mehrmals verwendbare Kunststoffbehälter, die fünf Kompartimente in einer Reihe besitzen. Diese sind gefüllt mit einer Mischung von zehn Teilen Blumenerde als Grundsubstrat und je einem Teil Quarzsand zur Strukturverbesserung und Perlit zur Speicherung von Wasser sowie der darin gelösten Nährstoffe. Die so erhaltenen Einheiten (Ramet im Rootrainer-Kompartiment) werden im folgenden Module genannt, unabhängig davon, ob und wieviel Tochter-Ramets produziert werden.
Ziel der Einzelrametklonierung ist es, aus wenig Ausgangsmaterial eine maximale Zahl von Modulen zu erhalten. Die alpinen Leguminosen können auf diese Weise um das fünffache wie bei kleinen Individuen von *Anthyllis alpestris* bis über hundertfache - *Hippocrepis comosa* ist ein derartiges Beispiel - vermehrt werden.

3.2.2. Versuchsbedingungen und Kontrollparameter

Die Klonierungsversuche gelangten im Gewächshaus oder im Versuchsgarten in Zürich (460 m ü.M.) zur Durchführung. An beiden Orten, die unmittelbar nebeneinander lagen, wurden die Pflanzen bei Bedarf beschattet und regel-

mässig gegossen sowie unter konkurrenzfreien Bedingungen gehalten. Im Gewächshaus lagen die Temperaturen meist 2-3°C über der Umgebungstemperatur.
Die Module wurden während sechs Wochen in der Regel wöchentlich kontrolliert und die folgenden Parameter berechnet:
Geburtenrate: Anzahl neu erscheinender Ramets in Prozent der Anfangszahl.
Sterberate: Anzahl abgestorbener Ramets in Prozent der Anfangszahl. Dieser Wert schliesst auch den Tod während der Versuchsphase gebildeter Tochterramets mit ein und kann deshalb auf über 100% ansteigen. Aus technischen Gründen ist die Sterberate in den Graphiken mit Negativwerten angegeben.
Rametbilanz: Anzahl tatsächlich vorhandener Ramets in Prozent der Anfangszahl. Bei Versuchsbeginn beträgt der Wert 100%; ist er später grösser, so ist die Bilanz positiv, negativ ist sie im Bereich zwischen 0 und 99%. Sie kann auch berechnet werden: Geburtenrate abzüglich Sterberate plus 100%.
Modulzahl: Anzahl überlebender Module in Prozent der Ausgangszahl.
Ramet/Modul-Quotient (=R/M-Quotient): Berechnung der Anzahl Ramets pro Module. Der Wert beträgt minimal 1, was heisst, dass die vorhandenen Module alle nur aus einem einzigen Ramet bestehen, und ist gegen oben theoretisch unbegrenzt. Der Quotient ist neben der Geburtenrate ein Mass für die Rametproduktion. So bedeutet beispielsweise ein hoher Wert bei negativer Rametbilanz, dass die wenigen überlebenden Module viele Tochterramets produzieren.

3.2.3. Gewächshausversuche

Mit der SRC-Methode wurden folgende Versuche angelegt (s. auch Tab. 5):
Versuch "**Variabilität**": Wiederholte Einzelrametklonierungen sollten erstens Aufschluss über die Bandbreite des Verhaltens der Pflanzen nach einer derartigen Behandlung geben. Zweitens galt es aufzudecken, ob die Variabilität genetisch oder durch allfällige Ungleichheiten in der Versuchsdurchführung (Methodik, äussere Bedingungen wie Wärme, Feuchtigkeit etc.) bestimmt war. Die Wiederholungen wurden einerseits in verschiedenen Jahren, andererseits gleichzeitig parallel angelegt, und zwar sowohl mit frisch vom natürlichen Standort in der alpinen Stufe stammendem Pflanzenmaterial als auch mit Material aus dem Versuchsgarten Zürich. Die Klonierungen fanden zwischen 1987 und 1991 statt und betrafen zehn Arten von Silikat (total 58 Serien) und acht Arten von Karbonat (total 47 Serien). Alle Kontrollparameter wurden angewendet.

Tab. 5. Die Klonierungen 1987 bis 1991 (Anzahl klonierte Module bzw. Anzahl Serien x Anzahl Module).
Cloning treatments 1987-1991 (number of cloned modules or number of series x number of modules).
Versuche: Var = Variabilität - *variability*, JP = Jungpflanzen - *young plants*, Ho = Hormone - *hormones*.

Jahr	1987		1988	1989				1990							1991				
Klonierungs-datum	6./7. Aug.	3.-12. Nov.	18./19. Apr.	13./14. Apr.	17.-21. Apr.	6.-14. Juli	6.-14. Juli	17, Apr.	27.4./ 24,5	24./25. Mai	27.4.- 14.6.	12./13. Juli	12, Juli	12.7.- 9.8.	1./8. Mai	1./8. Mai	9./11. Juli	10, Juli	24.4.- 25.10.
Versuch	Var	Var	Var	Var	JP	Var	Ho	JP	Var	Ho	Zeit	Var	Ho	Zeit	Var	Ho	Var	Ho	Zeit
Arten von Silikat																			
Trifolium badium	50	50	51		2x35	50		50	25	8x25		4x25					2x20		
Trifolium alpinum	50	50	51		4x35	54	50	50											
Trifolium pallescens					2x35	175													
Trifolium repens				211	35	43			20		6x20	25	7x25	5x20	20		20	9x20	8x20
Trifolium thalii		53	30	125	2x35	100	99	50	25	8x25									
Trifolium nivale		50	58	96	35	46		50	20			3x25					2x20		
Lotus alpinus	60	56	59		5x35	55						4x25							21x20
Astragalus alpinus	37	50	50	112	35	50			20		6x20	25	7x25	5x20	20		20		1x19
Astragalus frigidus					35														2x18
Oxytropis campestris		50	30		10	51	49												
Oxytropis jacquinii					25+35														
Anthyllis alpestris					35														
Hedysarum obscurum					35														
Arten von Karbonat																			12x20
Trifolium badium						99													1x16
Trifolium repens															20		20		1x14
Trifolium thalii	50	53	77	111		50	50	50				25					20	9x20	1x12
Trifolium nivale				49		51		50				25	7x25						1x10
Lotus alpinus				118	2x35	79													
Astragalus alpinus					35														
Astragalus frigidus					3x35														
Hippocrepis comosa	60	53	76	183	35	50	50		25	8x25		4x25			2x20	9x20	2x20	9x20	
Oxytropis campestris					35														
Oxytropis jacquinii	50		58			50+50	50		25	8x25		25	7x25						
Anthyllis alpestris		50	62		4x35	44		40	20			20			2x20		4x20		
Hedysarum obscurum					2x35														

Versuch "**Zeit**": Hier ging es in Ergänzung zum vorhergehenden Versuch in erster Linie darum, Veränderungen im Wachstumsverhalten nach der Klonierung im ganzen Jahresverlauf festzustellen. Diese sollten, falls vorhanden, der Phase, in der sich die Pflanze befand (Wachstum, Reproduktion, Anlage von Reservestoffen für den Winter), zugeordnet werden. Dazu wurden wöchentlich oder zweiwöchentlich Individuen derselben Art kloniert, nämlich vom 27. April bis 24. Juni 1990 6 Serien, vom 12. Juli bis 9. August 1990 5 Serien sowie vom 24. April bis 25. Oktober 1991 während der ganzen Vegetationsperiode 24 Serien. Der Versuchsumfang betrug 20 Module pro Serie, zur Untersuchung gelangten *Trifolium repens* und *Astragalus alpinus*. Rametbilanz, Modulzahl und R/M-Quotient waren die protokollierten Grössen.
Versuch "**Hormone**": Es interessierte, inwieweit das genetische Grundmuster des Wachstums durch externe Faktoren verändert oder modifiziert wird. Deshalb wurden den Pflanzen 1989 Neudofix, ein Bewurzelungsmittel auf der Basis veredelter Meeresalgen, verabreicht. 1990 und 1991 kamen während vier Wochen drei verschiedene Pflanzenhormone - nämlich 3-Indolylessigsäure (natürliches Auxin, IAA) und die beiden künstlichen Cytokinine 6-Furfurylamino-purin (Kinetin, KIN) und Benzyladenin (BAP) - in Konzentrationen zwischen 0,5 nM und 5 µM zum Einsatz. Die Pflanzen wurden während der ersten vier Versuchswochen mit den wässrigen Hormonlösungen gegossen, später mit Leitungswasser.
IAA ist unter anderem für die Adventiv- und Seitenwurzelbildung verantwortlich und fördert nach einer Beschädigung die Sprossneubildung und wiederum Adventivwurzelbildung. Nach BLACK und EDELMAN (1970) wird bei einer IAA-Konzentration von 10^{-4} mg/l das Wurzelwachstum maximal gefördert. Bei wesentlicher Überschreitung des Wirkungsoptimums treten dagegen Hemmreaktionen auf. KIN und BAP haben ähnliche Wirkungen: Sie stimulieren die Zellteilungsaktivität von Geweben und beeinflussen Keimung, Blattalterung und Morphogenese. Auch sind sie an Restitutionsprozessen des Sprosses beteiligt. Ihre Konzentration betrug bei Messungen an diversen Arten bis zu 100 µg/l Xylemsaft (NEUMÜLLER 1979, FELLENBERG 1981, LEXIKON DER BIOLOGIE 1986, MOHR und SCHOPFER 1992).
Neben Serien mit lediglich einem zugegebenen Hormon wurden auch Mischungen getestet und mit einer Kontrollserie verglichen. Die Versuche betrafen je vier Arten der beiden Substrate und sahen folgendermassen aus:
Mai 1990 8 Serien à 25 Module: Kontrolle; 0,5 nM/0,05 µM/5 µM IAA; 0,5µM/5 µM KIN; 0,5µM/5 µM BAP. Juli 1990 7 Serien à 25 Module: Kontrolle; 0,5 nM/0,05 µM/5 µM IAA; 0,5 nM/0,05µM/5 µM KIN. Mai 1991

und Juli 91 je 9 Serien à 20 Module: Kontrolle; 0,5 nM/0,05 µM/5 µM IAA; 0,05 µM KIN; 0,5 nM KIN + 0,5 nM IAA; 5 µM KIN + 0,5 nM IAA; 0,5 nM KIN + 0,5 nM BAP; 0,5 nM IAA + 0,5 nM BAP.
Als Kontrollparameter wurden Rametbilanz und Modulzahl gewählt.
Versuch "**Jungpflanzen**": Ein im April 1989 und April 1990 angelegter Versuch war die Überprüfung des Etablierungspotentials aller Arten, nachdem diese in der Klimakammer gekeimt hatten. Der Grund dafür lag in der Bereitstellung von mehr Material für die Feldexperimente.
Der Versuch dauerte sieben Wochen; nur die Modulzahl wurde protokolliert.

3.3. UNTERSUCHUNGEN IM FELDE

3.3.1. Bepflanzungen

Die aus den Gewächshausuntersuchungen erhaltenen Module wurden in der alpinen Stufe auf langjährige Skipistenplanien eingepflanzt. 40 Module in acht gegeneinander versetzten Reihen à fünf Module bildeten die Grundeinheit der Bepflanzung (Fig. 4).

3.3.2. Feldversuche

Demographische Untersuchungen: Um Kenntnis darüber zu erhalten, ob und inwieweit sich die experimentellen Module wie natürliche Individuen verhielten, gelangten 20 Module alle zwei bis drei Wochen einzeln zur Auszählung. Neben Ramet- und Modulzahl fanden auch Blühdauer und -intensität protokollarischen Niederschlag. In der gleichen Weise wurden in der weiteren Umgebung fünf Individuen in ihrer natürlichen Umgebung betrachtet; zur Ausschliessung von (oberirdischen) Konkurrenzeffekten kamen entsprechende Standorte zur Auswahl. In einzelnen Fällen musste die direkt umgebende Vegetation abgeschnitten werden. Die Lebensäusserungen der natürlichen bzw. experimentellen Pflanzen wurden miteinander verglichen.
Ebenfalls von Interesse war die unterirdische Entwicklung der experimentellen Module. Festzustellen, inwieweit Kongruenz zur oberirdischen Entwicklung bestand, war das Ziel. Einmal jährlich wurden pro Art zwei bis drei Module ausgegraben und die Phänologie und Wuchsform des Wurzelsystems, die maximale Länge der Wurzeln und die Anwesenheit von Wurzelknöllchen beschrieben sowie photographisch festgehalten.

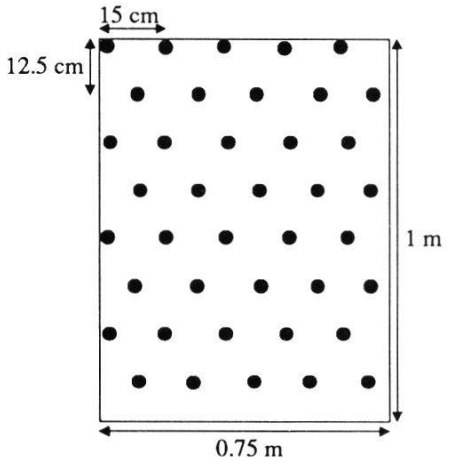

Fig. 4. Muster der Bepflanzung - *Planting schedule.*

Diese Untersuchungen beschränkten sich auf *Trifolium alpinum* und *T. badium* von Silikat, *Anthyllis alpestris* von Karbonat sowie *T. thalii* und *T. nivale* von beiden Substraten.
Von den übrigen Taxa interessierte das **Wachstumsverhalten**: Zu Beginn und am Schluss der Vegetationsperiode wurden Überleben und expansives Wachstum (gemessen an der Rametanzahl) aller Arten festgehalten. Die ganze Saison hindurch dauerte die Beobachtung, ob Blüten erschienen und in welchem Ausmass. In gleicher Weise wie oben erfolgten die Wurzeluntersuchungen. So konnten Aussagen zum vegetativen und generativen Wachstumsverhalten der experimentellen Module und Populationen über die Jahre hinweg gemacht werden.
Die Fragestellungen zur **Selbstsaat** der experimentellen Module betrafen die Möglichkeit der Keimung und das Ausmass der erfolgreichen Etablierung der aus eben dieser Selbstsaat stammenden Samen. Es wurden Keimlinge und Jungpflanzen gezählt.

Soweit möglich kam es bei allen Untersuchungen zu einem Vergleich zwischen mit der Curlex-Decke geschützten und ungeschützten Flächen (Auspflanzung vom Frühsommer 1989), um den Einfluss der Bedeckung abzuschätzen.
Nebeneinander angelegt ergaben diese Grundeinheiten Streifen von einem Meter Breite und unterschiedlicher Länge. Die Streifen wurden mit einer von einem Kunststoffnetz zusammengehaltenen, biologisch abbaubaren Espenholzwolle-Decke, der sogenannten Curlex-Decke, abgedeckt. Damit erhielten die Module einen Witterungsschutz. Gleichzeitig sollten durch die dadurch

La 20	*Axa* 20	*Tb* 20	*Fr* 20
Asa 10	*Tb* 5	*La* 20	*La* 5
Ta 10	*Fr* 10		*Axa* 7
	Asa 5		*Fr* 8

Auspflanzung vom 4.9.1987.

Tn 20	*Fr* 20	*Asa* 20	*Tt* 20	*Axa* 20	*Tn* 20	*Sp* 20	*Axa* 20	*Asa* 20	*Ea* 20	*Asa* 20	*Tn* 40
Sp 20	*Tb* 20	*Axa* 20	*Sp* 20	*La* 15 *Ta* 5	*Asa* 20	*Fr* 20	*Tn* 20	*Fr* 20	*Sp* 10 *Tn* 10	*Axa* 10 *Tb* 5 *Fr* 5	

Tb 25	*Asa* 40	*Tt* 40	*La* 40	*Tr* 40	*Ta* 40	*Tb* 34	*La* 40	*Tt* 40	*Asa* 40	*Tr* 40	*La* 25 *Ta* 15	*Tt* 40	*Asa* 30 *Tr* 10

Auspflanzungen 1988. Oben vom 19.7., unten vom 30.8. Komprimierte Darstellung.

Tr 40	*Asa* 40	*Tn* 40	*Tr* 40	*Tt* 40	*Tr* 40

Ta 40	*Tt* 40	*Tr* 30 *La* 10	*Asa* 19 *Hc* 20	*Tn* 30 *La* 10	*Ana* 35 *Tb* 5	*Tb* 40	*Ta* 40	*Oj* 40	*La* 40

La 40	*Ta* 40	*La* 40	*Tr* 40	*Asa* 30 *Tt* 10	*Tn* 40	*Tr* 40	*Tt* 40

La 40	*Tb* 40	*Asa* 31 *La* 3 *Ta* 5	*Tr* 40	*Ana* 30 *Ta* 10	*Tn* 40

Auspflanzungen 1989. Vom 18.7.: Ganz oben klonierte Module, mitte oben aus Samen gezogene Pflanzen, mitte unten ohne Curlex-Bedeckung: aus Samen gezogene Pflanzen (3 Einheiten links) und klonierte Module (5 Einheiten rechts). Ganz unten klonierte Module vom 30.8.

Tr D 18	*Tt* D 20	*Tn* D 14	*Asa* Z 15	*Tt* 40	*Tn* Z 19	*Asa* Z 2x15	*Tr* Z 2x15
Tr 18	*Asa* Z 15 *Tr* Z 5	*Tn* 15	*Tr* Z 5+10		*Tr* Z 15	Z 2x5	Z 10

Tt 40	*Ta* 40	*Tn* 40	*Tb* 40

Auspflanzungen vom 17.7.1990. Oben klonierte Module, unten aus Samen gezogene Pflanzen.

Fig. 5. Auspflanzungen auf Silikat: Verwendete Arten und Bepflanzungspläne auf dem Jakobshorn. Zahlen = Anzahl Module. Die eingefärbten Bepflanzungseinheiten wurden in diesen Untersuchungen nicht kontrolliert.
Planting schedule of the plots on silicatic soil on Jakobshorn. Numbers = number of modules. The screened plots were not controlled during these studies.
Z = bei der Einpflanzung verschieden alte Module (3 bis 10 Wochen) - *modules of different age (3 to 10 weeks)*, D = in Davos-Clavadel klonierte Module - *modules cloned at Davos-Clavadel.*
Ana = Anthyllis alpestris, Asa = Astragalus alpinus, Axa = Anthoxanthum alpinum, Ea = Epilobium alpinum, Fr = Festuca rubra, Hc = Hippocrepis comosa, Ho = Hedysarum obscurum, La = Lotus alpinus, Oj = Oxytropis jacquinii, Sp = Sibbaldia procumbens, Ta = Trifolium alpinum, Tb = Trifolium badium, Tn = Trifolium nivale, Tr = Trifolium repens, Tt = Trifolium thalii.

geschaffenen spezifischen Verhältnisse Keimungs- und Schutzstellen entstehen, um in späteren Jahren eine erfolgreiche Keimung und Etablierung der Selbstsaat zu ermöglichen.
Ab Herbst 1987 bis Herbst 1991 wurden jeweils eine Frühsommer-Bepflanzung im Juli und eine im Spätsommer (Ende August/Anfang September) durchgeführt, sowohl auf Silikat (Fig. 5) als auch auf Karbonat (Fig. 6).

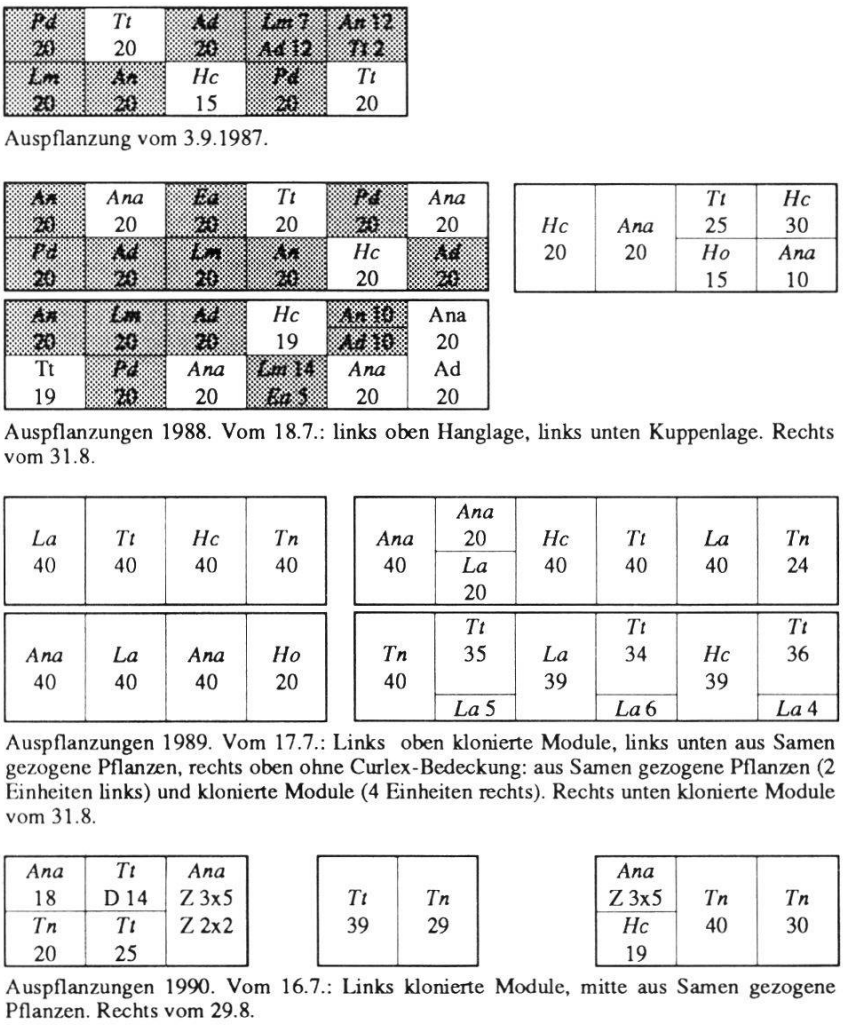

Fig. 6. Auspflanzungen auf Karbonat: Verwendete Arten und Bepflanzungspläne auf der Strela. Zahlen = Anzahl Module. Die eingefärbten Bepflanzungseinheiten wurden in diesen Untersuchungen nicht kontrolliert.
Planting schedule of the plots on carbonatic soil on Strela. Numbers = number of modules. The screened plots were not controlled during these studies.
Z = bei der Einpflanzung verschieden alte Module (3 bis 10 Wochen) - *modules of different age (3 to 10 weeks)*, D = in Davos-Clavadel klonierte Module - *modules cloned at Davos-Clavadel.*
Ad = Alchemilla demissa, An = Alchemilla nitida, Ana = Anthyllis alpestris, Ea = Epilobium alpinum, Hc = Hippocrepis comosa, Ho = Hedysarum obscurum, La = Lotus alpinus, Lm = Ligusticum mutellina, Pd = Potentilla dubia, Tn = Trifolium nivale, Tt = Trifolium thalii.

4. ERGEBNISSE

4.1. GEWÄCHSHAUSVERSUCHE

4.1.1. Versuch "Variabilität"

Die Resultate für diesen Versuch ergaben sich aus drei bis dreizehn Serien pro Art mit 20 bis 210 Modulen bzw. Mutterramets. Im folgenden werden zunächst die festgestellten Verhaltensmuster des Wachstums nach der Klonierung allgemein erläutert, danach die untersuchten Arten einzeln beschrieben und schliesslich die saisonale Variabilität der Ergebnisse beleuchtet.
Es konnten vier **Verhaltensmuster** festgestellt werden, die zu einer entsprechenden **Gruppeneinteilung** führten. Die Gruppen wurden mit den Parametern, wie sie in Kap. 3.2.2. beschrieben sind, charakterisiert:
Gruppe I: Die Serien dieser Gruppe wiesen eine sehr hohe Geburtenrate auf, die sich bei Minimalwerten von 45% normalerweise im Rahmen zwischen 150 und 540% befand. Dem stand in der Regel eine geringe Sterberate um 10%, die bis 55% steigen konnte, gegenüber (Fig. 7). In der Produktionsbilanz ergaben sich Werte zwischen 135 und 640% und der R/M-Quotient betrug entsprechend 1.35 bis 6.4. Kennzeichnend für diese Gruppe war also die

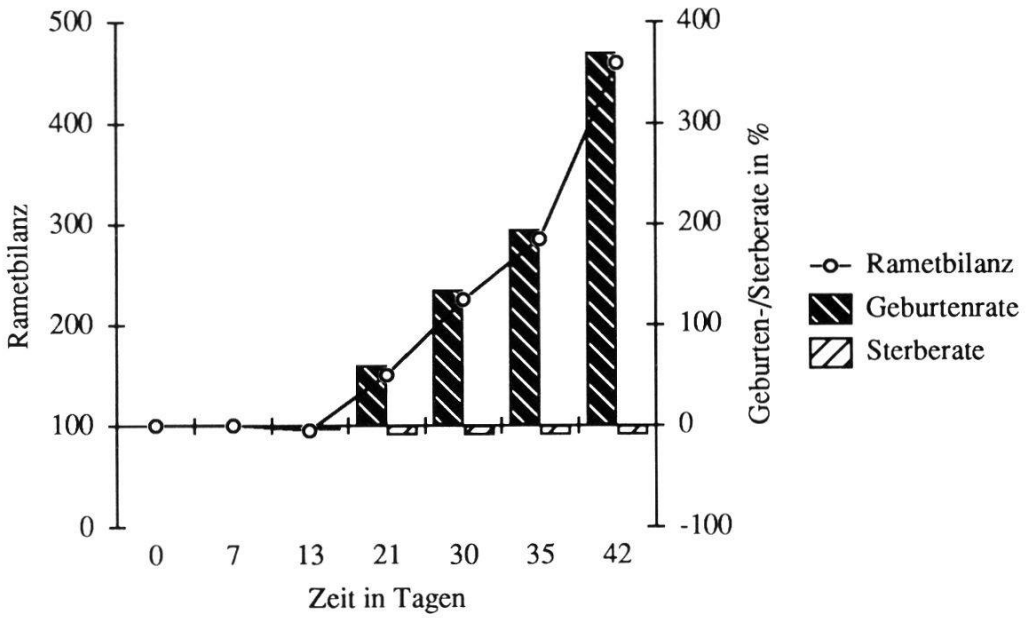

Fig. 7. Typisches Verhalten nach SRC in der Gruppe I: *Trifolium repens* von Silikat, Klonierungszeitpunkt 27.4.90.
Typical behaviour after SRC treatment in group I: T. repens from silicate (27.4.90).

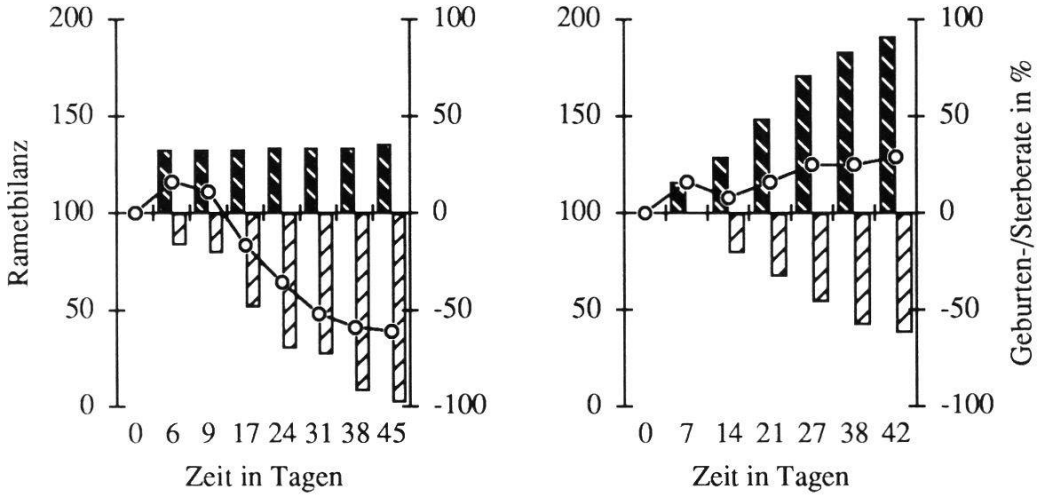

Fig. 8. Beispiele von Verhalten nach SRC in der Gruppe II.
Examples of behaviour after SRC treatment in group II.
Links - *left*: *Trifolium thalii* von Karbonat, Klonierungszeitpunkt 19.4.88 - *T. thalii from carbonate (19.4.88)*
Rechts - *right*: *Lotus alpinus* von Silikat, Klonierungszeitpunkt 13.7.90 - *L. alpinus from silicate (13.7.90).*
Legende s. Fig. 7 - *Legend see Fig. 7.*

grosse Rametproduktion, die den Parameter der Sterblichkeit deutlich in den Hintergrund drängte.

Das Verhalten der in **Gruppe II** vereinten Serien zeichnete sich durch einen hohen **Rametumsatz** aus, was sich auch im R/M-Quotient, der mit 1.25 bis 2 zu Buche schlug, ausdrückte. Sowohl Geburten- als auch Sterberate erreichten in der Regel hohe Werte, wiesen aber ein äusserst breites Spektrum auf (Fig. 8). Erstere lag zwischen 8 und 152%, letztere zwischen 7 und 137%. Es kam immer wieder zum Absterben von Tochterramets bzw. Wiedererscheinen zurückgezogener Module. Die Produktionsbilanz hatte ein Schwergewicht zwischen 60 und 140%, ging aber auch bis 20 bzw. 250%. Typisch für diese Gruppe waren die stark unterschiedlichen Reaktionen verschiedener Serien der gleichen Art auf die Klonierung.

In der **Gruppe III** war nur eine äusserst **geringe Reaktion** auf die Klonierung ersichtlich. Immerhin war auffällig, dass fast immer leichte Verluste in der Grössenordnung von 0 bis 15% entstanden, wohingegen die Geburtenrate nur in wenigen Fällen grösser als Null war (Fig. 9). Entsprechend lag die Produktionsbilanz meist knapp unter 100% und der R/M-Quotient bei 1 oder um ein weniges darüber.

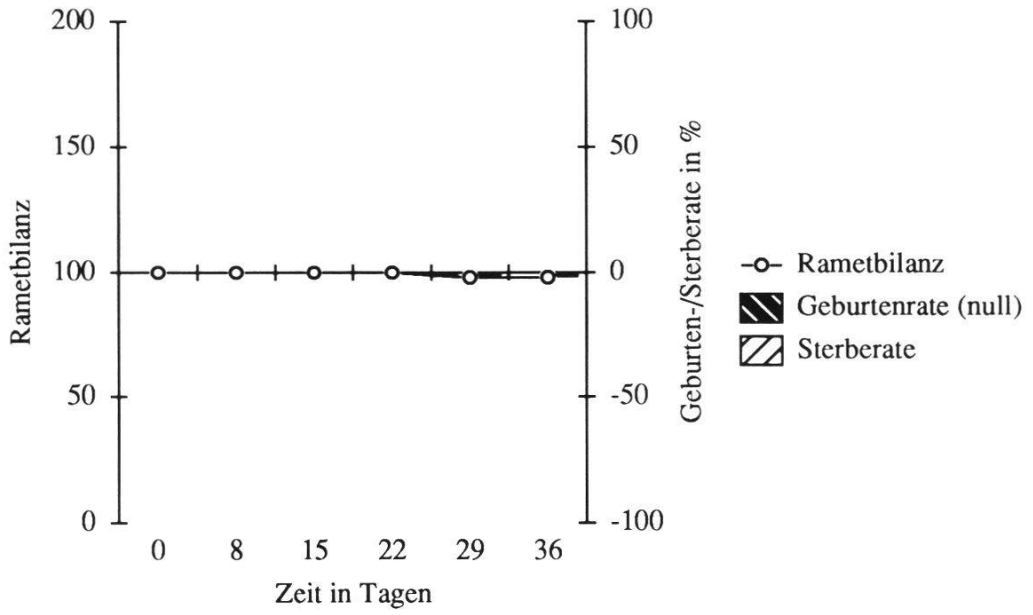

Fig. 9 Typisches Verhalten nach SRC in der Gruppe III: *Hippocrepis comosa*, Klonierungszeitpunkt 11.11.87.
Typical behaviour after SRC treatment in group III: H. comosa (11.11.87).

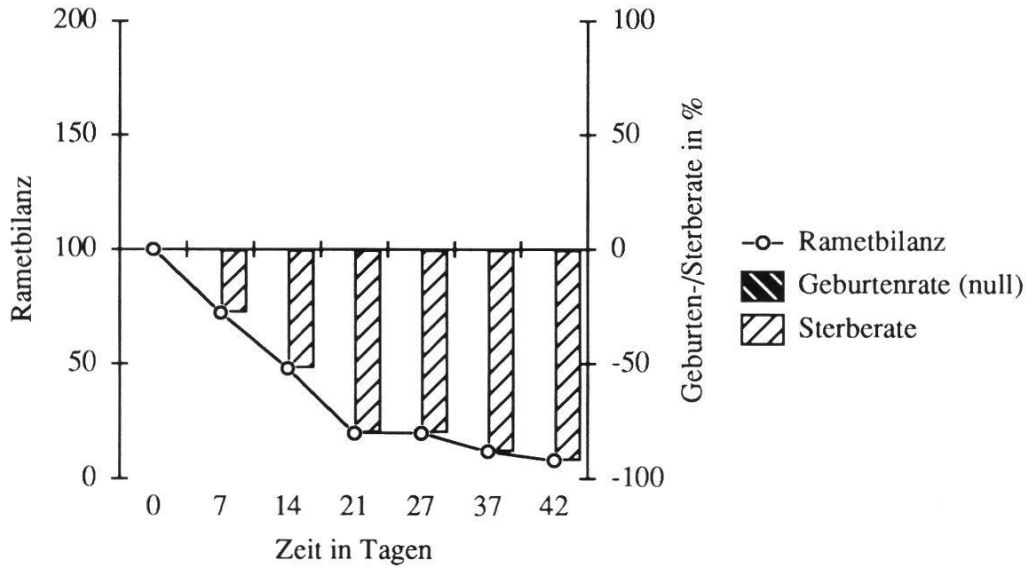

Fig. 10. Typisches Verhalten nach SRC in der Gruppe IV: *Trifolium badium*, Klonierungszeitpunkt 13.7.90.
Typical behaviour after SRC treatment in group IV: T. badium (13.7.90).

Das Merkmal der **Gruppe IV** war eine **extreme Sterblichkeit**. Die Todesrate betrug oft 80% oder mehr, während nur sehr selten Tochterramets produziert wurden. Die Produktionsbilanz lag im Bereich von 0 bis 25%, allenfalls bis 60 % steigend. Der R/M-Quotient konnte maximal auf 1,25 steigen, lag aber meist bei 1 (Fig. 10).

Das **Verhalten der einzelnen Arten** kann wie folgt beschrieben werden:
Trifolium badium ertrug die Zerstückelung in die einzelnen Ramets insbesondere im Frühjahr und Sommer überhaupt nicht. Von Beginn der Versuche an wurden in der Regel kontinuierlich Sterbefälle registriert, hingegen kaum je Rametgeburten (Fig. 10). Eine Ausnahme bildete die Serie vom 6.7.89, deren Versuchsverlauf genau gegenteilig verlief (Tab. 6, grauer Bereich). Insgesamt verhielt sich die Art jedoch typisch gemäss Gruppe IV. Im Herbstversuch war die Sterberate dann so stark herabgesetzt, dass eine Einteilung in Gruppe III gerechtfertigt war.
Trifolium alpinum (Tab. 6) verhielt sich sehr ähnlich wie *T. badium*. Bei dieser Art konnte konsequent nie die Geburt eines Tochterramets beobachtet werden, und auch die Herbstserie war von so vielen Ausfällen betroffen, dass sie in Gruppe IV fiel.

Tab. 6. *Trifolium badium* und *T. alpinum*: Verhalten nach der SRC, Versuchsserien 1987-1991.
T. badium and T. alpinum: behaviour after SRC treatment, experiments 1987-1991.
n = Anzahl Module bzw. Ramets bei Versuchsbeginn - *number of modules/ramets at the beginning of the experiment*, MZ = Modulzahl bei Versuchsende - *modules at the end of the experiment*, R/M-Q. = Ramet/Modul-Quotient bei Versuchsende - *ramet/module-quotient*, Si = Silikat - *silicate*.

Art	**Datum** **n**	**Anzahl Tage/Rametbilanz** **Geburtenrate/Sterberate der Ramets**							**MZ** **R/M-Q.**
Trifolium badium Si	7. 8. 87	7/96	14/108	21/96					76
	50	6/10	18/10	20/24					1.26
	3. 11. 87	8/100		16/100	23/106	30/104	37/100	44/92	88
	50	0/0		0/0	6/0	8/4	10/10	10/18	1.05
	18. 4. 88	7/94	10/92	18/80	25/68	32/62	39/56	46/52	50
	51	0/6	0/8	4/24	4/36	4/42	6/50	6/54	1.04
	6. 7. 89			15/102		33/150	41/178		90
	50			-		-	-		1.98
	24. 5. 90	8/44	14/20	21/12		35/4		43/4	4
	25	0/56	0/80	0/88		0/96		0/96	1
	13. 7. 90	7/72	14/48	21/20	27/20		37/12	42/8	8
	25	0/28	0/52	0/80	0/80		0/88	0/92	1
	13. 7. 90	7/100	14/80	21/32	27/32		37/24	42/24	20
	25	0/0	4/24	4/72	4/72		8/84	8/84	1.2
	13. 7. 90	7/56	14/16	21/4	27/0				0
	25	0/44	0/84	0/96	0/100				(1)
	13. 7. 90	7/56	14/24	21/8	27/8		37/4	42/4	4
	25	0/44	0/76	0/92	0/92		0/96	0/96	1
	9. 7. 91		10/55	18/35	25/35	32/10	37/5	46/0	0
	20		0/45	0/65	0/65	0/90	0/95	0/100	(1)
	9. 7. 91		10/95	18/80	25/65	32/20	37/0		0
	20		0/5	0/20	0/35	0/80	0/100		(1)
Trifolium alpinum Si	6. 8. 87	7/100	14/88	21/61					61
	57	0/0	0/12	0/39					1
	4. 11. 87	8/100		16/80	23/66	30/58	37/54	44/46	46
	50	0/0		2/22	2/36	2/44	2/48	2/56	1
	18. 4. 88	7/114	10/106	18/46	25/24	32/22	39/16	46/12	12
	51	14/0	16/10	16/70	16/92	16/94	16/100	16/104	1
	6. 7. 89			15/74		33/20	41/19		19
	54			-		-	-		1

Bei ***Trifolium repens*** ergaben die Frühjahres-Serien eine enorme Produktivität und nur ganz ausnahmsweise überhaupt eine Mortalität, unabhängig von der Herkunft von Silikat oder Karbonat. Im Sommer sank zwar die Geburtenrate und die Sterberate stieg leicht, jedoch war der Rametüberschuss immer noch ausgesprochen gross (Tab. 7). Die im Bereich von 300 bis 640% liegende Rametbilanz war die weitaus höchste aller geprüften Arten und lieferte das Vorbild für Gruppe I-Verhalten. Es wurden keine Herbstversuche durchgeführt.

Typisch für den Versuchsverlauf von *T. repens* war, dass sich die Module erst nach einer zwei- bis dreiwöchigen Ruhepause nach der SRC explosionsartig vermehrten (Tab. 7). Gegen Ende der Versuchsperiode wurden meist die ersten Blüten produziert.

Tab. 7. *Trifolium repens*: Verhalten nach der SRC, Versuchsserien 1989-1991.
T. repens: behaviour after SRC treatment, experiments 1989-1991.
n = Anzahl Module bzw. Ramets bei Versuchsbeginn - *number of modules/ramets at the beginning of the experiment*, MZ = Modulzahl bei Versuchsende - *modules at the end of the experiment*, R/M-Q. = Ramet/Modul-Quotient bei Versuchsende - *ramet/module-quotient*, Si = Silikat - *silicate*, Ca = Karbonat - *carbonate*.

Art	**Datum**	**Anzahl Tage/Rametbilanz**							**MZ**
	n	**Geburtenrate/Sterberate der Ramets**							**R/M-Q.**
Trifolium repens Si	13. 4. 89		14/111		28/138			43/331	100
	210		-		-			-	3.31
	10. 7. 89		11/126		25/165		37/512		95
	43		-		-		-		5.39
	27. 4. 90	7/100	13/95	21/150		30/225	35/285	42/460	90
	20	0/0	0/5	60/10		135/10	195/10	370/10	5.1
	13. 7. 90	7/64	14/76	21/84	27/108		38/328	42/404	80
	25	0/36	12/36	20/36	44/36		264/36	340/36	5.05
	1. 5. 91	7/100	14/110	21/125	28/135		36/380	42/560	100
	20	0/0	10/0	25/0	40/5		285/5	465/5	5.6
	10. 7. 91		10/75	17/65	24/70	30/120	36/175		45
	20		0/25	5/40	15/45	70/50	120/55		3.89
Trifolium repens Ca	24. 4. 91	7/100	14/110	21/135	28/180	35/310		43/640	100
	20	0/0	10/0	35/0	80/0	210/0		540/0	6.4
	11. 7. 91	8/85	15/85	22/115	29/305	35/445		46/465	75
	20	0/15	0/15	35/20	225/20	370/25		390/25	6.2

Trifolium thalii zeigte in den Frühjahresserien ein sehr breites Spektrum des Verhaltens, wie dies in der Gruppe II üblich war (Tab. 8). Interessanterweise waren die Unterschiede gekoppelt mit dem Versuchsjahr: Während die ersten Serien 1988 bei Versuchsende eine Rametbilanz von 30 bis 40 % aufwiesen, lag diejenige von 1989 bei 136% und im 1990 sogar bei 212%. Mit Werten von über 1,5 war dagegen der Ramet/Modul-Quotient durchwegs hoch. Dies lässt vermuten, dass 1) sich die SRC ausgeprägt im Bereich der minimalen

Tab. 8. *Trifolium thalii*: Verhalten nach der SRC, Versuchsserien 1987-1991.
T. thalii: behaviour after SRC treatment, experiments 1987-1991.
n = Anzahl Module bzw. Ramets bei Versuchsbeginn - *number of modules/ramets at the beginning of the experiment*, MZ = Modulzahl bei Versuchsende - *modules at the end of the experiment*, R/M-Q. = Ramet/Modul-Quotient bei Versuchsende - *ramet/module-quotient*, Si = Silikat - *silicate*, Ca = Karbonat - *carbonate*.

Art	Datum n	Anzahl Tage/Rametbilanz Geburtenrate/Sterberate der Ramets							MZ R/M-Q.
Trifolium thalii Si	11. 11. 87	8/94		15/90	22/88	29/85	36/77		77
	52	0/6		0/10	0/12	0/15	0/23		1
	19. 4. 88	6/147	9/143	17/53	24/47	31/40	38/30	45/30	17
	30	57/10	67/24	67/113	67/120	67/127	67/137	67/137	1.76
	6. 7. 89			15/100		33/100	41/87		81
	100			-		-	-		1.07
	24. 5. 90	8/96	14/88	21/92		35/148		43/212	72
	25	12/16	12/24	20/28		84/36		152/40	2.9
	13. 7. 90	7/100	14/84	21/44	27/44		38/32	42/28	28
	25	0/0	0/16	0/56	0/56		0/68	0/72	1
Trifolium thalii Ca	6. 8. 87	7/100	14/116	21/84					68
	50	0/0	22/6	22/38					1.24
	11. 11. 87	8/98		15/92	22/91	29/92	36/87		85
	53	0/2		0/8	0/9	4/12	6/19		1.02
	19. 4. 88	6/116	9/111	17/83	24/64	31/48	38/41	45/39	26
	77	33/17	33/21	33/49	34/70	34/73	34/92	36/98	1.5
	14. 4. 89		13/120		27/150		42/136		94
	105		-		-		-		1.45
	14. 7. 89	7/96		21/96		33/96		45/102	78
	50	-		-		-		-	1.31
	13. 7. 90	7/100	14/96	21/60	27/36		38/12	42/8	8
	25	0/0	0/4	0/40	0/64		0/88	0/92	1
	10. 7. 91		10/100	17/85	24/80	31/65	37/50		50
	20		0/0	0/15	0/20	0/35	0/50		1

Modulgrösse bewegte, so dass bei kleinsten Unterschieden in der Versuchsdurchführung eine stark unterschiedliche Mortalität resultierte; und 2) *T. thalii* zu diesem Zeitpunkt offensichtlich ein hohes Wachstumspotential besass, auch wenn teilweise nur wenige Module überlebten. Zwischen Silikat- bzw. Karbonat-Sippen konnten keine Unterschiede in der Reaktion erkannt werden.

Die stark rückläufige Rametproduktion in den Sommerversuchen von *T. thalii* gab den Ausschlag, dass die Art dannzumal in Gruppe IV eingeteilt wurde. Die geringen Reaktionen (Rametproduktion und -tod) in den Herbstversuchen forderten eine Zuteilung zu Gruppe III.

Trifolium nivale ertrug die Klonierung insbesondere im Frühjahr sehr gut. Zu diesem Zeitpunkt zeigte die Art Gruppe I-Verhalten mit grossen Geburten- und geringen Sterberaten (Tab. 9). Im Sommer nahmen gleichzeitig die Produktivität etwas ab und die Verluste zu, so dass die Serien in Gruppe II fielen, wobei bei ziemlich konstanten R/M-Quotienten der Schwankungsbereich bezüglich Rametbilanz zwischen 40 und 124% lag (Fig. 11). Die Sippen von Silikat bzw. Karbonat verhielten sich sehr ähnlich.

Tab. 9. *Trifolium nivale*: Verhalten nach der SRC, Versuchsserien 1987-1991.
T. nivale: behaviour after SRC treatment, experiments 1987-1991.
n = Anzahl Module bzw. Ramets bei Versuchsbeginn - *number of modules/ramets at the beginning of the experiment*, MZ = Modulzahl bei Versuchsende - *modules at the end of the experiment*, R/M-Q. = Ramet/Modul-Quotient bei Versuchsende - *ramet/module-quotient*, Si = Silikat - *silicate*, Ca = Karbonat - *carbonate*.

Art	Datum n	Anzahl Tage/Rametbilanz Geburtenrate/Sterberate der Ramets							MZ R/M-Q.
Trifolium nivale Si	3. 11. 87	8/100		16/88	23/86	30/78	37/78	44/78	76
	50	0/0		0/12	2/16	2/24	2/24	2/24	1.03
	18. 4. 88	7/107	10/114	18/119	25/124	32/122	39/124	46/124	91
	58	10/3	19/5	29/10	34/10	36/14	41/17	45/21	1.36
	13. 4. 89		14/118		28/125		42/148		96
	94		-		-		-		1.54
	14. 7. 89	7/98		21/109		33/115		45/122	91
	46	-		-		-		-	1.34
	27. 4. 90	7/100	13/75	21/70	30/40	35/30	42/25		20
	20	0/0	0/25	0/30	5/65	5/75	5/80		1.25
	13. 7. 90	7/96	14/72	21/68	27/68		38/80	42/88	64
	25	0/4	0/28	0/32	4/36		20/40	28/40	1.38
	13. 7. 90	7/88	14/72	21/56	27/36		38/40	42/40	32
	25	0/12	0/28	0/44	0/64		4/64	8/68	1.25
	13. 7. 90	7/36	14/0						0
	25	0/64	0/100						(1)
	9. 7. 91		10/90	17/10	24/85	31/90	37/90	46/70	55
	20		0/10	5/15	10/25	20/30	30/40	30/60	1.27
	9. 7. 91		10/95	17/85	24/80	31/90	37/95	46/50	35
	20		0/5	0/15	5/25	15/25	20/25	20/70	1.43
Trifolium nivale Ca	14. 4. 89		13/108		27/112		42/167		100
	49		-		-		-		1.67
	6. 7. 89			15/92		33/116	41/124		84
	51			-		-	-		1.48
	12. 7. 90	8/104	15/96	22/88	28/96		39/120	43/116	68
	25	4/0	8/12	12/24	28/32		56/36	60/44	1.71

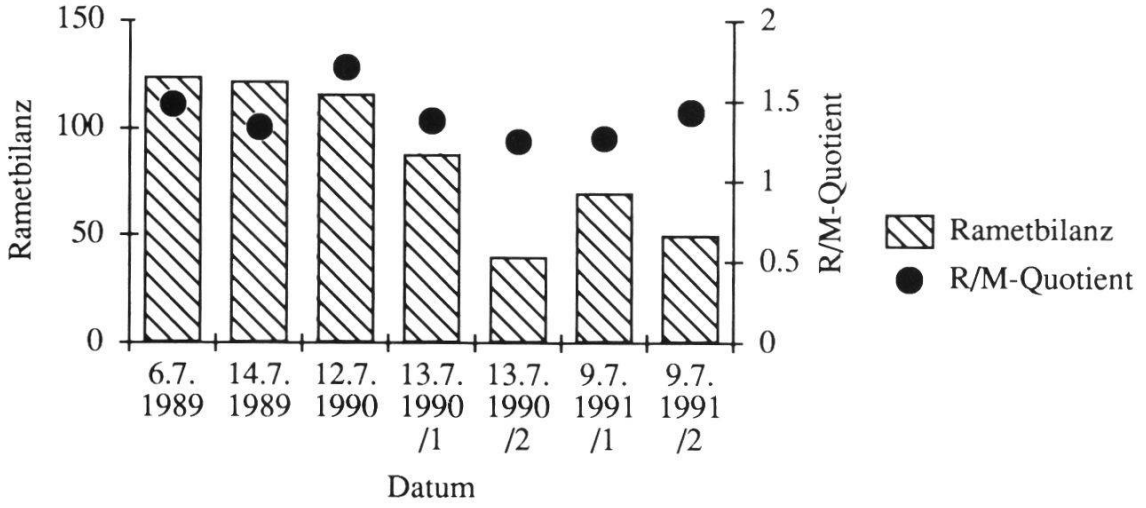

Fig. 11. *Trifolium nivale* von Silikat und Karbonat: Schwankungsbereich von Rametbilanz und R/M-Quotient nach sechs Wochen bei den Sommerversuchen.
T. nivale from silicate and carbonate: oscillation of ramet balance and r/m-quotient after six weeks (summer experiments).
/1 bzw. /2 = Serienummer bei gleichzeitig angelegten Serien - *serie number, if cloned at the same time.*

Viele Versuchsserien von *T. nivale* waren durch ein starkes Längenwachstum der Ramets und Blütenbildung gekennzeichnet. Das Längenwachstum war auf die äusseren Bedingungen in der kollinen Stufe zurückzuführen, denn auch die Horste im Garten zeigten dieses Verhalten.
Über mehr als ein Jahr in Zürich überdauernde Pflanzen waren stark etioliert und verhielten sich abweichend von den übrigen Serien (Tab. 9, graue Bereiche). Sie liessen sich sowohl im Frühjahr als auch im Sommer nur noch sehr schlecht erfolgreich klonieren und wiesen markant höhere Sterberaten auf. Auch bei diesen Versuchen war wieder das gleiche Gefälle zwischen den zwei Klonierungszeitpunkten festzustellen. Die Gruppenzugehörigkeit wie oben beschrieben galt also nur für mehr oder weniger frisch aus der alpinen Stufe stammenden Materials.
Bei ***Lotus alpinus*** (Tab. 10) war die Zugehörigkeit zu Gruppe II im Frühjahr etwas knapp abgestützt; es wurde lediglich eine einzige Serie standardmässig protokolliert. Wahrscheinlich deshalb ergab sich für die Sommerversuche eine durchschnittlich leicht bessere Reaktion, was sich allerdings nicht in einer anderen Gruppeneinteilung ausdrückte. Die typische weite Streuung der Resultate war auch hier mit Rametbilanzen zwischen 48 und 278% festzustellen. Ein parallel durchgeführter Versuch im Sommer 1989 mit Pflanzen, die von den zwei verschiedenen Substraten stammten, ergab keine Abhängigkeit von der Herkunft. Am meisten erstaunte die Reaktion auf die Herbstklonierung,

Tab. 10. *Lotus alpinus*: Verhalten nach der SRC, Versuchsserien 1987-1990.
L. alpinus: behaviour after SRC treatment, experiments 1987-1990.
n = Anzahl Module bzw. Ramets bei Versuchsbeginn - *number of modules/ramets at the beginning of the experiment*, MZ = Modulzahl bei Versuchsende - *modules at the end of the experiment*, R/M-Q. = Ramet/Modul-Quotient bei Versuchsende - *ramet/module-quotient*, Si = Silikat - *silicate*, Ca = Karbonat - *carbonate*.

Art	**Datum** **n**	**Anzahl Tage/Rametbilanz** **Geburtenrate/Sterberate der Ramets**							**MZ** **R/M-Q.**
Lotus alpinus Si	6. 8. 87	7/110	14/167	21/169					93
	70	0/10	70/3	76/7					1.82
	3. 11. 87	8/84		16/75	23/68	30/63	37/43	44/34	34
	56	0/16		0/25	0/32	0/37	0/57	0/66	1
	18. 4. 88	7/81	10/66	18/59	25/69	32/71	39/59	46/58	29
	59	8/27	15/49	20/61	32/63	42/71	44/85	46/88	2
	6. 7. 89			15/116		33/171	41/247		93
	55			-		-	-		2.66
	13. 7. 90	7/84	14/80	21/88	27/88		38/136	42/128	52
	25	0/16	4/24	4/44	8/48		84/48	88/52	2.46
	13. 7. 90	7/104	14/100	21/104	27/112		38/140	42/144	72
	25	4/0	8/8	32/28	44/32		76/36	80/36	2
	13. 7. 90	7/116	14/108	21/116	27/125		38/125	42/129	54
	24	16/0	29/21	49/33	71/46		83/58	91/62	2.39
	13. 7. 90	7/84	14/60	21/32	27/32		38/40	42/48	28
	25	0/16	0/40	0/68	0/68		12/72	20/72	1.71
Lotus alpinus Ca	10. 7. 89		11/114		25/166		37/278		85
	79		-		-		-		3.27

bei der die Sterberate so hoch war, dass eine Einteilung in Gruppe IV unumgänglich wurde (Tab. 10). Damit war *L. alpinus* die einzige Art, die im Herbst Gruppe IV-Verhalten zeigte, ohne schon bei Frühjahr- und Sommer-Klonierungen dasselbe Verhalten aufzuweisen.
Auffallend war die Veränderung der Wachstumsstrategie: Während die Art in der natürlichen Umgebung ein Guerilla-Stratege ist, wandelte sich dies unter experimentellen Bedingungen in ein phalanxartiges Wachstum.
Hippocrepis comosa gehörte sowohl im Frühjahr als auch im Sommer zu Gruppe II, wobei zum früheren Zeitpunkt eher etwas bessere Resultate protokolliert wurden (Tab. 11). Entsprechend war es der grosse Rametumsatz (durchschnittlicher R/M-Quotient 1,5), der das Geschehen jeweils prägte: Einerseits starb ein beträchtlicher Teil der Module früh ab, andererseits produzierten die Überlebenden viele Tochterramets, die ihrerseits wiederum teilweise abstarben, da die Pflanzen dadurch zu stark von den Reserven gezehrt hatten. Dieser Vorgang spiegelte sich im Versuchsverlauf insofern wider, als dass sich die Rametbilanz nicht regelmässig in eine Richtung veränderte, sondern diese von Mal zu Mal ändern konnte (Fig. 12).
Ein Teil der Sommerversuche wich jedoch stark von diesem Verhalten ab, indem die Reaktion wie in Gruppe IV ausfiel: Keine Rametproduktion, grosse Mortalität (Tab. 11, graue Bereiche). Dafür war zum einen ein starker Schädlingsbefall im Jahre 1991 verantwortlich. Zum anderen wuchs die Pflanze im Versuchsgarten sehr viel üppiger als in der natürlichen Umgebung und verlor dadurch offensichtlich die Möglichkeit, auf den drastischen Eingriff der Klonierung zu reagieren. Wiederum muss also ausgesagt werden, dass die Zuordnung zu Gruppe II nur für frisches Material unter Normalbedingungen galt.
Bei ***Astragalus alpinus*** waren die Unterschiede zwischen Frühjahr und Sommer sehr gross. Dazu trug auf der einen Seite die stark abweichende Produktivität bei, die sich in R/M-Quotienten von über 2,25 (Frühjahr) bzw. unter 1,38 (Sommer) äusserte (Tab. 12). Auf der anderen Seite stieg auch die Mortalität im Sommer drastisch an. Die Art steckte offenbar zu Beginn der Vegetationsperiode viel Kraft in die Produktion von Tochterramets, die später durch andere Vorgänge wie z.B. Blütenbildung gebraucht wurde. Wiederum passierte im Herbstversuch praktisch nichts.
Sehr eindrücklich äusserte sich bei dieser Art der Klonierungsschock, indem in einer ersten dreiwöchigen Phase die Frage des Überlebens im Vordergrund stand: In dieser Zeit war der Hauptteil der Verluste zu notieren. Die zweite ebenso lange Periode stand dann ganz im Zeichen der Produktion von Tochterramets.

Tab. 11. *Hippocrepis comosa*: Verhalten nach der SRC, Versuchsserien 1987-1991.
H. comosa: behaviour after SRC treatment, experiments 1987-1991.
n = Anzahl Module bzw. Ramets bei Versuchsbeginn - *number of modules/ramets at the beginning of the experiment*, MZ = Modulzahl bei Versuchsende - *modules at the end of the experiment*, R/M-Q. = Ramet/Modul-Quotient bei Versuchsende - *ramet/module-quotient*, Ca = Karbonat - *carbonate*.

Art	Datum n	Anzahl Tage/Rametbilanz Geburtenrate/Sterberate der Ramets							MZ R/M-Q.
Hippocrepis comosa Ca	6. 8. 87	7/101	14/104	21/113					96
	84	2/1	8/4	17/4					1.18
	11. 11. 87	8/100		15/100	22/100	29/98	36/98		98
	53	0/0		0/0	0/0	0/2	0/2		1
	19. 4. 88	6/129	9/134	17/133	24/138	30/125	38/132	45/149	82
	76	33/4	38/4	44/11	50/12	50/25	66/34	83/34	1.82
	10. 7. 89		11/106		25/122		37/110		50
	50		-		-		-		2.2
	24. 5. 90	8/152	14/104	21/80		35/32		43/28	20
	25	52/0	52/48	64/84		64/132		68/140	1.4
	13. 7. 90	7/132	14/100	21/96	27/96		38/104	42/100	68
	25	32/0	32/32	44/48	48/52		72/68	76/76	1.47
	13. 7. 90	7/100	14/68	21/56	27/52		38/56	42/60	44
	25	16/16	20/52	20/64	20/68		28/72	32/72	1.36
	13. 7. 90	7/88	14/36	21/0					0
	25	0/12	0/64	0/100					(1)
	13. 7. 90	7/52	14/40	21/16	27/12		38/4	42/4	4
	25	0/48	0/60	0/84	0/88		0/96	0/96	1
	1. 5. 91	7/100	14/110	21/120	28/85		36/90	42/110	70
	20	0/0	10/0	25/5	25/40		35/45	60/50	1.57
	1. 5. 91	7/110	14/95	21/75	28/40		36/30	42/20	20
	20	10/0	10/15	10/35	10/70		10/80	10/90	1
	9. 7. 91		10/100	17/80	24/65	31/55	37/35	46/20	20
	20		0/0	0/20	0/35	0/45	0/65	10/90	1
	9. 7. 91		10/30	17/55	24/30	31/5	37/5	46/0	0
	20		0/40	0/45	0/70	0/95	0/95	0/100	(1)

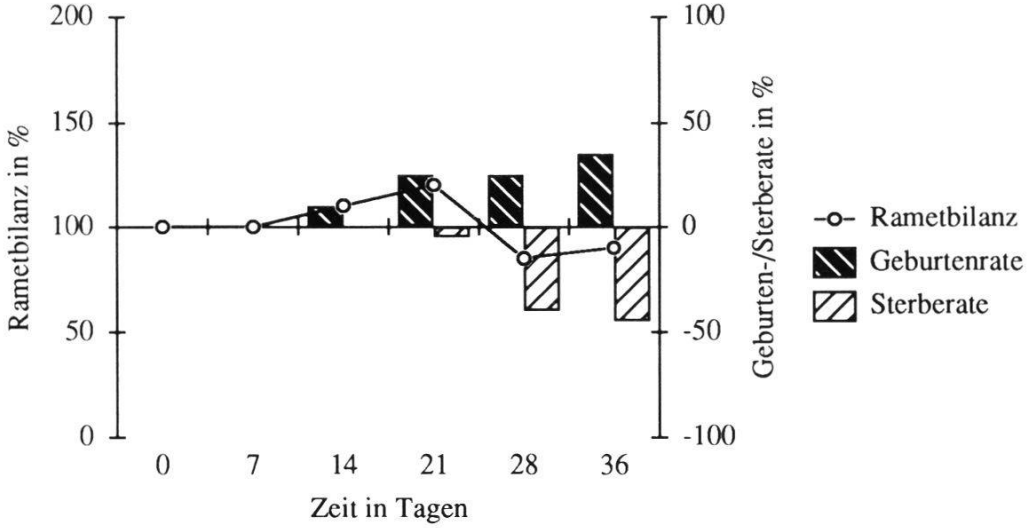

Fig. 12. *Hippocrepis comosa*: Wiederholte Richtungsänderung der Rametbilanz. Versuchsserie vom 1.5.91.
H. comosa: Up and down of the ramet balance. Experiment 1.5.91.

Tab. 12. *Astragalus alpinus*: Verhalten nach der SRC, Versuchsserien 1987-1991.
A. alpinus: behaviour after SRC treatment, experiments 1987-1991.
n = Anzahl Module bzw. Ramets bei Versuchsbeginn - *number of modules/ramets at the beginning of the experiment*, MZ = Modulzahl bei Versuchsende - *modules at the end of the experiment*, R/M-Q. = Ramet/Modul-Quotient bei Versuchsende - *ramet/module-quotient*, Si = Silikat - *silicate*.

Art	Datum n	Anzahl Tage/Rametbilanz Geburtenrate/Sterberate der Ramets							MZ R/M-Q.
Astragalus alpinus Si	6. 8. 87	7/86	14/61	21/66					59
	44	0/14	2/41	7/41					1.12
	3. 11. 87	8/96		16/94	23/100	30/102	37/108	44/106	92
	50	0/4		0/6	6/6	8/6	16/8	16/10	1.15
	18. 4. 88	7/108	10/106	18/110	25/116	32/154	39/216	26/232	72
	50	20/12	22/16	38/28	52/36	90/36	154/38	172/40	3.2
	14. 7. 89	7/126		21/132		33/134		45/108	78
	50	-		-		-		-	1.38
	27. 4. 90	7/95	13/110	21/140	30/225	35/295	42/355		90
	20	0/5	15/5	50/10	135/10	210/15	270/15		3.94
	13. 7. 90	7/32	14/16	21/8	27/4		38/0		0
	25	4/72	0/88	4/96	4/100		4/104		(1)
	24. 4. 91	7/100	14/90	21/100	28/110	35/160		43/225	100
	20	0/0	0/10	10/10	20/10	70/10		135/10	2.25
	11. 7. 91	8/90	15/105	22/95	29/105	35/100		46/50	45
	20	0/10	15/10	25/20	30/25	30/30		30/80	1.11

Oxytropis campestris und ***O. jacquinii*** beantworteten die SRC in gleicher Weise: Die Module starben weitestgehend, oft sogar vollständig, ab; Tochterramets erschienen nur in Ausnahmefällen (Tab. 13). Einzig im Herbst war die Absterbegeschwindigkeit reduziert, so dass bei Versuchsende noch die Hälfte der Module lebte. Allerdings war auch in diesem Fall über den Winter hinweg betrachtet ein Totalausfall zu beklagen.

Tab. 13. *Oxytropis campestris* und *O. jacquinii*: Verhalten nach der SRC, Versuchsserien 1987-1990.
O. campestris and O. jacquinii: behaviour after SRC treatment, experiments 1987-1990.
(Abkürungen s. Tab. 12 - *abbreviations see Table 12*)

Art	Datum n	Anzahl Tage/Rametbilanz Geburtenrate/Sterberate der Ramets							MZ R/M-Q.
Oxytropis campestris Si	3. 11. 87	8/98		16/94	23/86	30/84	37/68	44/54	52
	50	0/2		0/6	0/14	0/16	2/34	2/50	1.04
	18. 4. 88	7/103	10/93	18/30	25/23	32/13	39/10	46/10	10
	30	16/13	23/30	23/93	27/103	27/113	27/116	27/116	1
	10. 7. 89		11/24		25/4		37/4		4
	51		0/76		0/96		0/96		1
Oxytropis jacquinii Ca	6. 8. 87	7/59	14/3	21/0					0
	63	0/41	0/97	0/100					(1)
	18. 4. 88	7/103	10/86	18/50	25/45	32/40	39/33	46/24	21
	58	8/5	8/22	10/60	14/69	14/74	14/81	14/90	1.14
	10. 7. 89		11/52		25/12		37/10		10
	50		0/48		0/88		0/90		1
	10. 7. 89		11/56		25/8		37/0		0
	50		0/44		0/92		0/100		(1)
	24. 5. 90	8/60	14/16	21/12		35/4		43/4	4
	25	8/48	8/92	8/96		8/104		8/104	1
	13. 7. 90	8/40	14/4	21/0					0
	25	0/60	0/96	0/100					(1)

Anthyllis alpestris konnte die bei den Frühjahres-Klonierungen auftretenden beträchtlichen Verluste durch eine mittelhohe Produktivität ungefähr wettmachen (Tab. 14). Dies muss als eine Aussage betreffend des durchschnittlichen Verhaltens angeschaut werden, waren doch die einzelnen Serien sowohl zwischen verschiedenen Jahren als auch zum gleichen Zeitpunkt stark unterschiedlich. Diese Unterschiedlichkeit wurde im Sommer ausgeglichen, indem die Geburtenrate drastisch zurückging und so jeweils eine stark negative Rametbilanz resultierte. Die Serie vom 14.7.89 mit einer Rametbilanz von 123% (Tab. 14, grauer Bereich) wurde als Ausreisser taxiert. Die dafür verantwortlichen Zusammenhänge konnten nicht eruiert werden. Die Herbstversuche waren durch minimale Äusserungen geprägt.
Bei den Sommerversuchen war wiederum festzustellen, dass längere Zeit im Zürcher Garten überdauerndes Material eine Klonierung weniger gut ertrug als solches aus der alpinen Stufe. In diesem Fall waren die Unterschiede jedoch insofern weniger deutlich, als dass vor allem die Absterbegeschwindigkeit betroffen war und bei Versuchsende bei den parallel angelegten Serien fast das gleiche Resultat herauskam: Totalverlust oder eine sehr geringe Überlebensrate.

Tab. 14. *Anthyllis alpestris*: Verhalten nach der SRC, Versuchsserien 1987-1991.
A. alpestris: behaviour after SRC treatment, experiments 1987-1991.
n = Anzahl Module bzw. Ramets bei Versuchsbeginn - *number of modules/ramets at the beginning of the experiment*, MZ = Modulzahl bei Versuchsende - *modules at the end of the experiment*, R/M-Q. = Ramet/Modul-Quotient bei Versuchsende - *ramet/module-quotient*, Ca = Karbonat - *carbonate*.

Art	**Datum** **n**	**Anzahl Tage seit Versuchsbeginn/Rametbilanz** **Geburtenrate/Sterberate der Ramets**							**MZ** **R/M-Q.**
Anthyllis alpestris Ca	12. 11. 87	8/100		15/100	22/100	29/100	36/98		98
	50	0/0		0/0	0/0	0/0	0/2		1
	18. 4. 88	7/106	10/105	18/97	25/95	32/87	39/85	46/87	77
	62	9/3	10/5	10/13	11/16	11/24	11/26	18/31	1.13
	14. 7. 89	7/98		21/95		33/98		45/123	75
		-		-		-		-	1.64
	27. 4. 90	7/90	13/50	21/40	30/20	35/20	42/20		20
	25	0/10	0/50	0/60	0/20	0/80	0/80		1
	13. 7. 90	7/60	14/40	21/20	27/15		38/10	42/5	5
	20	0/40	0/60	0/80	0/85		0/90	0/95	1
	8. 5. 91	7/110	14/90	21/65	29/70	35/65		44/80	75
	20	10/0	10/20	10/45	20/50	25/60		40/60	1.07
	8. 5. 91	7/100	14/95	21/115	29/110	35/135		44/140	60
	20	0/0	0/5	30/15	45/35	70/35		85/45	2.33
	9. 7. 91		10/100	17/90	24/80	31/75	37/50	46/25	25
	20		0/0	0/10	0/20	0/25	0/50	0/75	1
	9. 7. 91		10/60	17/30	24/25	31/25	37/5	46/0	0
	20		0/40	0/70	0/75	0/75	0/95	0/100	(1)
	9. 7. 91		10/20	17/0					0
	20		0/80	0/100					(1)
	9. 7. 91		10/15	17/0					0
	20		0/85	0/100					(1)

Die meisten Arten zeigten eine **saisonale Variabilität**, die sich zu den drei Klonierungszeitpunkten Frühjahr, Sommer und Herbst in einem recht unterschiedlichen Wachstumsverhalten widerspiegelte. Entsprechend variierte die Einteilung in die Gruppen zu den verschiedenen Jahreszeiten (Tab. 15).
Es konnten prinzipiell zwei Klassen von Pflanzen erkannt werden: Die Klasse A umfasste diejenigen Arten, die eine starke saisonale Variabilität erkennen liessen, in die Klasse B fielen Arten mit nur äusserst geringen jahreszeitlichen Unterschieden in der Reaktion auf die Klonierung.
Für die **Klasse A**, gekennzeichnet durch **starke saisonale Variabilität**, erwies sich das Frühjahr als der günstigste Zeitpunkt für eine Klonierung. Zu dieser Jahreszeit entwickelten sich am meisten Tochterramets und gleichzeitig war die Sterberate am niedrigsten.
Im Sommer war die Rametproduktion deutlich eingeschränkt; die Sterberaten waren konstant recht hoch. Insgesamt war es nicht verwunderlich, dass alle Arten bei der Sommerklonierung in die gleiche oder eine tiefere Gruppe als im Frühjahr eingeteilt wurden. Auch bei den Arten mit gleicher Gruppenzugehörigkeit zu beiden Zeitpunkten war es so, dass im Sommer leicht schlechtere Ergebnisse resultierten; die Unterschiede waren lediglich zu gering, als dass eine Deklassierung stattgefunden hätte.
Bei den Herbstversuchen lagen die Temperaturen während der ganzen Periode um 5°C. Deshalb war der Stoffwechsel der Pflanzen stark reduziert, so dass die Module bequem von ihren wenn auch geringen Reserven leben konnten. Dass "keine Reaktion" nicht arttypisch sein konnte, zeigte sich dadurch,

Tab. 15. Muster der saisonalen Variabilität im Wachstumsverhalten der untersuchten Pflanzen. I - IV = Verhaltensgruppen.
Pattern of seasonal variability of growth behaviour. I-IV = behaviour groups.

Art	**Frühjahr**				**Sommer**				**Herbst**			
Trifolium badium				IV				IV			III	
Trifolium alpinum				IV				IV				IV
Trifolium repens	I				I							
Trifolium thalii		II						IV			III	
Trifolium nivale	I					II					III	
Lotus alpinus		II				II						IV
Hippocrepis comosa		II				II					III	
Astragalus alpinus	I					II					III	
Oxytropis campestris				IV				IV				IV
Oxytropis jacquinii				IV				IV				
Anthyllis alpestris		II						IV			III	
Total Sippen	3	4	0	4	1	4	0	6	0	0	6	3

dass weder im Frühjahr noch Sommer auch nur eine Serie in diese Gruppe eingeteilt werden konnte.
Die Klasse A bestand aus *Trifolium repens*, *T. thalii*, *T. nivale*, *Lotus alpinus*, *Hippocrepis comosa*, *Astragalus alpinus* und *Anthyllis alpestris*.
Die **Klasse B**, in der nur eine **minimale saisonale Variabilität** auftrat, wurde durch *T. badium*, *T. alpinum*, *Oxytropis campestris* und *O. jacquinii* gebildet. Alle diese Arten reagierten bereits im Frühjahr mit sehr hohen Verlusten, die bis Totalausfall der ganzen Serie reichen konnten, auf die Klonierung. Zu den ungünstigeren Zeitpunkten Sommer und Herbst waren dann schlechtere Resultate schlicht nicht mehr möglich, so dass die Serien nahezu identisch aussahen.
Es konnte keine Abhängigkeit von der Herkunft von einem der beiden Substrate Silikat oder Karbonat nachgewiesen werden. Hingegen war das Verhalten mit der Wuchsform sowie der Wachstumsstrategie gekoppelt: C3a- und C3b-Pflanzen reagierten durchschnittlich deutlich schlechter als die A1/A2a- und B2a/B2b-Arten; Phalanx-Strategen erzielten weniger gute Resultate als Guerillas.

4.1.2. Versuch "Zeit"

Aufgrund des vorhergehenden Versuches konnte zwar eine saisonale Variabilität erkannt werden, jedoch war noch unklar, a) wann genau die Umstellung der Perioden erfolgte und b) ob der Wechsel plötzlich passierte oder kontinuierlich stattfand und welche Vorgänge dafür verantwortlich waren. Zur Beantwortung dieser Fragen wurden bei zwei Arten, *Trifolium repens* und *Astragalus alpinus* über längere Zeit Klonierungsserien der gleichen Art angelegt.
Für ***Trifolium repens*** (Tab. 16, Fig. 13) ergab sich das folgende Bild der zeitlichen Veränderungen:
In einer ersten Phase im April/Mai waren die Serien einzig von einer extrem grossen Rametproduktion gekennzeichnet, welche Mitte Mai ein Maximum von 980 % erreichte (Tab. 16). Interessant war eine Serie mit deutlich weniger Rametzuwachs, die in beiden Versuchsjahren genau zum gleichen Zeitpunkt nach der Maximalproduktion auftrat, die nicht genauer erklärt werden konnte. Insgesamt entsprach das Verhalten jedoch demjenigen der Versuchsgartenpopulation, die in dieser Zeit ebenfalls stark zulegte.
Der Juni war geprägt durch etwas höhere Verluste bei kontinuierlich abnehmender Geburtenrate. Eine Betrachtung der Pflanzen im Versuchsgarten gab Aufschluss über die Gründe dafür: Im Juni besassen die Pflanzen sehr

lange Ausläuferstränge mit lebenden Ramets an jedem Knoten. In einer kurzen Zeit Anfang Juli starben die Ramets dann, wie es der Biologie von *Trifolium repens* entsprach, ebenso wie die Verbindungsstücke von hinten her ab. Gleichzeitig erschien ein Vielzahl von Blüten.
Darauf folgte eine kurze Periode um Anfang Juli, in der die Verluste wieder zurückgingen und die Produktivität - gemessen am Ramet/Modul-Quotienten - nochmals anstieg, aber mit Werten zwischen 6 und 7 nicht mehr das Niveau vom Mai erreichte (Tab. 16). Ersteres lag daran, dass die hintersten abgestorbenen Ramets nicht mehr für die Klonierung verwendet werden konnten; letzteres wurde damit begründet, dass der Kraftverbrauch für den Unterhalt der Blüten kleiner war als zuvor für die Blütenbildung. Insgesamt verbesserten

Tab. 16. *Trifolium repens*: Veränderung des Verhaltens nach SRC im Jahresverlauf, Versuchsserien 1990 und 1991.
T. repens: Variation of the behaviour after SRC treatment throughout the year, experiments 1990 and 1991.
n = Anzahl Module bzw. Ramets bei Versuchsbeginn - *number of modules/ramets at the beginning of the experiment*, R/M-Q. = Ramet/Modul-Quotient - *ramet/module-quotient.*

Zeit in Wochen:		**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	
Datum	**n**	**Rametbilanz/Modulzahl**						**R/M-Q.**
27. 4. 90	20	100/100	95/95	150/90	225/90	385/90	460/90	5.11
14. 5. 90	20	145/100	170/100	150/95	300/100		575/95	6.05
24. 5. 90	20	95/90	125/90	120/85		145/80	295/80	3.69
31. 5. 90	20	120/95	135/90		295/85	570/85		6.71
7. 6. 90	20	80/80		60/55	95/50			(1,9)
14. 6. 90	20		95/95	115/95				(1,21)
12. 7. 90	20	55/55	70/65	75/65	95/75	250/75	340/75	4.53
23. 7. 90	20	100/100	105/100	125/95	210/90	235/90		(2,61)
27. 7. 90	20	105/100	115/100	190/95	245/95			(2,58)
3. 8. 90	20	100/100	110/95	115/95				(1,21)
9. 8. 90	20	90/90	60/55					(1,09)
24. 4. 91	20	100/100	110/100	135/100	180/100	310/100	640/100	6.4
1. 5. 91	20	95/95	95/95	140/95	210/90	495/95	610/95	6.42
1. 5. 91	20	100/100	110/100	125/100	135/95	380/100	560/100	5.6
8. 5. 91	20	100/100	125/100	230/100	450/100	670/100	1080/100	10.8
15. 5. 91	20	110/100	150/100	285/100	415/100	680/100	975/100	9.75
24. 5. 91	20	105/100	110/100	130/100	155/100	220/95	285/95	3
29. 5. 91	20	105/100	145/100	305/100	580/100	670/100	940/100	9.4
6. 6. 91	20	95/95	110/95	180/100	315/100	555/100	740/100	7.4
12. 6. 91	20	95/95	90/80	100/80	185/80	350/75	510/75	6.8
21. 6. 91	20	100/95	105/95	195/95	335/90	345/80	375/85	4.41
1. 7. 91	20	100/100	110/95	135/95	255/95	365/95	605/100	6.05
4. 7. 91	20	100/100	125/100		325/100	520/95	640/95	6.74
11. 7. 91	20	85/85	85/15	140/80	305/80	445/80	465/80	5.81
19. 7. 91	20	85/85	105/90	155/90	210/85	235/90	265/90	2.94
26. 7. 91	12	83/83	100/83	108/75	117/75	142/75	317/75	4.23
2. 8. 91	14	100/100	100/100	107/93	107/86	200/86	229/86	2.66
9. 8. 91	16	94/94	94/87	113/87	131/87	194/87	250/87	2.87
15. 8. 91	10	80/80	80/80	70/70	60/60	60/60	60/60	1
5. 9. 91	20	100/100	90/90	40/35	40/35	30/30	35/20	1.75
13. 9. 91	20	100/100	100/100	100/100	120/100	155/100	170/100	1.7
20. 9. 91	20	100/100	100/100	100/100	100/100	95/95	105/95	1.11
3. 10. 91	20	70/70	65/65	70/70		70/70		(1)
18. 10. 91	20	100/100	95/95				95/95	1
25. 10. 91	20	85/85					100/100	1

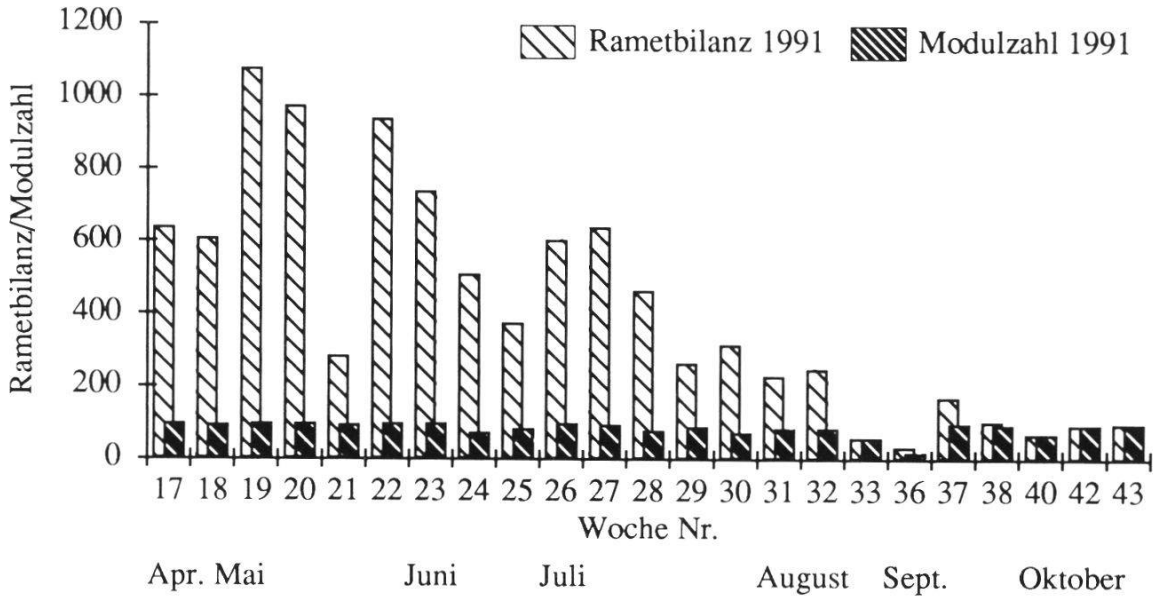

Fig. 13. *Trifolium repens*: Klonierungsserien vom 24.4. bis 25.10.91 für den Versuch "Zeit". Resultate nach 6 Wochen Versuchsdauer.
T. repens: Experiment "time", series from 24.4. to 25.10.91. Results after six weeks.

sich also die Resultate, woran beide Parameter - Geburten- und Sterberate - beteiligt waren.

In der nachfolgenden Sommerzeit waren die Ausfälle konstant erhöht und die Geburtenrate nahm laufend ab. Bis Anfang September hatte sich diese Tendenz derart akzentuiert, dass dannzumal eine negative Rametbilanz von 60 bzw. 35 % resultierte (Fig. 13). Die Versuchsgartenpopulation verhielt sich parallel dazu und erreichte ebenfalls zu Beginn des Septembers den Minimalbestand im Jahresverlauf. Nach der Hauptblühperiode im Juli begann die Pflanze zunächst in geringem Mass, später immer stärker, in der Wurzel Reserven anzulegen. Die Kräfte wurden also just an diesen Orten gesammelt, die bei einer Klonierung zu einem grossen Teil entfernt wurden, was die erhöhten Ausfälle bewirkte.

Ab Mitte September schliesslich hatten sich die Pflanzen offensichtlich bereits für den Winter vorbereitet; jedenfalls zeigten die Serien nur noch sehr geringe Reaktionen auf die Klonierung.

Die Versuche mit ***Astragalus alpinus*** (Tab. 17, Fig. 14) brachten vergleichbare Resultate. Da sich die beiden Arten die Vegetationsperiode unterschiedlich einteilten, waren auch die Reaktionen auf die SRC nicht synchron zueinander. Zudem befanden sich Rametbilanz und Modulzahl arttypisch generell auf einem anderen Niveau.

Tab. 17. *Astragalus alpinus*: Veränderung des Verhaltens im Jahresverlauf nach SRC, Versuchsserien 1990 und 1991.
A. alpinus: Variation of the behaviour after SRC treatment throughout the year, experiments 1990 and 1991.
n = Anzahl Module bzw. Ramets bei Versuchsbeginn - *number of modules/ramets at the beginning of the experiment*, R/M-Q. = Ramet/Modul-Quotient - *ramet/module-quotient.*

Zeit in Wochen:		1	2	3	4	5	6	
Datum	n	Rametbilanz/Modulzahl						R/M-Q.
27. 4. 90	20	95/95	110/90	140/90	225/90	295/90	295/90	3.28
14. 5. 90	20	100/95	125/85	155/90	180/85		315/85	3.71
24. 5. 90	20	105/100	135/100	150/100		195/95	230/95	2.42
31. 5. 90	20	110/90	135/90		230/80	360/80		4.5
7. 6. 90	20	80/75		35/30	40/30			(1,33)
14. 6. 90	20		45/35	45/30				(1,5)
12. 7. 90	20	30/30	10/10	10/10	5/5		0/0	(1)
23. 7. 90	20	100/100	95/95	100/95	110/70	110/65		(1,69)
27. 7. 90	20	90/90	85/85	90/80	90/75			(1,2)
3. 8. 90	19	95/5	26/26	26/21				(1,24)
9. 8. 90	20	65/65	55/55					(1)
24. 4. 91	20	100/100	90/90	100/100	110/100	160/100	225/100	2.25
1. 5. 91	20	100/100	95/95	95/95	95/90	225/90	200/90	2.22
8. 5. 91	20	100/100	100/100	100/100	150/100	135/100	190/100	1.9
15. 5. 91	20	100/100	105/95	120/100	110/95	155/90	160/90	1.78
24. 5. 91	20	100/100	105/90	95/90	110/85	140/85	135/90	1.5
29. 5. 91	20	105/100	105/100	110/100	115/95	105/95	120/95	1.26
6. 6. 91	20	100/100	115/100	150/100	150/100	150/100	185/100	1.85
12. 6. 91	20		100/95	100/95	90/85	105/75	80/60	1.33
21. 6. 91	20	100/100	126/100	137/100	189/100	189/89	184/79	2.33
1. 7. 90	20	100/100	115/95	145/95	140/75	150/75	145/80	1.81
4. 7. 91	20	100/100	110/95	65/50	50/30	55/25	40/20	2
11. 7. 91	20	90/90	105/90	95/85	105/85	100/80	50/45	1.11
19. 7. 91	20	100/100	100/95	100/90	95/90	60/60	45/45	1
26. 7. 91	20	100/100	100/95		35/35	25/25	15/15	1
2. 8. 91	20	95/95	95/95	55/55	50/50	20/20	5/5	1
9. 8. 91	18	100/100	28/28	11/11	6/6	6/6	6/6	1
15. 8. 91	20	100/100	100/100	80/80	80/80	70/70	65/65	1
30. 8. 91	20	105/100	105/95	105/85	115/85	95/80	90/75	1.2
5. 9. 91	18	100/94	94/94	111/83	117/83	117/83	111/78	1.42
13. 9. 91	20	120/100	100/95	95/90	90/85	80/75	75/70	1.07
20. 9. 91	20	100/100	80/80	80/80	50/50	50/45	30/30	1
3. 10. 91	20	85/85	75/75	75/75		75/75		1
18. 10. 91	20	100/100		65/65			50/50	1
25. 10. 91	20		90/90				40/40	1

Der Versuchsverlauf von *A. alpinus* kann wie folgt kurz zusammengefasst werden:

Zeit der höchsten Rametproduktion war wiederum im April und Mai, wobei sich das Maximum von 125 % ganz zu Beginn der Vegetationsperiode befand und sich danach ein kontinuierlicher Rückgang einstellte (Tab. 17). Die Zeit der Blütenanlage fand verkürzt nur in der ersten Hälfte des Juni statt und die folgende Phase guter Resultate war entsprechend Ende des Monats auch bereits abgeschlossen. Das "Sommerverhalten" begann also Anfang Juli: Die extremen Verluste bei äusserst wenigen Geburten kontrastierten mit dem Verhalten im Frühjahr deutlich; die Rametbilanzen erreichten nur noch Werte

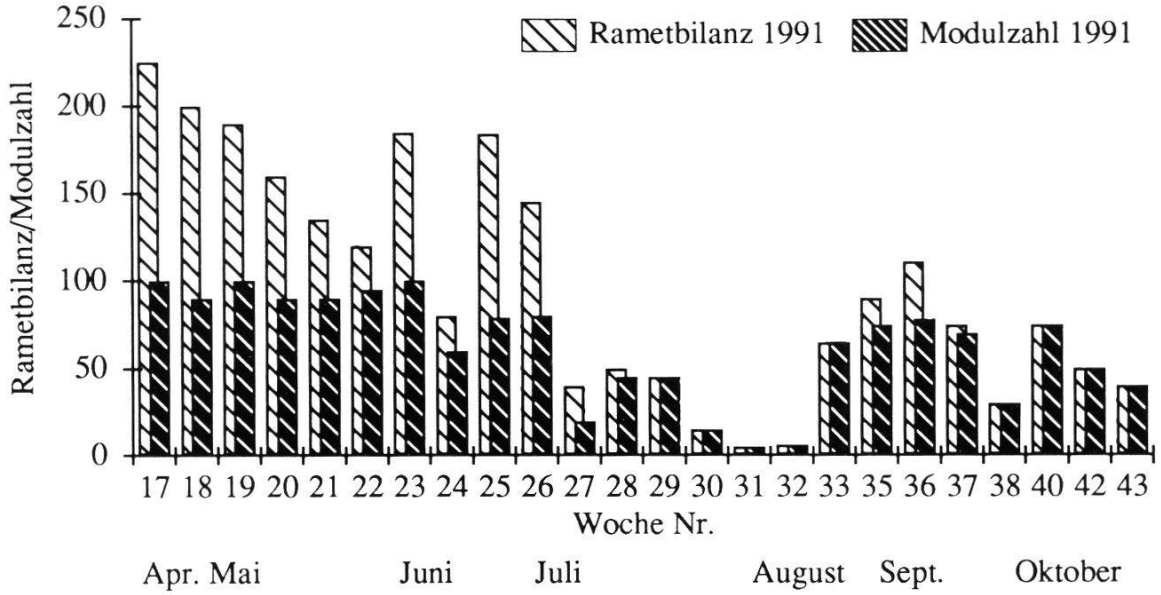

Fig. 14. *Astragalus alpinus*: Klonierungsserien vom 24.4. bis 25.10.91 für den Versuch "Zeit". Resultate nach 6 Wochen Versuchsdauer.
A. alpinus: Experiment "time", series from 24.4. to 25.10.91. Results after six weeks.

zwischen 5 und 65 %. Diese Periode endete Mitte August, wiederum zwei Wochen früher als bei *T. repens*. Darauf folgte bis Oktober eine deutliche Beruhigung der Reaktion; teilweise konnte hier noch eine Produktivität protokolliert werden. Als qualitativer Unterschied zu *T. repens* verschlechterte sich der Zustand des Gartenmaterials ab Oktober oberirdisch betrachtet deutlich, was sich sofort in entsprechenden Klonierungsresultaten niederschlug.
Am Resultat der Klonierung wurden die pflanzeninternen Vorgänge deutlich. Die Annahme, dass die Klonierbarkeit einer Pflanze eng mit der Phase im Jahreszyklus, in der sie sich zur Zeit des Eingriffes befindet, zusammenhängt, konnte also eindrücklich bestätigt werden. Dieser Befund wird in der Diskussion noch näher erörtert.

4.1.3. Versuch "Hormone"

Die ab Sommer 1989 zu fünf Zeitpunkten durchgeführten Versuche konnten nicht alle miteinander verglichen werden. Das in Serie Sommer 1989 verwendete Neudofix war in seiner exakten Zusammensetzung unbestimmt und wird deshalb im folgenden separat behandelt. Bei den Versuchen 1991 herrschten nicht vergleichbare Versuchsbedingungen. Sie werden darum nicht berücksichtigt und das Gesagte stützt sich lediglich auf die Resultate der zwei 1990-

er Serien. Wegen dieser Knappheit an Daten und weil die Reaktion der getesteten Arten kaum divergierte, wird auf eine Einzelbesprechung der Resultate verzichtet, sondern nur die generellen Züge erläutert.
Die Versuche mit **Neudofix** verliefen allesamt ausgesprochen ähnlich wie die Kontrollversuche (Tab. 18). Dies gilt im speziellen für die Modulzahl, die bei den beiden Serien oft beinahe Deckungsgleichheit erreichte. Aber auch die Rametbilanz lag in einem engeren Schwankungsbereich, wie er auch bei identisch angelegten Parallelversuchen auftritt. Das Präparat zeigte also überhaupt keine Wirkung, weder im positiven noch im negativen Sinn.

Tab. 18. Verhalten nach SRC, Vergleich unbehandelter und mit Neudofix behandelter Serien im Sommer 1989.
Behaviour after SRC treatment, comparison of series without and with Neudofix treatment, respectively. Experiments summer 1989.
n = Anzahl Module bzw. Ramets bei Versuchsbeginn - *number of modules/ramets at the beginning of the experiment.*

Art	**Datum**	**n**	**Tage: Rametbilanz/Modulzahl**					
			Kontrolle			**Neudofix**		
Trifolium alpinum Si	6. Juli	54/50	15:74/26	33:20/80	41:19/81	15:60/40	24:24/76	41:26/74
Trifolium thalii Si	6. Juli	100/99	15:100/2	33:100/13	41:87/19	15:95/5	33:112/16	41:130/16
Trifolium thalii Ca	14. Juli	50/50	7:96/4	21:96/12	45:102/22	7:98/6	21:102/8	45:84/24
Hippocrepis comosa Ca	10. Juli	50/50	11:106/20	25:122/36	37:110/50	11:88/30	25:82/46	37:76/54
Oxytropis campestris Si	10. Juli	51/49	11:24/76	25:4/96	37:4/96	11:59/41	25:24/76	37:20/80
Oxytropis jacquinii Ca	10. Juli	50/50	11:52/48	25:12/88	37:10/90	11:46/54	25:14/86	37:8/92

Aufgrund der Versuche des Jahres 1990 (Tab. 19) mit reinen **Pflanzenhormonen** konnten zwei prinzipielle Reaktionsmuster festgelegt werden:
Auf der einen Seite standen die Arten, die in der Kontrollserie eine positive Rametbilanz aufwiesen (Fig. 15). Dabei handelte es sich um *Trifolium repens*, *T. thalii* und *T. nivale*. Hier zeigte sich, dass die Indolessigsäure (IAA) zwar keinen positiven Einfluss auf das Verhalten brachte, aber auch keinen deutlich negativen: Die Resultate lagen in der gleichen Grössenordnung wie die der Kontrollserie; mit zunehmender Konzentration von IAA war die Rametproduktion allerdings etwas reduziert. Ganz anders die Reaktion auf die Gabe von Benzyladenin (BAP) bzw. Furfurylaminopurin (KIN): gleichzeitig tiefere Geburten- und höhere Sterberaten führten zu markant schlechteren Ergebnissen.
Auf der anderen Seite wiesen die Kontrollserien von *Trifolium badium*, *Astragalus alpinus* und *Oxytropis jacquinii* eine deutlich negative Rametbilanz auf. In diesen Fällen konnten kaum Unterschiede zwischen unbehandel-

Tab. 19. Verhalten nach SRC, Vergleich unbehandelter und mit Hormonen behandelter Serien. Oben 24./25. Mai 1990, unten 12. Juli 1990. Versuchsumfang 25 Module.
Behaviour after SRC treatment, comparison of series without and with hormone treatment, respectively. Above 24./25. May 1990, below 12. July 1990. Size of series 25 modules.
n = Anzahl Module bzw. Ramets bei Versuchsbeginn - *number of modules/ramets at the beginning of the experiment*; IAA, KIN, BAP = Pflanzenhormone, vgl. Text - *plant hormones*. Si = Silikat - *silicate*, Ca = Karbonat - *carbonate*. Notation: Rametbilanz/Sterberate der Ramets - *notation: ramet balance/death rate of the ramets.*

Art	Tage	Kontrolle	5e-4 µM IAA	5e-2 µM IAA	5 µM IAA	0,5 µM KIN	5 µM KIN	0,5 µM BAP	5 µM BAP
Trifolium badium Si	8	44/56	52/48	36/64	24/76	32/68	16/84	56/44	12/88
	14	20/80	12/88	12/88	4/96	4/96	0/100	16/84	4/96
	21	12/88	8/92	12/88	4/96	8/96		16/84	0/100
	35	4/96	4/96	8/92	4/96	0/100		0/100	
	43	4/96	4/96	8/92	4/96				
Trifolium thalii Si	8	96/16	104/12	116/8	104/4	80/20	84/16	80/24	88/12
	14	88/20	80/20	92/24	96/12	60/40	45/44	68/36	72/28
	21	92/20	88/20	84/36	84/28	24/76	36/64	36/64	52/64
	35	148/28	104/32	96/48	120/40	8/92	16/84	16/84	20/92
	43	212/28	168/28	148/48	132/40	4/96	16/84	24/88	24/96
Hippocrepis comosa Ca	8	152/0	124/8	120/0	96/12	96/8	84/16	112/0	92/16
	14	104/8	96/32	84/24	48/56	52/48	64/36	88/20	56/48
	21	80/44	100/44	76/36	52/64	44/56	56/48	56/56	52/56
	35	32/76		28/84	8/92	0/100	4/96	28/92	20/88
	43	28/80	112/68	36/92	4/96		12/96	28/92	20/88
Oxytropis jacquinii Ca	8	60/48	44/59	56/44	60/44	40/60	48/52	52/48	36/64
	14	16/84	28/72	40/60	16/84	8/92	12/88	20/84	20/80
	21	12/88	16/84	28/72	16/84	0/100	4/96	4/96	8/92
	35	4/96	4/96	0/100	0/100		0/100	0/100	0/100
	43	4/96	4/96						

Art	Tage	Kontrolle	5e-4 µM IAA	5e-2 µM IAA	5 µM IAA	5e-4 µM KIN	5e-2 µM KIN	5 µM KIN
Trifolium repens Si	8	84/36	72/28	52/48	64/44	54/48	64/36	84/16
	15	76/28	80/20	68/32	72/28	64/36	52/48	76/24
	22	84/28	104/24	108/16	84/24	72/36	52/48	88/24
	28	108/20	108/32	100/20	112/24	68/44	56/48	68/36
	39	328/20	324/28	300/20	260/20	80/48	68/52	88/36
	43	404/20	348/32	296/24	308/20	108/48	100/52	140/36
Trifolium nivale Ca	8	104/0	100/0	104/0	92/8	80/20	96/4	96/4
	15	96/12	100/4	88/12	88/12	104/0	52/48	92/8
	22	88/20	100/16	84/20	88/16	104/12	48/52	96/20
	28	100/20	100/20	92/28	96/16	108/12	40/60	88/24
	39	120/28	112/20	116/28	108/16	112/16	40/60	84/32
	43	116/32	124/20	116/28	116/16	104/16	44/60	84/28
Astragalus alpinus Si	8	32/72	52/48	68/32	56/44	28/72	48/52	56/44
	15	16/88	48/52	32/68	36/64	12/88	12/88	48/76
	22	8/92	40/60	12/88	20/80	4/96	8/92	24/84
	28	4/96	28/76	8/92	20/80	0/100	8/92	20/88
	39	0/100	88/12	4/96	12/88		4/96	4/96
	43		88/12	4/96	4/96		4/96	4/96
Oxytropis jacquinii Ca	8	40/60	48/52	48/52	24/76	32/68	68/32	36/64
	15	4/96	16/84	8/92	16/84	8/92	4/96	8/92
	22	0/100	0/100	12/88	8/92	4/96	0/100	0/100
	28			0/100	0/100	4/96		
	39					4/96		
	43					4/96		

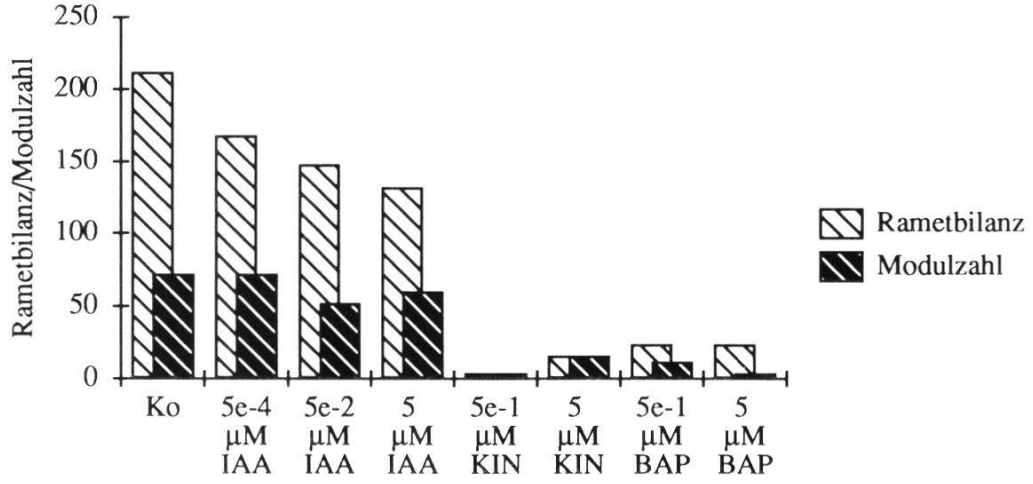

Fig. 15. *Trifolium thalii* von Silikat: Resultate nach sechs Wochen Versuchsdauer im Frühjahr 1990 bei Gabe verschiedener Hormone.
T. thalii from silicate: Results after six weeks with different hormone treatments in spring.
Ko - Kontrollserie - *control serie*; IAA, KIN, BAP - Pflanzenhormone (siehe Text) - *plant hormones (see text).*

ten und behandelten Serien, egal mit welchem Hormon und in welcher Konzentration, herauskristallisiert werden (Fig. 16).
Im Gesamtbild ergab sich also, dass IAA in sehr kleinen Konzentrationen (0,5 nM) offenbar keinen Einfluss auf die Verhaltensweise hatte. Bei höheren Konzentrationen war die Rametbilanz aufgrund einer reduzierten Geburtenrate etwas geringer. Da IAA insbesondere Adventivwurzelbildung und Sprossneubildung fördern sollte, darf angenommen werden, dass sich alpine Pflanzen diesbezüglich arttypisch genetisch fixiert verhalten und keine Verbesse-

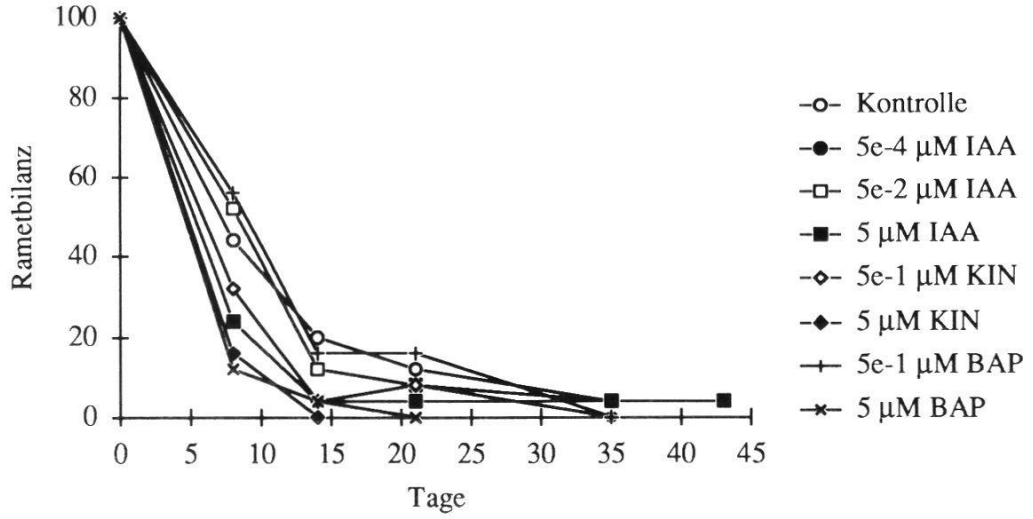

Fig. 16. *Trifolium badium*: Versuchsverlauf vom 24. Mai 1990 bei Gabe verschiedener Hormone.
T. badium: Experiment course with different hormone treatments (24.5.90).
IAA, KIN, BAP - Pflanzenhormone (siehe Text) - *plant hormones (see text).*

rung möglich ist. Die schlechteren Resultate bei höheren Konzentrationen dürften auf Wachstumshemmreaktionen zurückzuführen sein.
Die Reaktionen auf KIN- und BAP-Gaben waren unabhängig von der verabreichten Menge deutlich negativ. Dafür waren sowohl eine tiefere Rametproduktion als auch höhere Ausfälle verantwortlich, indessen die Module deutlich höher wuchsen als die Vergleichsserie. Die beiden Hormone hatten das Längenwachstum der Pflanzen dermassen angeregt, dass die minimalen unterirdischen Strukturen mit der Nachlieferung von Nährstoffen und Wasser überfordert waren: Der Organismus als Ganzes starb ab.
Mit den verwendeten Methoden der Hormongabe konnte also keine Wachstumsverbesserung schlecht reagierender Pflanzen erzielt werden.

4.1.4. Versuch "Jungpflanzen"

Die nachfolgenden Ergebnisse beziehen sich auf den Etablierungserfolg zuvor in der Klimakammer gekeimter Samen (Tab. 20). Er wurde anhand der Modulzahl ermittelt.
Gesamthaft gesehen wiesen am Ende des siebenwöchigen Versuchs 71% (32 von 45) der Populationen eine Überlebensrate von 80 oder mehr Prozent auf, wobei bei 28% davon überhaupt keine Ausfälle zu beklagen waren. Bei genau einem Fünftel der Populationen lag das Ergebnis zwischen 60 und 80%; 9% lagen noch darunter. Die Reaktionen der verschiedenen Serien der gleichen Art waren in der Regel ausgesprochen ähnlich. Es durfte deshalb davon ausgegangen werden, dass diese arttypisch waren und Herkunftsunterschiede - im speziellen von unterschiedlichen Substraten - in den Hintergrund traten.
Bezüglich des Etablierungserfolgs ergaben sich zwei Tendenzen:
Der **ersten Tendenz** folgten *Trifolium badium*, *T. alpinum*, *T. repens*, *T. thalii*, *T. nivale*, *Lotus alpinus* und *Anthyllis alpestris*. Alle diese Arten wiesen eine **hohe oder sehr hohe Überlebensrate** auf (Fig. 17). Sie betrug mindestens 69%, in aller Regel jedoch über 90%. Diverse Serien musste sogar überhaupt keine Verluste hinnehmen. Lediglich bei *L. alpinus* und *A. alpestris* erlitt je eine von sieben Serien deutlich höhere Verluste. *T. badium* verhielt sich in den drei Versuchen mit Modulzahlen von 100, 86 und 69% bei Versuchsende recht unterschiedlich.
Unterschiede bestanden in der Zeitdauer bis zur Etablierung: Für *T. badium* und *A. alpestris* genügten zwei Wochen, drei bis vier Wochen benötigten *T. repens, T. thalii, T. nivale* und *L. alpinus*, und bei *T. alpinum* betrug die Frist sieben Wochen.

Tab. 20. Verhalten eingepflanzter Jungpflanzen, Versuchsserien vom 17.-21.4.89 bzw. 17.4.90.
Behaviour of the planted young plants, experiments 17.-21.4.89 and 17.4.90.
n = Anzahl Keimlinge bzw. Module bei Versuchsbeginn - *number of seedlings/modules at the beginning of the experiment*; Zahlen = Modulzahl - *numbers = number of modules.*

Art	Herkunft	Jahr	n	Zeit in Wochen nach Versuchsbeginn						
				1	2	3	4	5	6	7
Trifolium badium	Silikat	1989	2x35	84	80	77	77	77	77	77
	Silikat	1990	50	100	100	100	100		100	100
Trifolium alpinum	Silikat	1989	4x35	100	100	99	99	99	96	96
	Silikat	1990	50	100	100	100	98		97	96
Trifolium pallescens	Silikat	1989	2x35	63	56	54	51	50	49	43
Trifolium repens	Silikat	1989	35	100	94	91	89	89	89	89
Trifolium thalii	Silikat	1989	2x35	86	80	79	77	77	77	77
	Silikat	1990	50	100	98	98	96		98	98
	Karbonat	1990	50	100	100	98	98		98	98
Trifolium nivale	Silikat	1989	35	100	100	100	100	100	100	100
	Silikat	1990	50	98	94	88	88		88	88
	Karbonat	1990	50	100	94	92	92		92	90
Lotus alpinus	Silikat	1989	5x35	97	92	89	87	87	87	87
	Karbonat	1989	2x35	99	99	97	97	97	97	97
Astragalus frigidus	Silikat	1989	35	100	100	97	91	91	86	69
	Karbonat	1989	3x35	99	96	95	91	90	85	81
Astragalus alpinus	Silikat	1989	35	100	100	100	100	100	97	94
	Karbonat	1989	35	91	83	83	77	66	57	49
Oxytropis campestris	Silikat	1989	10	70	70	70	60	60	60	50
	Karbonat	1989	35	97	91	83	80	83	80	77
Oxytropis jacquinii	Silikat	1989	25+35	85	73	72	72	68	68	68
Anthyllis alpestris	Silikat	1989	35	100	100	100	100	100	100	100
	Karbonat	1989	4x35	100	98	98	98	98	98	98
	Karbonat	1990	40	33	10	5	5		5	5
Hedysarum obscurum	Silikat	1989	35	100	100	100	100	100	100	100
	Karbonat	1989	2x35	89	86	86	86	86	86	86

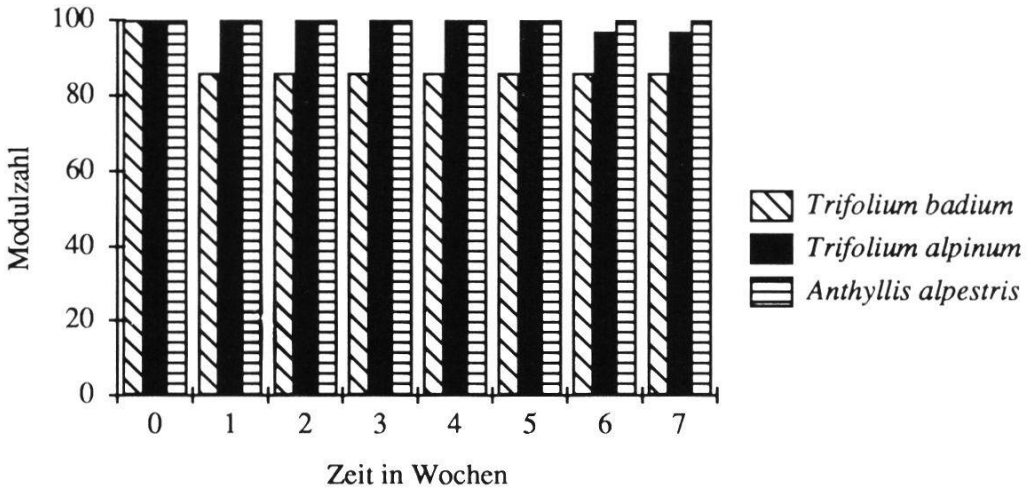

Fig. 17. Typisches Verhalten eingepflanzter Jungpflanzen mit hoher Überlebensrate: *Trifolium badium, T. alpinum* und *Anthyllis alpestris*, alle vom 17. April 1990.
Typical behaviour of young plants with high survival: T. badium, T. alpinum and A. alpestris (17.4.90).

Als weitere Art dürfte auch *Hedysarum obscurum* hierhin gehören, welches eine hohe Überlebensrate aufwies und bereits nach zwei Wochen keine Ausfälle mehr erlitt. Für eine definitive Zuteilung war der Versuchsumfang jedoch etwas knapp.

Trifolium pallescens, *Astragalus frigidus* und *Oxytropis campestris* folgten der **zweiten Tendenz**, die durch eine **tiefe Überlebensrate** geprägt war (Fig. 18). Typischerweise starben während der gesamten Kontrollphase Individuen ab, so dass die Überlebenden innerhalb der Versuchsdauer nicht als voll etabliert angesehen werden konnten. Insbesondere bei den letzten zwei Arten gab es zwar bei Versuchsende Populationen mit einer recht hohen Modulzahl. Diese glichen sich aber bis zehn Wochen nach Versuchsbeginn dem tiefen Niveau der anderen Populationen an.

Astragalus alpinus und *Oxytropis jacquinii* schliesslich, die nur in zwei Populationen getestet wurden, verhielten sich nicht eindeutig gemäss einer Tendenz. Ersterer gehörte eher in die Gruppe mit hohen Überlebensraten, letztere tendierte mehr Richtung tiefe Überlebensrate.

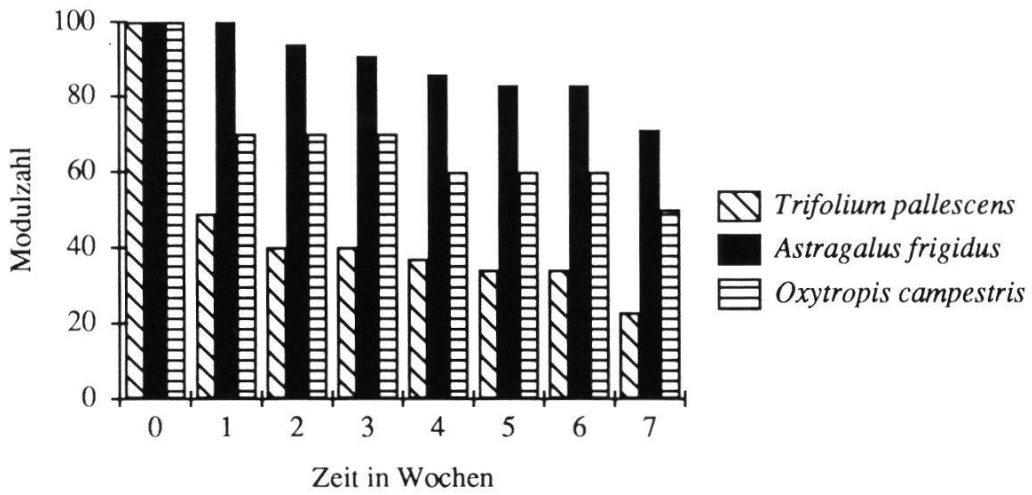

Fig. 18. Typisches Verhalten eingepflanzter Jungpflanzen mit tiefer Überlebensrate: *Trifolium pallescens, Astragalus frigidus* und *Oxytropis campestris*, alle vom April 1989.
Typical behaviour of young plants with low survival: T. pallescens, A. frigidus and O. campestris (April 1989).

4.2. FELDVERSUCHE

In diesem Kapitel werden zunächst die demographischen Untersuchungen an ausgewählten Arten näher beschrieben und danach die Populationsentwicklung der restlichen getesteten Sippen allgemein charakterisiert. Darin eingeschlossen sind auch die Ergebnisse der Wurzeluntersuchungen. Anschliessend erfolgt ein zusammenfassender Überblick über das Verhalten der ausgepflanzten Module. Im letzten Teil wird die Selbstsaat in den bepflanzten Flächen kurz erörtert.

4.2.1. Demographische Untersuchungen

Von den fünf untersuchten Arten wurden je 6 bis 10 experimentelle Populationen angelegt. Das Verhalten der Pflanzen in der Planie wird für jede Art einzeln beschrieben und mit demjenigen am natürlichen Standort wachsender Individuen verglichen.

Trifolium badium

Trifolium badium von Silikat (Tab. 21) wies in der Zeit bis zum erstmaligen Blühen in der zweiten Vegetationsperiode nach der Auspflanzung eine zunächst steigende, danach eine ausgeglichene oder leicht positive Rametbilanz aus. In dieser Periode betrugen die Rametumsätze rund 40%. Entsprechend der Auspflanzung im Früh- oder Spätsommer war der Blühbeginn im August oder September des Folgejahres zu beobachten. Die Blühintensität war sehr stark; sie erstreckte sich manchmal bis auf sämtliche Module, und es wurde fast immer mehr als ein Blütenkopf pro Modul registriert. Nach der Blüte starben bis Ende Jahr vor allem die reproduzierenden Ramets grösstenteils ab. Diverse Module überlebten den Winter nicht.

In der dritten Vegetationsperiode war ein deutlicher Vitalitätsverlust zu beobachten. Dies äusserte sich einerseits dadurch, dass die Sterberaten der Ramets fast durchwegs höhere Werte annahmen als ihre Geburtenraten, so dass der Ramet/Modul-Quotient Ende Saison tiefer als noch im Jahr zuvor lag. Andererseits nahmen auch Blühdauer und -intensität von durchschnittlich 76% im Vorjahr auf nur noch 6% drastisch ab, wobei mehr als die Hälfte der Populationen keine Blüten mehr produzierten. Eine Ausnahme stellte die Serie vom Spätsommer 1989 dar, die in der zweiten Vegetationsperiode am wenigsten geblüht hatte: Sie konnte im dritten Jahr grössenmässig nochmals zulegen und erreichte immerhin beinahe einen Viertel des vorherigen Blüherfolgs.

Den folgenden Winter überlebten dann nur noch ganz vereinzelte Module, die nur noch wenige Ramets aufwiesen.
Zwei Versuche mit Pflanzen, die aus Samen grossgezogen wurden, wiesen Verhaltensunterschiede auf (Tab. 21). Bei einer Serie ergaben sich die gleichen Resultate wie bei den Standardversuchen mit kloniertem Material. Bei der anderen nutzten die experimentellen Module die Zeit bis zum Erscheinen

Tab. 21. *Trifolium badium*: Rametumsatz und Blühverhalten der eingepflanzten Module.
T. badium: Ramet flux and flowering behaviour of the planted modules.
n = Anzahl Module bei Versuchsbeginn - *number of modules at the beginning of the experiment*, * = Kontrollbereich nach dem ersten Jahr geändert - *control area changed after one year*; Vers. = Versuch - *experiment*: KM = klonierte Module - *cloned modules*, JP = grossgezogene Jungpflanzen - *cultivated young plants*; R/M-Q. = Ramet/Modul-Quotient bei der letzten Kontrolle im Jahr - *ramet/module-quotient at the end of a year*; Bl-P = Blütenproduktion - *production of flowers*: % M = Anzahl blühender Module pro Gesamtzahl Module (in %) - *flowering modules in proportion to total number of modules*, Bl/M = Anzahl Blütenköpfe pro Modul - *flower heads per module*; grau unterlegt = Blütezeit - *screened = flowering period.*

Datum n Vers.	Zeit: Jahr	Juli Anzahl Module/Anzahl Ramets Geburten-/Sterberate der Ramets (in %)	August		September	Oktober	R/M-Q.	Bl-P: % M Bl/M
4. 9. 87	1989	9/34				9/37	4.11	
20		-				(15/6)	0/100	
KM	1990	0						
		-						
19. 7. 88	1989	20/204	20/207			18/129	7.16	70
20		-	13/12			16/53	0/98	4.3
KM	1990	1/3	1/2	0			(1)	
		-	0/33	0/100				
30. 8. 88	1989	23/99	23/122			22/129	5.86	100
25		-	27/4			43/13	4/63	1.7
KM	1990	13/53	13/45	12/40		11/30	2.73	17
		-	11/26	15/40		19/62	0/97	1
	1991	1/1	0				(1)	
		-	0/100					
30. 8. 88	1989	10/63	10/75			10/68	6.8	90
10		-	19/0			29/21	0/53	2
KM	1990	7/32	6/31	6/36		5/25	5	
		-	9/13	25/13		28/50	0/100	
	1991	0	0	1/3	2/4	2/4	2	
		-	-	(300/0)	(400/0)	(400/0)		
18. 7. 89	1989	25/75			25/127	25/161	6.44	
25/19*	25	-			69/0	116/1	(+25%)	
JP	1990	16/95	14/90	13/93		12/93	7.75	64
	19	-	7/13	16/18		23/25	9/51	3.2
	1991	6/54	6/51	5/44	5/47	5/40	8	100
	19	-	4/9	4/22	9/22	9/35		2.2
30. 8. 89	1989			20/40			2	
20				-			48/43	
KM	1990	9/42		9/46		9/47	5.22	44
		-		12/2		26/14	11/32	1.3
	1991	9/37	9/48	9/52	9/51	9/50	5.56	11
		-	30/0	41/0	46/8	49/14		1
17. 7. 90	1990			14/62			4.43	
15				-			26/44	
JP	1991	10/51	10/60	10/63	10/65	9/61	6.78	60
		-	18/0	24/0	35/8	35/16		1.8

der ersten Blüten für ein starkes expansives Wachstum. Der Winter brachte die übliche grosse Modulsterblichkeit, und auch der Rametumsatz im dritten Jahr war durchschnittlich. Hingegen produzierten nochmals sämtliche Module Blüten.
Im Verhalten von *T. badium* konnte also eine deutliche Periodizität festgestellt werden: Nachdem die erste Saison offenbar noch der Bewältigung des Einpflanzungsschocks gedient hatte, setzte eine Phase voller Vitalität mit leichtem expansivem Wachstum und üppiger Blühtätigkeit ein. Danach folgte eine Seneszenzphase, bei der die Module ein weiteres Jahr überlebten, ohne aber nochmals in grösserem Ausmass durch intensive Blüten- und Samenproduktion für eigenen Nachwuchs sorgen zu können. Schliesslich starben die ursprünglich eingepflanzten Module fast vollständig ab.
In der unterirdischen Entwicklung wurde dagegen keine Periodizität festgestellt. Die Module waren bereits bei der Auspflanzung recht stark bewurzelt. Sie bauten die Wurzeln rasch erheblich aus, indem sie den gesamten Bereich der Gartenerde intensiv besetzten. Hier machte die Entwicklung halt; nur wenige Feinwurzeln drangen auf kurzer Distanz in den nährstoffärmeren umgebenden Boden vor.
Bei den Individuen, die in der natürlichen Umgebung wuchsen, wurde ein alternierendes Verhalten protokolliert: Auf ein Jahr mit intensiver Blüten- und Samenproduktion, in deren Anschluss die fertilen Triebe abstarben, folgte ein Jahr mit nur geringem generativen Aufwand. Im Unterschied zu den experimentellen Populationen überlebten die Individuen in natürlichen Populationen hingegen dieses Zwischenjahr mit dem anschliessenden Winter. Allerdings starben in der Untersuchungsperiode auch einige Individuen ab, so dass davon ausgegangen werden muss, dass Individuen dieser Art relativ kurzlebig sind.

Trifolium alpinum

Trifolium alpinum von Silikat (Tab. 22) entwickelte sich während der ganzen Untersuchungszeit langsam, aber kontinuierlich. Wachstumsschübe erfolgten ausschliesslich unmittelbar nach der Schneeschmelze, und zwar im zweiten Jahr in geringem, im dritten in vermehrtem Ausmass (durchschnittlich 41%). In der vierten und fünften Vegetationsperiode ging der Jahresanfangszuwachs wieder auf 15-30% zurück. Die Winterausfälle waren gering, mit Ausnahme einer im Spätsommer ausgepflanzten Serie, in welcher die Sterblichkeit nach dem ersten Jahr hoch war.
Nach dieser anfänglich belebten Zeit waren im weiteren Jahresverlauf Ramet-

produktion und -tod reduziert, so dass der Rametumsatz oft nicht über 20% erreichte. Vor allem Rametgeburten waren selten, wohingegen die Ausfälle zwar auch gering, aber in den ersten drei Jahren häufig etwas grösser waren. Meist betrafen sie ganze Module und betrugen zwischen 10 und 40%. Ein

Tab. 22. *Trifolium alpinum*: Rametumsatz und Blühverhalten der eingepflanzten Module.
T. alpinum: Ramet flux and flowering behaviour of the planted modules.
n = Anzahl Module bei Versuchsbeginn - *number of modules at the beginning of the experiment*; Vers. = Versuch - *experiment*: KM = klonierte Module - *cloned modules*, JP = grossgezogene Jungpflanzen - *cultivated young plants*, oB = ohne Bedeckung - *without blanket*; R/M-Q. = Ramet/Modul-Quotient bei der letzten Kontrolle im Jahr - *ramet/module-quotient at the end of a year*; Bl-P = Blütenproduktion - *production of flowers*: % M = Anzahl blühender Module pro Gesamtzahl Module (in %) - *flowering modules in proportion to total number of modules*, Bl/M = Anzahl Blütenköpfe pro Modul - *flower heads per module*; grau unterlegt = Blütezeit - *screened = flowering period.*

Datum n Vers.	Zeit: Jahr	Juli Anzahl Module/Anzahl Ramets Geburten-/Sterberate der Ramets	August			September		Oktober	R/M-Q.	Bl-P: % M Bl/M
4. 9. 87	1989	9/15						9/16	1.78	
10		-						(13/7)	119/0	
KM	1990	9/35	9/36	9/36			9/29		3.22	
		-	3/0	3/0			6/23		31/0	
	1991	9/38	9/42	9/42		9/41	9/41		4.56	11
		-	11/0	11/0		11/3	11/3			2
19. 7. 88	1989	4/9	4/9					5/10	2	
5		-	0/0					11/0	50/20	
KM	1990	3/13	3/13	3/13			3/13		4.33	
		-	0/0	0/0			0/0		15/0	
	1991	3/15	3/16	3/16		3/16	3/15		5	33
		-	7/0	7/0		7/0	7/7			1
30. 8. 88	1989	20/20	20/20					20/20	1	
20		-	0/0					0/0	25/0	
KM	1990	20/25	19/25	18/25			16/22		1.38	
		-	4/4	8/8			8/20		27/5	
	1991	18/27	18/28	18/29		18/31	18/29		1.61	
		-	4/0	7/0		15/0	15/7			
18. 7. 89	1989	20/20	20/20			20/20		17/17	1	
20		-	0/0			0/0		0/15	24/6	
JP	1990	18/20	17/18	17/18			16/16		1	
		-	0/10	0/10			0/20		63/25	
	1991	12/22	12/22	12/22		11/23	11/23		2.09	
		-	0/0	0/0		9/5	9/5			
18. 7. 89	1989	20/20	20/20			20/20		9/9	1	
20		-	0/0			0/0		0/55	56/0	
JP, oB	1990	14/14		11/11			8/9		1.13	
		-		0/21			7/43		22/89	
	1991	1/3	1/3	1/3		1/3	1/3		3	
		-	0/0	0/0		0/0	0/0			
30. 8. 89	1989				15/15				1	
15					-				0/27	
KM	1990	11/11		11/11			11/11		1	
		-		0/0			0/0		27/0	
	1991	11/14	11/14	11/14		11/15	11/15		1.36	
		-	0/0	0/0		7/0	7/0			
17. 7. 90	1990	20/20		19/20					1.05	
20		-		5/5					0/60	
JP	1991	8/8	8/8	8/8		7/7	6/6		1	
		-	33/0	33/0		33/17	33/33			

kleinerer Teil der Module zog sich auf den Winter hin unterirdisch zurück, um im nächsten Frühjahr oberirdisch wieder zu erscheinen. Dieses Verhaltensmuster war unabhängig vom Alter der experimentellen Population.
Der Ramet/Modul-Quotient zeigte eine steigende Tendenz (Tab. 22). Nachdem er im ersten Jahr noch bei 1 lag, war er im zweiten Jahr durchschnittlich bereits etwas darüber und vergrösserte sich in den darauf folgenden Jahren auf 2,2 bzw. 3,3 bzw. 4,6.
Die Blütenproduktion in den untersuchten Flächen war äusserst gering: Sie trat überhaupt nur zweimal in geringem Masse in vier- bzw. fünfjährigen Flächen auf. Die blühenden Module hatten eine Mindestgrösse von sechs Ramets.
Als grosser Unterschied zu den Standardversuchen mit klonierten Modulen mussten die aus Samen aufgezogenen Individuen und die unbedeckten Pflanzen weitaus grössere Verluste von 80% nach zwei bzw. 95% nach drei Jahren erdulden.
Die unterirdische Entwicklung verlief genauso langsam wie die oberirdische. Die Pflanzen wurzelten von Beginn weg sehr deutlich in die Tiefe, mit einer Geschwindigkeit von 5 cm pro Jahr. Die so entstehende Pfahlwurzel besass relativ wenig Seiten- bzw. Feinwurzeln, die zudem nur eine geringe Länge erreichten.
In natürlichen Populationen wachsende Individuen waren durchwegs sehr gross. Nahe beieinander liegende, aber oberirdisch deutlich getrennte Rametbestände führten oft in 30 bis 40 cm Tiefe in die gleiche mächtige Pfahlwurzel und waren so nicht unabhängig voneinander. Der Rametumsatz lag im Bereich von 10%, sowohl innerhalb der Vegetationsperiode als auch über den Winter. Die auffallenden Blüten liessen den Eindruck umfassenderer Blüte entstehen als dies numerisch der Fall war.
Die grossen Veränderungen der experimentellen Populationen von *T. alpinum* über den Winter und zu Jahresbeginn entsprachen somit nicht dem natürlichen Verhalten, wie es ältere etablierte Individuen zeigen, die geringen Zuwachs- und Sterberaten während der Vegetationsperiode dagegen schon.

Trifolium thalii

Bei *Trifolium thalii* wurde Material von Silikat und Karbonat getestet. Das Verhalten der Silikat-Sippen (Tab. 23) war im ersten Jahr durch eine starke Zunahme der totalen Rametanzahl geprägt. Das war sowohl auf eine sehr hohe Ramet-Geburtenrate als auch auf ihre minimale Sterberate, die oft sogar null betrug, zurückzuführen. Innerhalb dieser kurzen Zeit resultierte ein Ra-

Tab. 23. *Trifolium thalii* von Silikat: Rametumsatz und Blühverhalten der eingepflanzten Module.
T. thalii from silicate: Ramet flux and flowering behaviour of the planted modules.
n = Anzahl Module bei Versuchsbeginn - *number of modules at the beginning of the experiment*, * = Kontrollbereich nach dem ersten Jahr geändert- *control area changed after one year*; Vers. = Versuch - *experiment*: KM = klonierte Module - *cloned modules*, JP = grossgezogene Jungpflanzen - *cultivated young plants*, oB = ohne Bedeckung - *without blanket*; R/M-Q. = Ramet/Modul-Quotient bei der letzten Kontrolle im Jahr - *ramet/module-quotient at the end of a year*; Bl-P = Blütenproduktion - *production of flowers*: % M = Anzahl blühender Module pro Gesamtzahl Module (in %) - *flowering modules in proportion to total number of modules*, Bl/M = Anzahl Blütenköpfe pro Modul - *flower heads per module*; grau unterlegt = Blütezeit - *screened = flowering period.*

Datum n Vers.	Zeit: Jahr	Juli	August		September	Oktober	R/M-Q.	Bl-P: % M Bl/M
		Anzahl Module/Anzahl Ramets Geburten-/Sterberate der Ramets						
19. 7. 88	1989	19/289	19/267			19/217	11.42	89
19		-	3/10			4/29	5/65	4.4
KM	1990	10/87	9/78	9/71		9/56	6.22	30
		-	3/14	5/23		5/40	0/100	1
	1991	0					(1)	
		-						
30. 8. 88	1989	20/70	20/82			19/93	4.89	5
20/20*		-	17/0			40/7	(-10%)	1
KM	1990	18/71	18/72	17/72		17/84	4.94	72
		-	8/7	14/13		35/17	15/10	1.5
	1991	16/89	16/90	16/90	16/82	16/86	5.38	44
		-	3/2	7/6	8/16	17/20		1.6
18. 7. 89	1989	23/72			22/163	22/175	7.95	
23/16*	23	-			131/7	161/21	(+10%)	
KM	1990	14/115		12/107		12/111	9.25	
	16	-		4/11		14/17	75/0	
	1991	12/194	12/199	12/173	12/171	12/168	14	67
	16	-	5/3	8/19	13/24	16/28		2.4
18. 7. 89	1989	25/62			25/127	25/148	5.92	78
25/18*	25	-			105/0	144/5	(+35%)	3.3
JP	1990	18/171	18/187	18/203		18/187	10.39	67
	18	-	15/5	25/6		31/22	40/1	1.4
	1991	18/259	18/284	18/292	18/274	18/264	14.67	
	18	-	10/1	15/3	19/13	23/21		
18. 7. 89	1989	10/14			10/33	10/30	3	40
10		-			136/0	150/36	60/23	1
KM, oB	1990	8/41		8/40		8/39	4.88	50
		-		5/7		7/12	28/36	1.3
	1991	5/36	5/38	5/38	5/37	6/38	6.33	100
		-	6/0	6/0	6/3	11/6		1.4
17. 7. 90	1990		10/48	10/50			5	
10			-	4/0			180/0	
KM	1991	10/140	10/159	10/164	10/176	10/178	17.8	50
		-	14/0	19/1	30/4	34/6		3
17. 7. 90	1990		9/42	9/46			5.11	
9			-	10/0			159/0	
KM	1991	9/119	9/136	9/145	9/144	9/144	16	67
		-	14/0	22/0	26/5	31/10		2.2
17. 7. 90	1990			17/92			5.41	
17				-			62/16	
JP	1991	15/134	14/159	14/166	14/170	14/178	12.71	36
		-	20/1	28/4	41/14	48/15		1.2

met/Modul-Quotient von 6 oder mehr.
Über den Winter starben nur ganz wenige Ramets ab, und die Zeit von der Schneeschmelze bis zur ersten Kontrolle im zweiten Jahr wurde bereits wieder zu neuer Rametproduktion ausgenützt. Der weitere Jahresverlauf war gekennzeichnet durch eine sehr stark verringerte Geburtenrate, während gleichzeitig regelmässig Ausfälle entstanden. Die beiden Parameter bewegten sich in der gleichen Grössenordnung zwischen rund 5 und 35%, wobei die Geburtenrate meist noch etwas grösser war. Vor allem dank des Zuwachses ganz zu Beginn der Saison wurde der R/M-Quotient um durchschnittlich 240% gesteigert und erreichte Spitzenwerte von 17,8. Mit einer Ausnahme produzierten in diesem zweiten Jahr alle Populationen Blüten, allerdings in sehr unterschiedlichem Ausmass: Zwischen 5 und 89% der Module blühten während drei bis sieben Wochen mit einer Intensität von 1 bis 4.4 Blüten pro blühendem Modul. Im weiteren Jahresverlauf wurden nur geringe Auswirkungen der Blütenbildung auf den Rametumsatz festgestellt.
Ab dem folgenden Winter trat eine Differenzierung im Versuchsverlauf ein. Die Population, die nicht geblüht hatte, erlitt über den Winter keine Ausfälle und begann sofort nach der Schneeschmelze mit einer regen Rametproduktion. Dagegen erging es der am intensivsten blühenden Population am schlechtesten, indem die Überwinterung mit grossen Verlusten verbunden war, die sowohl die Ramets als auch beinahe die Hälfte der Module betrafen. Zudem lief die Rametproduktion nur sehr zögerlich an. Eine weitere Population lag in ihrem Ergebnis zwischen diesen beiden Extremen.
In dieser dritten Vegetationsperiode war der Rametumsatz gegenüber dem Vorjahr durchwegs leicht erhöht. Die Vorzeichen änderten sich nicht, d. h. die einzelnen Sippen hatten entweder in beiden Jahren eine positive oder eine negative Rametbilanz. Wiederum wurden Blüten produziert, und zwar bezüglich Intensität genau umgekehrt als vorher: Die im zweiten Jahr mit 89% der Module sehr stark blühende Population erreichte im dritten Jahr nur noch 30%; in den zuvor nicht oder wenig blühenden Populationen brachten dafür 67 bzw. 72% der Module Blüten hervor.
Ganz uneinheitlich präsentierte sich das Bild der zwei während vier Jahren kontrollierten Flächen (Tab. 23). Auf einer überlebte kein einziges Modul den dritten Winter, auf der anderen resultierte von der letzten Kontrolle des dritten bis zur ersten des vierten Jahres die ungefähr gleiche Geburten- wie Sterberate der Ramets (15 bzw. 10%). Innerhalb der Vegetationsperiode war der Rametumsatz gegenüber den vorherigen Jahren reduziert; die Rametbilanz veränderte sich von positiven in negative Werte.

Die aus Samen grossgezogenen Pflanzen verhielten sich qualitativ sowohl bezüglich Rametumsatz als auch Blütenproduktion gleich wie die aus der SRC erhaltenen biologischen Individuen. Es bestanden jedoch quantitative Unterschiede, indem in der ersten Saison der Rametumsatz geringer, in der zweiten dafür höher war.
Die experimentelle Population, die nicht mit der Curlex-Matte geschützt worden war, blühte als einzige schon im ersten Jahr, und auch im zweiten und dritten Jahr konnten Blüten erkannt werden. Interessanterweise war die Blütenproduktion von Jahr zu Jahr grösser und erreichte schliesslich 100%. Die Geburtenrate der Ramets war gering, ihre Sterberate insbesondere im ersten Jahr erhöht, und auch die Ausfälle über den Winter waren eher grösser. Dagegen war der Rametumsatz innerhalb der Vegetationsperiode konstant geringer. Der Ramet/Modul-Quotient vergrösserte sich nicht so schnell wie bei den abgedeckten Flächen.
Äusserst rasch, d. h. oft noch innerhalb der ersten Feldsaison, war die Gartenerde sehr dicht durchwurzelt, vorderhand noch ohne grosse Differenzierung in Wurzeltypen. Dies geschah in einer bis Ende der zweiten Vegetationsperiode dauernden Phase, in der sich einige wenige Hauptwurzelstränge etablierten. Diese begannen anschliessend, sich in die Tiefe vorzutasten, allerdings nur mit einer geringen Ausbreitungsgeschwindigkeit. So war das Wurzelbild auch nach vier Jahren noch durch die Ausdehnung der Gartenerde geprägt.
In der natürlichen Population lebende Pflanzen von *T. thalii* hatten Rametumsätze zwischen 40 und 50%. Ein knapper Fünftel der Ramets trug Blüten. Bei den experimentellen Populationen waren die extremen Wachstumsraten des ersten Jahres also aussergewöhnlich; bereits ab der zweiten Saison lagen die Umsätze in einem normalen Rahmen. Die Blütenproduktion lag in derselben Grössenordnung von rund 20%.
Für die Versuche von *Trifolium thalii* auf Karbonat (Tab. 24) galten ähnliche Verhaltensmuster wie für die Silikat-Versuche. Das erste Jahr war geprägt durch hohe Rametproduktion bis 150%, im zweiten Jahr setzte in der Regel die erste Blüte ein und es fand bereits ein eigentlicher Rametumsatz mit Geburten und Todesfällen von insgesamt rund 50% statt. Der R/M-Quotient erreichte maximal 9,12, was deutlich weniger als bei den Silikat-Sippen war. Nach dieser Zeit begann das Verhalten der einzelnen Serien auseinanderzudriften. Allgemein wurde der Rametumsatz von Jahr zu Jahr etwas reduziert und näherte sich demjenigen an, wie ihn die Individuen auf dem nahegelegenen Strelaberg (ca. 25%) hatten. Auch die Wurzel-Entwicklung glich derjenigen der Silikat-Sippen. Die Unterschiede waren quantitativer Art, indem eher

Tab. 24. *Trifolium thalii* von Karbonat: Rametumsatz und Blühverhalten der eingepflanzten Module.
T. thalii from Carbonate: Ramet flux and flowering behaviour of the planted modules.
(Abkürungen s. S. 63 - *abbreviations see page 63*)

Datum n Vers.	Zeit: Jahr	Juli		August			September			Oktober	R/M-Q.	Bl-P: % M Bl/M
		Anzahl Module/Anzahl Ramets Geburten-/Sterberate der Ramets										
3. 9. 87	1989	12/54								11/57	5.18	8
20		-								(22/17)	21/12	1
KM	1990	11/62	11/70	10/65		10/61		10/63			6.3	55
		-	18/5	21/16		24/26		37/35			30/56	1.7
	1991	6/47		6/43	6/43		6/43		6/43		7.16	33
		-		0/9	2/11		4/13		4/13			1.5
18. 7. 88	1989	19/181		19/182						19/141	7.42	58
19		-		10/9						12/34	4/61	2.8
KM	1990	10/60		10/62		10/62		10/66			6.6	40
		-		10/7		17/13		25/15			3/39	2
	1991	8/42		8/37	8/35		8/33		8/32		4	
		-		0/12	0/17		5/26		7/31			
18. 7. 88	1989	17/153		17/183						17/155	9.12	12
17		-		22/2						24/22	16/10	1
KM	1990	17/164		16/167		16/155		16/144			9	81
		-		9/7		10/15		12/24			8/8	2.2
	1991	16/144		15/14	15/148		15/152		15/158		10.53	33
		-		5/4	8/5		13/8		19/9			1.2
31. 8. 88	1989	20/148		20/162						20/121	6.05	95
20		-		14/4						16/34	28/12	2.8
KM	1990	18/141		12/85		12/79		12/68			5.67	17
		-		4/44		5/49		6/58			0/74	1
	1991	4/18		4/16	4/14		3/13		3/13		4.33	25
		-		0/11	0/22		6/33		6/33			1
17. 7. 89	1989	25/55		25/83			25/121			24/134	5.58	32
25/20*	25	-		51/0			120/0			155/11	(+45%)	1.1
KM	1990	18/129		17/121		17/117		17/103			6.06	39
	20	-		3/9		5/14		8/28			7/24	1.3
	1991	13/85		13/87	13/90		13/88		13/93		7.15	46
	20	-		5/2	9/4		16/13		24/14			1.2
17. 7. 89	1989	20/70		20/88			20/119			20/128	6.4	90
20		-		26/0			70/0			90/7	51/0	1.2
KM, oB	1990	20/193	20/203	20/193		20/147		20/113			5.65	80
		-	12/2	16/16		16/40		16/59			5/45	1.3
	1991	14/68		12/61	12/58		12/57		12/54		4.5	8
		-		1/12	1/16		1/18		1/22			1
31. 8. 89	1989					10/11					1.1	
10						-					236/0	
KM	1990	10/37		10/43		10/60		10/59			5.9	
		-		16/0		62/0		65/3			49/0	
	1991	10/88		10/98	0/100		10/106		10/108		10.8	50
		-		12/1	16/2		25/5		30/7			2.6
31. 8. 89	1989					10/13					1.3	
10						-					262/0	
KM	1990	10/47		10/48		10/57		10/62			6.2	30
		-		2/0		21/0		34/2			42/2	2
	1991	10/87		10/96	10/97		10/95		10/93		9.3	80
		-		13/2	16/5		18/9		24/17			3
16. 7. 90	1990			15/52		13/39		13/29			2.23	
25				-		0/25		0/44			0/48	
KM	1991	5/15		5/17	5/18		5/21		5/22		4.4	
		-		13/0	20/0		40/0		47/0			
16. 7. 90	1990			14/51		14/39		13/23			1.77	7
20				-		4/28		6/61			0/78	1
JP	1991	2/5		keine weitere Kontrolle								

etwas weniger Wurzeln gebildet wurde, die Hauptwurzelstränge dafür vermehrt in die Tiefe wuchsen.
Als Spezialversuch wurden wiederum aus Samen grossgezogene Pflanzen ausgepflanzt. Sie wiesen auf diesem Substrat von Beginn weg grosse Verluste auf: Lediglich zwei Module waren zu Beginn der zweiten Vegetationsperiode noch lebendig (Tab. 24). Da keine repräsentativen Ergebnisse mehr zu erhalten waren, wurden die Kontrollen auf dieser Fläche eingestellt.
Auch der Versuch ohne Bedeckung wurde parallel zu demjenigen auf dem Jakobshorn angelegt. Diese Population blühte in allen drei Versuchsjahren, jedoch war die Intensität gegenüber dem Silikat-Standort invers: 90% im ersten Jahr, darauf sinkend bis 8%.
Die Ergebnisse von Pflanzen auf einem natürlichen Karbonat-Standort waren vergleichbar mit denjenigen der Individuen vom Silikat-Standort. Der Ramet-Umsatz war allerdings etwas geringer und betrug lediglich etwa 25%.
Der Ramet-Umsatz der experimentellen Populationen näherte sich somit mit zunehmender Versuchsdauer mehr und mehr den natürlichen Verhältnissen an.

Trifolium nivale

Von *Trifolium nivale* wurden Pflanzen von Silikat und Karbonat geprüft. Die vier Serien von Silikat, die standardmässig mit klonierten Modulen angepflanzt wurden, verhielten sich im ersten Jahr einigermassen einheitlich (Tab. 25). Charakteristisch waren sehr hohe Ramet-Geburtenraten im Bereich von 100% und kleine Sterberaten um 10%. Zur Blüte gelangte nur eine Serie in geringem Ausmass während lediglich zwei Wochen.
Bereits der folgende Winter wurde unterschiedlich beantwortet: Drei von vier Populationen wiesen geringe Verluste zwischen 10 und 20% auf. Gerade nach der Schneeschmelze folgte ein grosser Wachstumsschub. Die vierte Population dagegen musste bei der Überwinterung mit 82% sehr hohe Verluste hinnehmen: Bei ihr war im Frühjahr nur noch ein einziges Modul zu finden.

Tab. 24 (S. 62).
n = Anzahl Module bei Versuchsbeginn - *number of modules at the beginning of the experiment*; Vers. = Versuch - *experiment*: KM = klonierte Module - *cloned modules*, JP = grossgezogene Jungpflanzen - *cultivated young plants*, oB = ohne Bedeckung - *without blanket*; R/M-Q. = Ramet/Modul-Quotient bei der letzten Kontrolle im Jahr - *ramet/module-quotient at the end of a year*; Bl-P = Blütenproduktion - *production of flowers*: % M = Anzahl blühender Module pro Gesamtzahl Module (in %) - *flowering modules in proportion to total number of modules*, Bl/M = Anzahl Blütenköpfe pro Modul - *flower heads per module*; grau unterlegt = Blütezeit - *screened = flowering period.*

Das weitere Verhalten der untersuchten Pflanzen gestaltete sich folgendermassen:
Die zwei im Sommer bepflanzten Flächen blühten Ende Juli und im August. Bis dahin erschienen anteilmässig die meisten Tochterramets; der Hauptteil der Verluste trat danach auf, da viele blütentragende Ramets abstarben. Insge-

Tab. 25. *Trifolium nivale* von Silikat: Rametumsatz und Blühverhalten der eingepflanzten Module.
T. nivale from silicate: Ramet flux and flowering behaviour of the planted modules.
n = Anzahl Module bei Versuchsbeginn - *number of modules at the beginning of the experiment*, * = Kontrollbereich nach dem ersten Jahr geändert- *control area changed after one year*; Vers. = Versuch - *experiment*: KM = klonierte Module - *cloned modules*, JP = grossgezogene Jungpflanzen - *cultivated young plants*, oB = ohne Bedeckung - *without blanket*; R/M-Q. = Ramet/Modul-Quotient bei der letzten Kontrolle im Jahr - *ramet/module-quotient at the end of a year*; Bl-P = Blütenproduktion - *production of flowers*: % M = Anzahl blühender Module pro Gesamtzahl Module (in %) - *flowering modules in proportion to total number of modules*, Bl/M = Anzahl Blütenköpfe pro Modul - *flower heads per module*; grau unterlegt = Blütezeit - *screened = flowering period.*

Datum n Vers.	Zeit: Jahr	Juli Anzahl Module/Anzahl Ramets Geburten-/Sterberate der Ramets	August			September		Oktober	R/M-Q.	Bl-P: % M Bl/M
19. 7. 88	1989	18/99	18/101					18/95	5.28	6
18/20*	18	-	7/5					14/18	(-35%)	2
KM	1990	16/54	14/55	14/52			14/49		3.5	29
	20	-	11/9	13/17			20/30		0/57	1
	1991	10/21	10/22	10/21		10/21	10/22		2.2	
	20	-	5/0	5/5		5/5	10/5			
18. 7. 89	1989	25/50				25/87		24/104	4.33	16
25/20*	25	-				58/4		100/12	(+15%)	1
KM	1990	17/76		18/62			14/41		2.93	33
	20	-		9/28			13/59		2/66	1.7
	1991	7/15		9/22		9/23	9/24		2.67	
	20	-		47/0		73/20	80/27			
18. 7. 89	1989	15/33				15/62		15/80	5.33	
13		-				94/6		152/9	44/10	
JP	1990	12/107	12/109	12/105			12/86		7.17	25
		-	12/10	18/20			19/38		3/29	2.7
	1991	11/64	11/77	11/74		11/71	11/69		6.27	82
		-	20/0	30/14		34/23	41/33			4.2
18. 7. 89	1989	25/43				18/51		18/58	3.22	
25		-				60/42		77/42	3/71	
KM, oB	1990	2/9		1/2			1/1		1	100
		-		0/78			0/89		0/100	1
	1991	0							(1)	
30. 8. 89	1989				10/11				1.1	
10					-				118/18	
KM	1990	8/22		7/23			8/31		3.88	
		-		9/5			55/14		39/35	
	1991	5/32	5/36	5/36		5/32	5/31		6.2	40
		-	13/0	19/6		19/19	19/22			2.5
17. 7. 90	1990		8/20	8/22					2.75	
20			-	15/5					0/82	
KM	1991	1/4	1/4	1/5		1/5	1/5		5	100
		-	0/0	25/0		25/0	25/0			1
17. 7. 90	1990			16/31					1.94	
20				-					48/45	
JP	1991	9/32	9/40	9/38		9/38	9/37		4.11	56
		-	25/0	28/9		38/19	38/22			2

samt ergab sich ein negativer Rametumsatz; der R/M-Quotient sank. Der Negativtrend setzte sich insbesondere über die Winterzeit fort, in der grosse Verluste zu beklagen waren.
Ab der dritten Saison verhielten sich die Pflanzen der beiden Serien unterschiedlich: Die einen produzierten im Jahresverlauf annähernd gleich viele Ramets wie verloren gingen; zudem blühten sie. Die anderen hatten nochmals einen grossen Schub des expansiven Wachstums, entwickelten aber keine Blüten mehr.
In der im Herbst angepflanzten Population zeigten die Pflanzen während des ganzen Jahres vegetatives Wachstum, in der zweiten Hälfte sogar mehr als in der ersten. Es wurden keine Blüten produziert. Der R/M-Quotient erfuhr eine Steigerung. Die Bilanz der nächsten Überwinterung inklusive der Zeit unmittelbar nach der Ausaperung war bei einem recht hohen Rametumsatz von 75% und mässiger Modulsterblichkeit ausgeglichen. Dasselbe galt für das folgende Jahr, wobei der Umsatz nur noch 40% betrug. Mit einer Verzögerung von einer Saison wurden auch in dieser Population Blüten festgestellt, mit 40% der Module und 2,5 Blütenköpfen pro Modul in durchschnittlichem Ausmass.
Die Population aus Pflanzen, die von Samen grossgezogen wurden, entwickelte sich parallel zum letzten erwähnten Standardversuch (Tab. 25). Somit konnte angenommen werden, dass in dieser Beziehung keine ins Gewicht fallenden Unterschiede bestanden.
Anders der Befund bei der im Frühsommer 1989 bepflanzten Fläche ohne Bedeckung: Hier war im Vergleich zum Standard-Versuch im ersten Jahr die Ausfallrate erhöht, und bis zur dritten Feldsaison waren sämtliche Module abgestorben. Die Curlex-Matte hatte also einen deutlich positiven Einfluss.
Unterirdische Veränderungen konnten innerhalb der Versuchsperiode nur wenige erkannt werden. Die Module besetzten schon bei der Auspflanzung einen Grossteil des Rootrainer-Kompartiments mit einem dichten Wurzelgeflecht. Nach vier Jahren war dieses noch verdichtet, doch es erstreckten sich nur in sehr beschränktem Umfang Wurzeln über diesen Bereich hinaus. Es fiel auf, dass der Anteil grober Wurzeln nach dieser Zeit erhöht war.
An der natürlichen Population von *Trifolium nivale* war ganz auffallend, wie stark unterschiedlich sich die einzelnen Individuen verhielten. Blüten wurden zwar ausnahmslos gebildet, doch war das Schicksal der reproduzierenden Ramets nach der Blüte verschieden. Die einen Module unterhielten diese, meist durch einen langen Stengel und relativ wenig Blattfläche gekennzeichneten Ramets weiter und es erschienen im nächsten Jahr sogar wiederum Blüten

daran. Andere Module liessen diese Ramets über den Winter absterben, und dritte stiessen sie sofort nach der Blüte ab, worauf die Produktion von Tochterramets einsetzte. Entsprechend ergab sich ein minimaler bis sehr hoher Rametumsatz von 0 bis 100%.

Wegen der unterschiedlichen Reaktionen sowohl der einzelnen experimentellen Populationen als auch der natürlichen Individuen war ein umfassender Vergleich kaum anzustellen. Es konnte lediglich festgestellt werden, dass a) der grosse Zuwachs im ersten Jahr nach der Auspflanzung nicht dem natürli-

Tab. 26. *Trifolium nivale* von Karbonat: Rametumsatz und Blühverhalten der eingepflanzten Module.
T. nivale from carbonate: Ramet flux and flowering behaviour of the planted modules.
n = Anzahl Module bei Versuchsbeginn - *number of modules at the beginning of the experiment*; Vers. = Versuch - *experiment*: KM = klonierte Module - *cloned modules*, JP = grossgezogene Jungpflanzen - *cultivated young plants*, oB = ohne Bedeckung - *without blanket*; R/M-Q. = Ramet/Modul-Quotient bei der letzten Kontrolle im Jahr - *ramet/module-quotient at the end of a year*; Bl-P = Blütenproduktion - *production of flowers*: % M = Anzahl blühender Module pro Gesamtzahl Module (in %) - *flowering modules in proportion to total number of modules*, Bl/M = Anzahl Blütenköpfe pro Modul - *flower heads per module*; grau unterlegt = Blütezeit - *screened = flowering period.*

Datum n Vers.	Zeit: Jahr	Juli	August		September		Oktober	R/M-Q.	Bl-P: % M Bl/M
		Anzahl Module/Anzahl Ramets Geburten-/Sterberate der Ramets							
17. 7. 89	1989	20/27	20/30		20/39		20/37	1.85	20
20		-	11/0		48/4		70/33	35/3	1
KM	1990	19/49	18/40	18/40		18/23		1.28	33
		-	6/24	8/27		8/63		22/35	1.5
	1991	12/20	12/19	11/17	11/15	9/12		1.33	
		-	5/10	5/20	5/30	5/45			
17. 7. 89	1989	24/43	21/41		21/58		21/55	2.62	46
24		-	19/23		63/28		31/19	18/29	1.4
KM, oB	1990	16/49 15/49	14/44	14/32		14/19		1.36	21
		- 2/2	4/14	4/38		4/65		0/84	1
	1991	2/3	2/2	1/1	0			(1)	
		-	0/33	0/67	0/100				
31. 8. 89	1989				20/28			1.4	
20					-			232/4	
KM	1990	20/92	20/97	20/94		20/84		4.2	90
		-	9/3	11/9		12/21		19/7	2.1
	1991	20/94	20/98	20/100	20/63	20/42		2.1	95
		-	6/2	11/4	14/47	14/69			2.2
16. 7. 90	1990		20/43	20/42		19/41		2.18	
20			-	5/7		12/16		5/12	
KM	1991	19/38	19/40	19/42	19/39	19/38		2	6
		-	5/0	11/0	11/8	18/18			1
16. 7. 90	1990		20/40	20/52		20/66		3.3	
20			-	33/3		68/3		58/0	
JP	1991	20/104	20/101	20/101	20/82	20/47		2.35	85
		-	2/5	4/7	8/29	10/55			2.7
29. 8. 90	1991	8/17	7/16	7/19	7/19	7/22		3.14	29
KM		-	6/12	24/12	29/18	47/18			2
3 x 10	1991	9/32	9/33	9/34	9/46	9/45		5	33
		-	3/0	6/0	44/0	44/3			2
	1991	10/19	10/22	10/23	10/28	10/27		2.7	30
		-	16/0	21/0	47/0	47/5			1.7

chen Verhalten entsprach, b) die experimentellen Populationen fast immer in geringerem Mass Blüten produzierten und c) es kaum experimentelle Individuen gab, die noch in der gleichen Saison die abgestorbenen blütentragenden Ramets durch eine neue Generation ersetzten.
Für *Trifolium nivale* von Karbonat (Tab. 26) konnte ebenso wenig ein allgemein gültiges Verhaltensmuster gefunden werden wie für die Pflanzen von Silikat. Die Reaktionen waren von Beginn weg unterschiedlich, und zwar auch bei gleichzeitig angelegten Serien. So betrug beispielsweise der R/M-Quotient der drei im Spätsommer 1990 begonnenen Versuche Ende 1991 2,7 bzw. 3,1 bzw. 5, was insbesondere auf verschiedene Wachstumsraten unmittelbar nach der Einpflanzung zurückzuführen war. Auch Parallelversuche mit klonierten Modulen bzw. aus Samen gezogenen Pflanzen - bei anderen Arten sowie den Silikat-Sippen dieser Art durchwegs ähnlich reagierend - zeigten ein entgegengesetztes Bild (Tab. 26). In dieser Hinsicht ist die Tatsache, dass der Versuch ohne Abdeckung im Vergleich zum Standard-Versuch wiederum deutlich schlechter abschnitt, mit Vorbehalt zu geniessen. Andererseits war der Unterschied doch beträchtlich, starb doch die unbedeckte Population im dritten Feldjahr vollständig aus.
Die Blütenproduktion war wiederum recht unterschiedlich, allerdings etwas weniger variabel als die Wachstumsreaktionen (vgl. Fig. 19, S. 72).
Die Beobachtung der unterirdischen Entwicklung auf der Strela erbrachte ebenfalls das gleiche Bild wie bei den experimentellen Populationen auf dem Jakobshorn: Praktisch von Beginn weg nahezu vollständige Durchwurzelung des Gartenerde-Substrates sowie nur geringe Tendenz, diesen Bereich zu verlassen.
Pflanzen aus natürlichen Populationen von Karbonat-Standorten verhielten sich unterschiedlich. Grosse Unterschiede bestanden insbesondere im Ausmass der Blütenbildung: Gar keine bis zwei Drittel der Ramets pro Pflanze produzierten Blüten.
Unterschiedliches Verhalten, das bei den Pflanzen aus experimentellen wie aus natürlichen Populationen gefunden wurde, war also offenbar charakteristisch für diese Art.

Anthyllis alpestris

In den *Anthyllis alpestris*-Bepflanzungsflächen auf Karbonat war die erste Vegetationsperiode durch eine sehr hohe Rametproduktion von 100% und mehr geprägt. Die Populationen wirkten zu jeder Zeit sehr vital. Eine Serie bildete sogar Blüten, allerdings nur in geringem Ausmass und im Vergleich

zur normalen Blütezeit stark verspätet. Die grosse Lebenskraft der Module zeigte sich auch darin, dass im ersten Winter praktisch keine Module abstarben und bereits die ersten Tage nach der Ausaperung zu erneuter starker Rametproduktion ausgenützt werden konnten. Nach diesem anfänglichen Schub erfolgte noch im Juli der Beginn der Blütezeit. Diese war äusserst intensiv, rund zwei Drittel der Individuen blühte mit durchschnittlich zwei Blütenköpfen pro Modul. Danach ging die Populationsgrösse durch das Absterben der reproduzierenden Ramets zurück. Der Rametumsatz erreichte so normalerweise 60 bis 70% (Tab. 27).
Bedeutendere Ausfälle als über den ersten Winter wurden im zweiten registriert, als Sterberaten von 15 bis 50% auftraten und regelmässig ganze Module ausfielen. Der Wachstumsschub nach der Schneeschmelze war gering, der Rametumsatz bis Ende Jahr nur noch 50 bis 60%, die Populationsgrösse leicht abnehmend. Der Blüherfolg ging drastisch zurück.
Auch der folgenden Winter forderte wieder einige Module als Opfer, allerdings deutlich weniger als im Jahr zuvor. Im Jahresverlauf überwogen die Ramet-Ausfälle gegenüber den Geburten leicht, Hauptmerkmal war aber der nochmalige Rückgang des Rametumsatzes auf durchschnittlich 35%. Andererseits blühten wieder markant mehr Module als im Vorjahr (Tab. 27).
Kurz zusammengefasst lässt sich das Verhalten mit *Anthyllis alpestris* wie folgt beschreiben: Im ersten und zu Beginn des zweiten Jahres liess starkes expansives Wachstum die Rametzahlen ansteigen, danach sanken diese stetig langsam. Der Rametumsatz nahm kontinuierlich ab. In der Blütenproduktion wurde ein zweijähriger Rhythmus mit Spitzen im zweiten und vierten Jahr erkannt.
Eine in Kuppenlage gepflanzte Serie verhielt sich gleich wie die anderen, mit Ausnahme der ersten Saison, in der sie eine erheblich geringere Rametproduktion hatte. Zudem war der kleinere Wuchs der Module auffällig.
Vollständig in das typische Verhaltensmuster passte eine Serie, die aus von Samen gezogenen Pflanzen bestand.
Auch eine unbedeckte Fläche entwickelte sich analog. Offenbar war für *Anthyllis alpestris* eine schützende Curlex-Bedeckung nicht von entscheidendem Einfluss (Tab. 27).
Die im Frühsommer 1990 angelegte Population zeigte ein vom üblichen Verlauf abweichendes Verhalten: Die erste Feldsaison entsprach dem dritten "Normaljahr", die zweite dem vierten. Die Module dieser Serie waren zuvor, anders als alle anderen Versuchspflanzen, während mehr als eines Jahres in den Plastik-Kistchen unterhalb der alpinen Stufe aufbewahrt worden. Die

Grösse bei der Anpflanzung liess darauf schliessen, dass die Entwicklung, die die anderen im ersten Feldjahr durchgemacht hatten, in diesen Kistchen absolviert wurde.

Die Wurzeln von *A. alpestris* besiedelten die nährstoffreiche Gartenerde relativ locker. Sie konnten ihr Areal auch nach längerer Zeit kaum darüber hinaus vergrössern. So war es denn nicht verwunderlich, dass selbst ein vierjähriges Modul, das vermutlich durch ein Schaf beweidet wurde, dadurch vollumfänglich ausgerissen wurde. Bei einigen Modulen konnte bei der Kontrolle nur

Tab. 27. *Anthyllis alpestris*: Rametumsatz und Blühverhalten der eingepflanzten Module.
A. alpestris: Ramet flux and flowering behaviour of the planted modules.
n = Anzahl Module bei Versuchsbeginn - *number of modules at the beginning of the experiment*; Vers. = Versuch - *experiment*: KM = klonierte Module - *cloned modules*, JP = grossgezogene Jungpflanzen - *cultivated young plants*, oB = ohne Bedeckung - *without blanket*; R/M-Q. = Ramet/Modul-Quotient bei der letzten Kontrolle im Jahr - *ramet/module-quotient at the end of a year*; Bl-P = Blütenproduktion - *production of flowers*: % M = Anzahl blühender Module pro Gesamtzahl Module (in %) - *flowering modules in proportion to total number of modules*, Bl/M = Anzahl Blütenköpfe pro Modul - *flower heads per module*; grau unterlegt = Blütezeit - *screened = flowering period.*

Datum n Vers.	Zeit: Jahr	Juli Anzahl Module/Anzahl Ramets Geburten-/Sterberate der Ramets	August		September		Oktober	R/M-Q.	Bl-P: % M Bl/M
18. 7. 88	1989	19/71	19/92				18/71	3.94	37
19		-	31/1				32/32	13/45	1
KM	1990	11/49	11/56	11/62	11/72			6.55	
		-	14/0	29/2	55/8			21/36	
	1991	8/61	8/58	7/53	7/56	7/54		7.71	75
		-	7/11	10/23	16/25	23/34			1.3
18. 7. 88	1989	19/193	19/259				19/211	11.11	68
19		-	35/21				39/30	15/50	1.8
KM	1990	12/137	10/136	10/134	10/135			13.5	40
		-	4/5	14/16	24/25			9/1	1.5
	1991	10/146	9/156	9/157	9/155	9/146		16.22	78
		-	9/2	10/3	14/8	16/16			2.1
31. 8. 88	1989	20/103	20/110				20/77	3.85	80
20		-	22/8				17/42	16/22	2.5
KM	1990	17/72 15/74	14/63	13/67	14/63			4.5	
		- 15/12	17/29	25/32	18/40			0/43	
	1991	12/36	12/35	12/37	12/36	12/36		3	8
		-	3/6	8/6	8/8	8/8			2
17. 7. 89	1989	19/61	19/80		19/112		19/132	6.95	21
19		-	33/2		87/3		123/7	39/0	1
JP	1990	19/183 19/158	6/54	6/52	6/47			7.83	96
		- 4/18	9/80	12/84	12/86			2/15	2.6
	1991	6/41	5/33	5/33	5/35	5/35		7	20
		-	0/17	0/17	6/19	9/21			1
17. 7. 89	1989	20/67	20/78		20/114		20/126	6.33	
20		-	18/1		72/1		101/13	41/1	
JP, oB	1990	19/177 19/174	18/152	18/139	18/127			7.06	63
		- 1/2	5/19	5/26	5/33			3/20	1.8
	1991	18/106	18/107	8/101	18/103	18/101		5.61	
		-	3/2	4/8	8/10	8/12			
16. 7. 90	1990		18/106	18/108	18/101		—	5.61	
18			-	7/5	8/13			6/41	
KM	1991	12/66	12/72	12/81	12/82	12/86		7.17	37
		-	14/5	30/8	35/11	44/14			2.1

wenig Substrat gefunden werden. Entweder wurde der Rest mit Wasser abgeschwemmt oder diese hatten bei der Pflanzung nur wenig davon erhalten. Diese Pflanzen bildeten jedenfalls zwar etwas weniger Wurzeln, besetzten dafür aber ein bedeutend grösseres unterirdisches Areal und waren deshalb viel besser verankert als die anderen Module.
Zum Verhalten natürlicher Individuen liegen keine exakten Daten bezüglich des Ramet-Umsatzes vor, da die Ramets teilweise sehr klein waren und aufgrund der ausgeprägten Phalanx-Strategie dieser Art übersehen wurden. Deshalb waren die erhaltenen Resultate in dieser Hinsicht zum Teil zu ungenau. Es wurde aber festgestellt, dass der Ramet-Umsatz seine Dynamik durch äussere Ereignisse erhielt. Insbesondere waren dies Besonnung nach langer Bedeckung durch Schnee sowie Blütenbildung, in deren Anschluss absterbende Ramets ersetzt werden mussten. Ein solches Ereignis konnte aber auch Verbiss sein, indem innert kürzester Zeit anstelle der abgefressenen Ramets neue traten.
Kein Individuum starb während der Versuchsphase ab, so dass von einer Langlebigkeit der Pflanzen ausgegangen werden durfte.

4.2.2. Wachstumsverhalten

Im folgenden werden sechs Arten in ihrem Wachstumsverhalten beschrieben: Das vegetative Wachstum wurde sowohl oberirdisch als unterirdisch betrachtet. Ebenfalls zu Protokoll gelangte das Blühverhalten.
Von *Trifolium repens* liegen keine numerischen Angaben vor, da das arttypische Wachstumsverhalten genaue Kontrollen verunmöglichte. *Oxytropis jacquinii* und *Hedysarum obscurum* wurden nur in ein bzw. zwei Serien getestet; deren Ergebnisse sind deshalb nur beschränkt aussagekräftig.
Bei ***Trifolium repens*** von Silikat entwickelten sich die Module das erste Jahr nach der Auspflanzung sehr gut. Mit ihren Ausläufern besiedelten sie ein grosses Areal, und schon bald waren die Abgrenzungen zwischen den Individuen verwischt. Es wurden wenige Blüten produziert.
Darauf folgend starben entlang den Ausläufern von hinten her die Ramets und Verbindungsstücke ab, so dass nur noch die terminalen Tochter-Ramets überlebten. Diese besassen viel kleinere Blätter als die Mutter-Ramets. Es war offensichtlich, dass die vegetative Fortpflanzung durch Selbstklonierung erfolgreicher war als die generative Fortpflanzung.
Lotus alpinus wurde in sechs Serien von Silikat und fünf von Karbonat getestet (Tab. 28). Die einzelnen Serien verhielten sich sehr unterschiedlich. Es

konnte deshalb kein allgemeingültiges Verhaltensschema erkannt werden, weder von der Versuchsanlage (Standard- bzw. Spezialversuche, Pflanzzeitpunkt) noch von der Herkunft bzw. geologischen Unterlage her. Nicht einmal im ersten Jahr, in dem die Versuchsbedingungen durch die noch frische Curlex-Bedeckung und das unverbrauchte Gartensubstrat zueinander am ähnlichsten waren, ergab sich eine einheitliche Entwicklung. Bei Versuchsende lag dann die Populationsgrösse zwischen 16 und 202% des Bestandes bei der ersten Kontrolle.

Eine Konstante war, dass während der ganzen Kontrollperiode Module abstarben, teilweise hauptsächlich über den Winter, teilweise vorwiegend während der Saison. Das Ausmass war allerdings wieder sehr unterschiedlich; nach drei Jahren lebten noch zwischen 10 und 79% der Module.

Lotus alpinus, am natürlichen Standort als Guerilla-Stratege bekannt, wählte auf den Skipistenplanierungen zunächst die Phalanx-Strategie und wechselte erst nach erfolgreicher Etablierung und zwei bis drei Jahren des Wachstums auf Guerilla um.

Das Hauptblühjahr war die dritte Saison; acht von elf Serien erzeugten hier ihre maximale Blütenproduktion, die mit einer Spanne zwischen 14 und 77% wiederum recht unterschiedlich ausfiel. Auf zwei Versuchsflächen wurden im zweiten Jahr am meisten Blüten gezählt, eine Population produzierte keine Infloreszenzen.

Tab. 28. *Lotus alpinus*: Wachstumsverhalten der eingepflanzten Module. Oben von Silikat, unten von Karbonat.
L. alpinus: Growth behaviour of the planted modules. Above from silicate, below from carbonate.
M = Module (fettgedruckt) - *modules*, R = Ramets - *ramets*, M->R = für die Bestimmung der Rametzahl ausgezählte Module - *exactly counted (ramet number) modules*; KM = klonierte Module - *cloned modules*, JP = grossgezogene Jungpflanzen - *cultivated young plants*, oB = ohne Bedeckung - *without blanket*; grau unterlegt = Jahre mit Blütenproduktion - *screened = years with production of flowers.*

Datum	Versuch	M	M->R	M	M	M	R	M	R	M	R	M	R	M	R	M	R
				1988		1989				1990				1991			
				Anfang	Ende	Anfang		Ende		Anfang		Ende		Anfang		Ende	
4. 9. 87	KM	45	20	**27**	**28**	**26**	98	**26**	-	**26**	225	**24**	133	**16**	67	**16**	88
19. 7. 88	KM	15	15	**15**	**9**	**13**	67	**12**	92	**7**	77	**7**	69	**1**	30	**2**	38
30. 8. 88	KM	105	20			**89**	69	**89**	72	**64**	51	**57**	53	**49**	24	**53**	32
18. 7. 89	JP	60	10			**60**	55	**60**	-	**59**	88	**59**	-	**36**	106	**35**	111
18. 7. 89	JP, oB	80	25			**80**	158	**76**	-	**56**	250	**52**	-	**7**	28	**10**	40
30. 8. 89	KM	40	40					**40**	91	**17**	-	**12**	19	**5**	6	**8**	18
17. 7. 89	KM	40	10			**40**	51	**40**	-	**40**	76	**32**	104	**25**	61	**31**	70
17. 7. 89	KM, oB	40	20			**40**	70	**38**	-	**39**	115	**38**	102	**31**	97	**29**	77
17. 7. 89	JP	40	20			**40**	150	**40**	-	**37**	135	**3**	21	**4**	20	**4**	24
17. 7. 89	JP, oB	20	20			**20**	141	**20**	-	**13**	73	**10**	65	**6**	34	**8**	43
31. 8. 89	KM	39	10					**39**	35	**39**	44	**33**	56	**31**	63	**31**	59

Fig. 19. *Trifolium nivale*, experimentelle Population vom Herbst 1989 auf der Strela: Üppige Blütenbildung knapp zwei Jahre nach der Auspflanzung.
T. nivale, experimental population autumn 1989 on Strela: High production of flowers nearly two years after planting.

Fig. 20. *Astragalus alpinus* am Jakobshorn: Infolge starken expansiven Wachstums verschwimmen die Arealgrenzen der einzelnen Individuen im dritten Jahr nach der Auspflanzung.
A. alpinus on Jakobshorn: Partly overlapping areas of the individuals as the result of expansive growth. Third year after planting.

Die Wurzelbildung verlief parallel zur oberirdischen Entwicklung: Module mit vielen Ramets hatten ein grosses Wurzelwerk, solche mit wenigen Ramets ein spärliches. Auch umfangreichere Wurzelsysteme reichten kaum je in die Tiefe; sie breiteten sich viel mehr knapp unter der Oberfläche aus. In einem Fall konnte ein Wurzelstrang bis zum nächsten Modul verfolgt werden, wo er von den dort vorhandenen Nährstoffen profitierte und diverse Feinwurzeln bildete.

Hippocrepis comosa: Die im Frühsommer gepflanzten Einheiten von Karbonat legten im ersten Jahr an Grösse leicht zu. Die zweite Vegetationsperiode war insgesamt gekennzeichnet durch leichte Einbussen an Ramets. In der dritten Saison resultierte wiederum eine Vergrösserung der Module, welche oft auf einen anfänglichen Wachstumsschub zurückzuführen war. Ein Teil der Versuche wurde während vier Jahren kontrolliert. Bei diesen ergab sich für diese letzte Periode nochmals eine negative Ramet-Bilanz. Blüten wurden erstmals im zweiten Jahr produziert. Mit durchschnittlich rund 50% war es das Jahr mit der grössten Produktion während der Untersuchungsphase. In der nächsten Saison blühten nur noch knapp 10% der Module und in der vierten waren es etwa 20% (Tab. 29).

Eine ebenfalls im Frühsommer angepflanzte, aber nicht abgedeckte Fläche hatte ihr Blühmaximum mit 30% erst im dritten Jahr. Ebenso verzögert erfolgte der Rückschlag der Populationsgrösse auch zu dieser Zeit.

Dieser Effekt - Populationsrückgang und Blühmaximum im gleichen Jahr -

Tab. 29. *Hippocrepis comosa*: Wachstumsverhalten der eingepflanzten Module. Oben von Karbonat, unten von Silikat.
H. comosa: Growth behaviour of the planted modules. Above from carbonate, below from silicate.
M = Module (fettgedruckt) - *modules*, R = Ramets - *ramets*, M->R = für die Bestimmung der Rametzahl ausgezählte Module - *exactly counted (ramet number) modules*; KM = klonierte Module - *cloned modules*, oB = ohne Bedeckung - *without blanket*; grau unterlegt = Jahre mit Blütenproduktion - *screened = years with production of flowers.*

Datum	Versuch	M	M->R	M	M	M	R	M	R	M	R	M	R	M	R	M	R
				1988		1989				1990				1991			
				Anfang	Ende	Anfang		Ende		Anfang		Ende		Anfang		Ende	
3. 9. 87	KM	15	15	**2**	**5**	**5**	13	**5**	27	**5**	41	**3**	33	**3**	44	**3**	56
18. 7. 88	KM	20	5	**20**	**20**	**20**	50	**20**	47	**20**	63	**20**	70	**20**	71	**20**	64
18. 7. 88	KM	19	5	**19**	**19**	**19**	51	**19**	50	**17**	61	**15**	64	**12**	44	**12**	44
31. 8. 88	KM	70	20			**69**	84	**68**	101	**65**	122	**60**	152	**58**	164	**55**	157
17. 7. 89	KM	40	10			**40**	40	**39**	52	**38**	53	**34**	50	**32**	52	**33**	62
17. 7. 89	KM, oB	39	15			**39**	43	**33**	52	**30**	80	**28**	98	**28**	70	**29**	69
31. 8. 89	KM	20	10					**20**	17	**17**	25	**14**	38	**14**	64	**14**	70
31. 8. 89	KM	19	10					**19**	15	**15**	23	**15**	46	**14**	65	**14**	89
29. 8. 90	KM	20	20											**8**	14	**8**	11
18. 7. 89	JP	20	20			**20**	35	**1**	1	**7**	11	**10**	16	**8**	16	**7**	13

trat bei den im Spätsommer gepflanzten Modulen sogar erst im vierten Jahr auf, dafür dauerte die vorgängige Wachstumsphase entsprechend länger.
Somit waren bei *Hippocrepis comosa* vegetatives Wachstum und Blütenbildung offenbar bis zu einem gewissen Grad alternative Prozesse, indem alle Serien in ihrem Hauptblühjahr eine leichte Verkleinerung der Module hinnehmen mussten.
Die Module bildeten von Beginn an Sprossverbandsrosetten, die zum Teil relativ stark gestreckt waren. Dieses Verhalten, das dem natürlichen entsprach, führte zu eher kleinen Arealen. Die Modulsterblichkeit lag bei Versuchsende normalerweise zwischen 20 und 30%, mit Maximalwerten zwischen 0 und 80%.
H. comosa bildete ein nicht sehr dichtes Wurzelwerk. Dafür wuchs dieses auch bei sehr ungünstigen Bedingungen insbesondere in die Tiefe, aber auch seitlich erheblich über den Bereich der nährstoffreichen Erde hinaus. Es war typisch, dass nach zwei bis drei Jahren nur noch ein Teil des mit der Pflanzung eingebrachten Substrates zu finden war.
Die einzige Silikat-Serie verhielt sich im Vergleich zu Material von Karbonat ganz anders (Tab. 29): Fast alle Module zogen sich auf den ersten Winter unterirdisch zurück, und nur etwa die Hälfte erschien im nächsten Jahr wieder. Die meisten dieser Überlebenden konnten bis Versuchsende weiterbestehen; jedoch produzierten sie kaum Tochterramets und überhaupt keine Blüten.
Astragalus alpinus von Silikat zeigte typischerweise häufig längere Perioden mit nur geringen Veränderungen in der Rametzahl der Module (Tab. 30). Dies betraf sowohl die eigentliche Produktionszeit im Sommer als auch die Ruhepause im Winter. Teilweise wurde zu Saisonbeginn ein grosser Wachs-

Tab. 30. *Astragalus alpinus*: Wachstumsverhalten der eingepflanzten Module.
A. alpinus: Growth behaviour of the planted modules.
M = Module (fettgedruckt) - *modules*, R = Ramets - *ramets*, M->R = für die Bestimmung der Rametzahl ausgezählte Module - *exactly counted (ramet number) modules*; KM = klonierte Module - *cloned modules*, JP = grossgezogene Jungpflanzen - *cultivated young plants*, oB = ohne Bedeckung - *without blanket*; grau unterlegt = Jahre mit Blütenproduktion - *screened = years with production of flowers.*

Datum	Versuch	M	M->R	M	M	M	R	M	R	M	R	M	R	M	R	M	R
				1988		1989				1990				1991			
				Anfang	Ende	Anfang		Ende		Anfang		Ende		Anfang		Ende	
4. 9. 87	KM	15	10	**15**	**13**	**13**	41	**13**	58	**13**	109	**11**	45	**11**	30	**11**	39
19. 7. 88	KM	65	10	**65**	**61**	**63**	76	**63**	91	**62**	73	**59**	27	**59**	25	**55**	32
30. 8. 88	KM	110	10			**109**	42	**110**	45	**108**	70	**99**	34	**99**	22	**98**	45
18. 7. 89	KM	40	15			**40**	55	**39**	60	**39**	56	**37**	58	**38**	75	**38**	76
18. 7. 89	KM, oB	30	10			**30**	32	**22**	23	**22**	59	**15**	50	**14**	56	**14**	58
18. 7. 89	JP	19	10			**19**	-	**17**	48	**15**	97	**11**	80	**15**	118	**14**	122
30. 8. 89	KM	31	31					**31**	48	**18**	28	**11**	23	**11**	39	**10**	43

tumsschub beobachtet - pro Versuchsserie aber höchstens einmal. Durch eine entsprechend erhöhte Sterberate im nachfolgenden Jahresverlauf erzielten die Population in der Jahresschlussbilanz jedoch trotzdem nur mehr oder weniger ausgeglichene Werte. Solche Schwankungen konnten ab der zweiten Saison jederzeit ohne von aussen erkennbaren Grund auftreten. Die im Spätsommer 1987 gepflanzte Serie beispielsweise schnellte bezüglich Rametzahl anfangs 1990 beinahe auf den doppelten Wert; danach folgten überkompensatorische Einbussen, so dass insgesamt für dieses Jahr eine leichte Verminderung resultierte. Über die ganze Versuchsperiode hinweg ergab sich oft ein leichtes Gesamtwachstum, wobei dieses Resultat durch zeitlich nicht genau festgelegte Phasen zunehmender und abnehmender Grösse der Module zustande kam. Die Pflanzen, die von grossgezogenen Samen stammten, vergrösserten sich stark, eine Standardserie wurde bedeutend kleiner. Die unbedeckte Fläche wies bei Versuchsende eine überdurchschnittliche Rametzahl von 180% auf.
Die Modulsterblichkeit lag in der Regel zwischen 5 und 25%. Eine Ausnahme bildete in dieser Beziehung die Serie, die ohne schützende Abdeckung belassen wurde. Bei ihr erreichte die Mortalität 53% (Tab. 30).
Die Blütenbildung war allgemein sehr gering und überstieg nie 30% der Population. Frühsommer-Bepflanzungen produzierten bereits in der zweiten Saison erstmals einige Blüten, solche vom Spätsommer brauchten dafür ein Jahr länger. Anders verhielten sich die Fläche vom Spätsommer 1989 sowie die unbedeckte Sippe, denen es nicht zur Entwicklung von Blüten reichte.
Astragalus alpinus durchwurzelte das Gartensubstrat schon früh recht dicht. Nach ungefähr zwei Jahren begannen die experimentellen Module, dieses zu verlassen, indem sie ihrer Art entsprechend unterirdische Ausläufer bildeten, aus denen Tochterramets hervorgingen und die auch bewurzelt waren. So besiedelten sie ein ziemlich grosses Areal. Auf älteren Flächen konnte bei Nachbarschaft zweier erfolgreich expandierender Module keine eindeutige Grenze mehr dazwischen gezogen werden (Fig. 20, S. 72).
Oxytropis jacquinii wurde in einer einzigen Frühsommer-Serie getestet. Diese büsste schon in der ersten Vegetationsperiode drei Viertel aller Module ein, und die Überlebenden bestanden durchwegs nur aus einem einzelnen Ramet. Im nächsten Jahr konnte sich die Population einigermassen halten, ohne Tochter-Ramets zu produzieren. Dies geschah auf die dritte Saison hin und während dieser, so dass die verbliebenen Module schliesslich durchschnittlich aus vier Ramets bestanden (Tab. 31). Die Module waren dannzumal immer noch sehr klein und besetzten nur ein minimales Areal. Zu keiner Zeit wurden Blüten gesichtet.

Tab. 31. *Oxytropis jacquinii* (oben) und *Hedysarum obscurum* (unten): Wachstumsverhalten der eingepflanzten Module.
O. jacquinii (above) and H. obscurum (below): Growth behaviour of the planted modules.
M = Module (fettgedruckt) - *modules*, R = Ramets - *ramets*, M->R = für die Bestimmung der Rametzahl ausgezählte Module - *exactly counted (ramet number) modules*; KM = klonierter Module - *cloned modules*, JP = grossgezogene Jungpflanzen - *cultivated young plants*.

Datum	Versuch	M	M->R	M	M	M	R	M	R	M	R	M	R	M	R	M	R
				1988		1989				1990				1991			
				Anfang	Ende	Anfang		Ende		Anfang		Ende		Anfang		Ende	
18. 7. 89	JP	40	40			**40**	48	**10**	10	**11**	13	**8**	-	**11**	33	**11**	45
31. 8. 88	KM	15	15			**12**	-	**10**	-	**14**	34	**12**	20	**13**	38	**15**	21
17. 7. 89	JP	20	20			**19**	26	**9**	9	**3**	3	**1**	1	**0**	0	**1**	1

Bei ***Hedysarum obscurum*** war der Versuchsumfang mit zwei Serien ebenfalls sehr klein. Beim im Spätsommer 1988 angelegten Versuch waren Ende der Untersuchungsphase noch alle Module vorhanden, obwohl sie zwischendurch oberirdisch nicht mehr zu sehen gewesen waren. Sie besassen immer zu Saisonbeginn zwei bis drei Ramets und am Ende jeweilen noch eins bis zwei. Insgesamt blieb die Population stabil. Bei der anderen Fläche starben die Individuen bis auf ein einziges aus, das zudem äusserst schlecht entwickelt war (Tab. 31). Beiden Serien war die vollständige Absenz von Blüten sowie die geringe Arealbesiedlung gemeinsam.

4.2.3. Verhaltenstendenzen in den experimentellen Populationen

Die einzelnen Module innerhalb einer Serie wurden in keiner Weise von den Nachbarindividuen beeinflusst, auch bei älteren Versuchen nicht. Trotzdem verhielten sie sich grossmehrheitlich parallel, wobei der Streuungsbereich mit zunehmendem Alter der Versuche leicht grösser wurde. Interessanterweise gab es aber fast durchwegs einige wenige Module pro Serie, die Ausnahmen bildeten: Diese entwickelten sich entweder gegenteilig oder zwar in gleicher Richtung, aber in ganz anderem Ausmass.
Die Reaktionen verschiedener Serien der gleichen Art waren dagegen divergierend. Bei fast allen kontrollierten Taxa gab es eine oder mehrere Serien, die sich abweichend von der durch die Mehrheit der Serien festgelegten arttypischen Normalreaktion verhielten.
Die in Fig. 21 dargestellten Wachstumskurven bestehen sowohl bezüglich vegetativer Entwicklung als auch Blütenbildung aus gewichteten Durchschnittswerten. Sie entsprechen also nicht den Werten einer beispielhaft dargestellten

Versuchsserie, sondern stellen einen qualitativen Verlauf dar. Bei der Betrachtung der dargelegten Graphiken fallen folgende Sachverhalte auf:
Für gewisse Arten (*Astragalus alpinus*) wurden gar keine, für andere (z. B. *Trifolium thalii, T. nivale*) nur unvollständige Kurven erstellt. Dies war auf die individuellen Reaktionen der einzelnen Versuchsserien zurückzuführen. Im ersten Fall konnte von Beginn an keine Konstante erkannt werden, im zweiten war die Postulierung eines Normverhaltens aufgrund zu grosser Abweichungen nach ein bzw. zwei Jahren nicht möglich. Allgemein verstärkte sich die Tendenz zu unterschiedlichen Reaktionen mit zunehmender Versuchsdauer.
Die Wachstumskurven wiesen über die ganze Versuchsdauer hinweg betrachtet von Art zu Art einen anderen Verlauf auf. Eine Anordnung in eigentliche Verhaltensgruppen fiel schwer. Immerhin waren zu Versuchsbeginn bei einigen Arten ähnliche Lebensäusserungen zu verzeichnen: *Trifolium badium, T. repens, T. thalii, T. nivale* und *Anthyllis alpestris* zeigten im ersten Jahr eine starke Rametproduktion (Fig. 21). Sie profitierten offensichtlich von den anfänglich insbesondere hinsichtlich Nährstoffen günstigen Bedingungen. Diese nicht auszunützen vermochten hingegen *Trifolium alpinum, Lotus alpinus, Hippocrepis comosa, Astragalus alpinus, Oxytropis jacquinii* und *Hedysarum obscurum*. Bei diesen Arten fehlte der anfängliche Wachstumsschub.
Die Pflanzen mit Anfangszunahme mussten im Anschluss daran eine Grössenverminderung hinnehmen. Dieser setzte allerdings zu verschiedenen Zeitpunkten ein, und zudem war das Ausmass komplett verschieden. So nahm beispielsweise die Rametzahl bei *A. alpestris* schon nach dem ersten Jahr wieder ab, aber die Population war bei der letzten Kontrolle immer noch grösser als zu Beginn. Bei *T. badium* setzte der Rückgang erst nach zwei Saisons ein, dafür starb die Art nach vier Jahren praktisch vollständig aus.
Der fehlende Wachstumsschub blieb die einzige Gemeinsamkeit für die anderen Arten. Ansonsten verhielten sie sich sehr unterschiedlich.
Das Blühverhalten innerhalb der Arten war in der Regel konstanter als das Wachstums-Geschehen. So konnte bei einigen Arten eine mittlere Blühintensität angegeben werden (Fig. 21), auch wenn die Wachstumskurven sehr divers waren und keine graphische Darstellung zuliessen (z.B. *Lotus alpinus*).
Es wurden drei Typen unterschieden:
Als starke Blüher wurden diejenigen Pflanzen bezeichnet, bei denen in mehreren Jahren mindestens 20% der Module Blüten produzierten (Fig. 21). Innerhalb dieses Typs gab es Arten, bei denen mit zunehmendem Alter die Blühintensität stieg: *T. thalii, T. nivale* und *L. alpinus*. Gerade die beiden erstge-

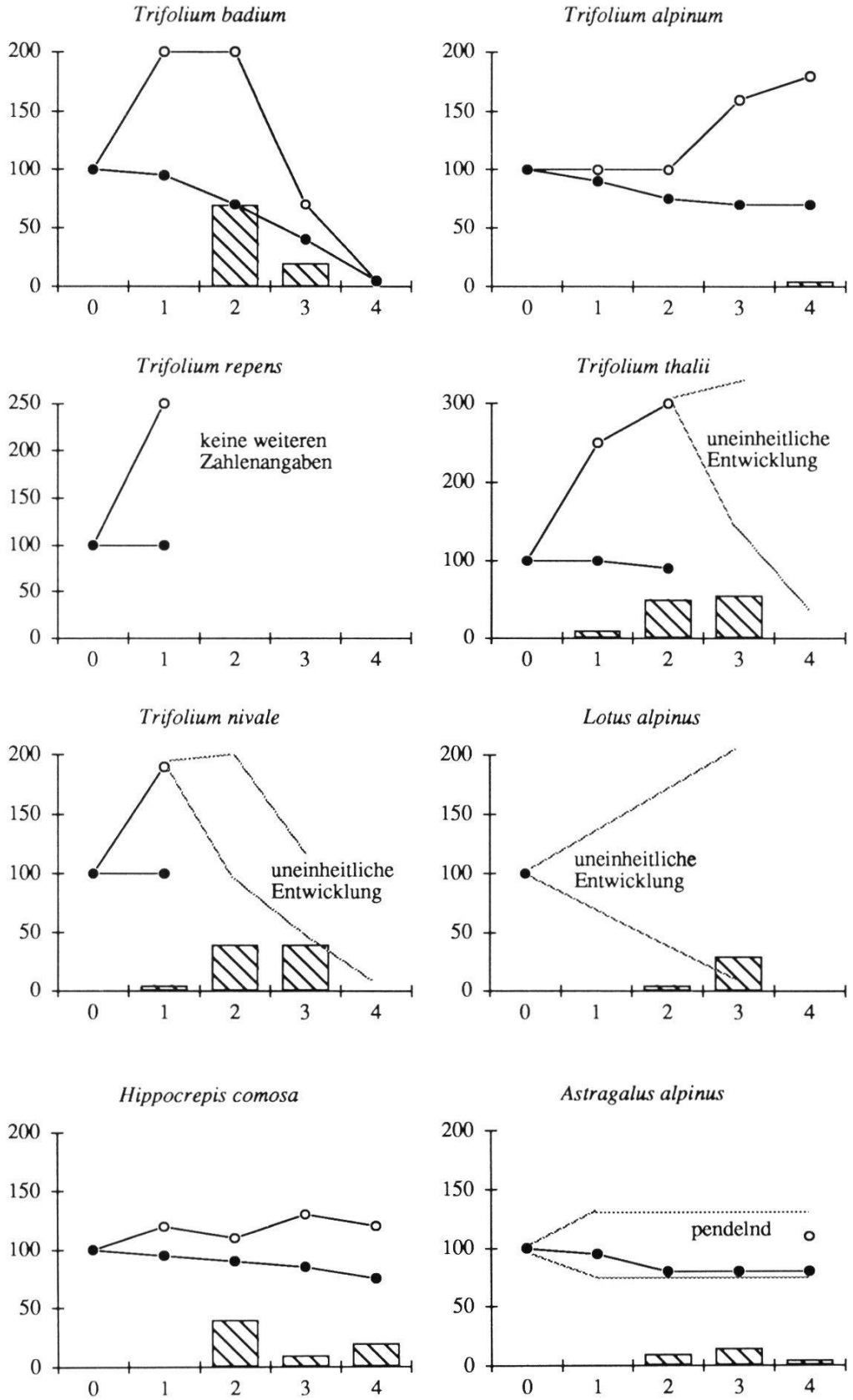

Fig. 21. Mittlere Wachstumskurven und Blühintensität bei alpinen Leguminosen.
Average growth course and flowering intensity of alpine legumes.
Abszisse: Saison nach Auspflanzung - *season after planting*, Ordinate: Ramets/Module/Blühintensität in % - *ramets/modules/flowering intensity in %.*

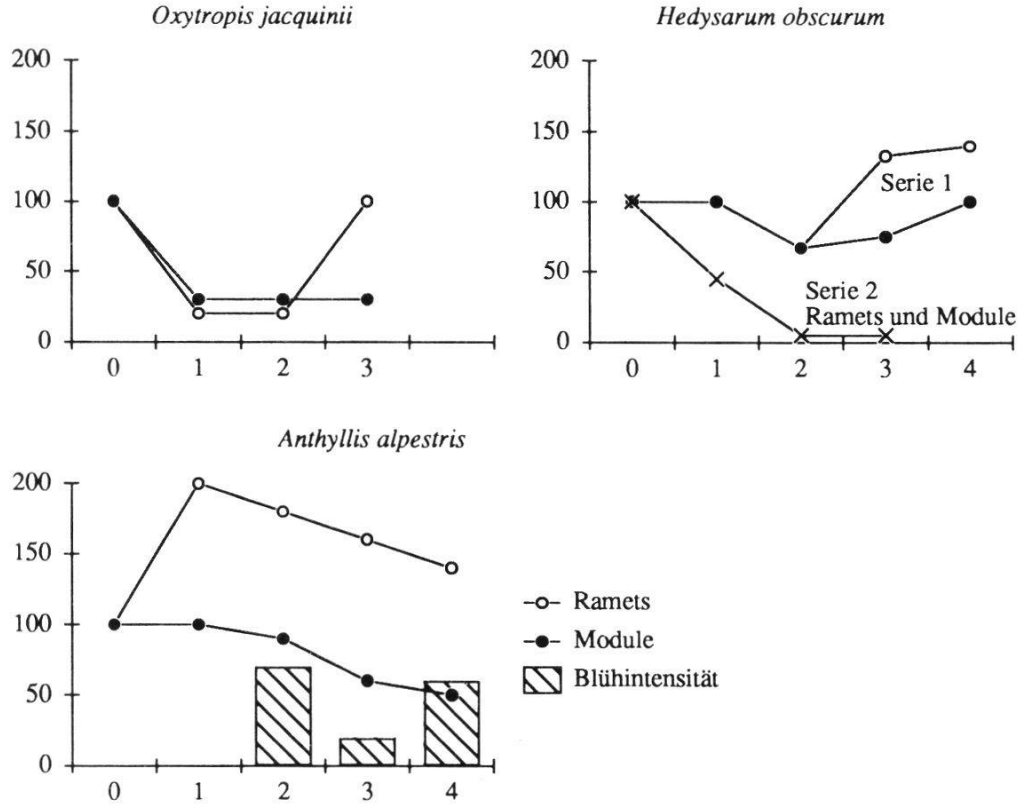

Fig. 21 (Forts. - *continued*)

nannten Taxa legten in ihrem Blüherfolg auch dann noch zu, als die Populationen in Abnahme begriffen waren. Das zeigte, dass die überlebenden Module gut etabliert waren. Gegenteilig, nämlich zunächst stark und später nachlassend blühend, verhielt sich nur *T. badium*. Darin spiegelte sich die Wachstumskurve und damit das allgemeine Befinden der Art wider: Zuerst rege Wachstumstätigkeit, danach fast vollständiges Absterben noch während der Untersuchungszeit. Schwankende Blütenzahlen waren bei *A. alpestris* und *H. comosa* zu beobachten. Offenbar war nach einem Jahr des Blühefforts jeweils eine Verschnaufpause nötig.

Der Typ der schwachen Blüher wurde durch *T. alpinum* und *A. alpinus* repräsentiert. Geringe Blühtätigkeit liess aber nicht unbedingt auf einen schlechten Zustand der Sippen schliessen. *T. alpinum* beispielsweise hatte einfach eine sehr langsame Entwicklung und benötigte zum Blühen eine Modul-Mindestgrösse von ungefähr sechs Ramets. Solche Ramets entstanden erst nach vier oder mehr Jahren.

O. jacquinii und *H. obscurum* schliesslich blühten gar nicht. Dies durfte als

Fig. 22. Versuchsfläche am Jakobshorn: Abgestorbene Mutterpflanze von *Trifolium badium*, deren Nachkommen in Kohorten (Keimlinge und Jungpflanzen) auftreten und mit eingewanderten *Chrysanthemum alpinum*-Jungpflanzen vermischt sind.
Plot on Jakobshorn: dead mother plant of T. badium, offspring (seedlings and young plants) in cohorts mingled with young plants of C. alpinum.

Fig. 23. *Trifolium thalii*, Versuch Herbst 1988 am Jakobshorn: Durch das abgestorbene Gewebe der mütterlichen Blütenköpfe geschützte Keimlinge.
T. thalii, experiment autumn 1988 on Jakobshorn: seedlings protected by the dead material of the maternal flower heads.

Hinweis auf den Zustand der Pflanzen gesehen werden. Beide Arten bekundeten grosse Mühe, das Überleben sicherzustellen. Wenn auch teilweise diverse Tochter-Ramets produziert werden konnten, so waren die Module als ganzes doch sehr kümmerlich ausgebildet und in einem schlechten Zustand. Für einen generativen Aufwand blieb offensichtlich keine Kraft mehr übrig.
Die Wachstums-Strategie konnte nicht als trennendes Element bezüglich Verhalten zwischen den Arten herangezogen werden. Immerhin war auffällig, dass bei allen vier getesteten Guerillas keine mittlere Wachstumskurve gezeichnet werden konnte. Phalanx-Strategen waren auf der ganzen Bandbreite der möglichen Reaktionen zu finden. So gehörte beispielsweise *T. thalii* auf der einen Seite zu den Arten mit starkem anfänglichen Rametzuwachs, auf der anderen Seite war bei *O. jacquinii* die Sterblichkeit zu Beginn sehr hoch, und die Population erholte sich erst in der dritten Saison wieder. Die feinere Unterscheidung der Pflanzen nach Wuchsform hatte ebenfalls keinen Zusammenhang mit der gezeigten Reaktion im Feld.
Arten, die auf Silikat und Karbonat getestet wurden, verhielten sich an den beiden Standorten in der Regel mehr oder weniger gleich. Eine Ausnahme bildete *Hippocrepis comosa*, deren Silikat-Serie bedeutend schlechtere Resultate als die Serien von Karbonat brachte.
Der Bepflanzungszeitpunkt hatte keinen Einfluss auf die Sterberate der Module. Hingegen blühten die im Spätsommer gepflanzten Module oft später als die Individuen von den Frühsommer-Serien.
Der Ramet-Umsatz erreichte normalerweise im ersten Jahr die grössten Werte und sank danach langsam. Dadurch näherte er sich mehr und mehr den Umsatzraten, wie sie in natürlichen Populationen gemessen wurden, an.
Weder auf Individuum- noch auf Populationsebene traten signifikante Unterschiede zwischen Serien mit klonierten Modulen bzw. aus Samen grossgezogenen Pflanzen auf. Dagegen erwies sich die Curlex-Decke eindeutig als Vorteil, indem die Mortalität auf bedeckten Flächen viel kleiner war.

4.2.4. Selbstsaat

Die Beobachtungen bezüglich Selbstsaat wurden unterschiedlich durchgeführt: Von den stark blühenden Pflanzen wurden *Trifolium badium, T. thalii, T. nivale* und *A. alpestris* detailliert überprüft. Nur vom letzten Feldjahr liegen Ergebnisse von *L. alpinus* und *H. comosa* sowie den beiden Arten mit schwacher Blütenproduktion vor. Bei den Nicht-Blühern erübrigte sich eine Kontrolle.

In diversen Fällen wurden in einem Jahr mehr Jungpflanzen als Keimlinge protokolliert. Dies war einerseits darauf zurückzuführen, dass die eigentliche Keimlingsphase relativ kurz dauerte und so aus zeitlichen Gründen ein Teil der Keimlinge nicht erfasst werden konnte. Andererseits dürfte ihre geringe Grösse auch dazu geführt haben, dass sie teilweise übersehen wurden. Die ermittelte Keimlingszahl war insgesamt also mit Sicherheit etwas zu tief und ist deshalb als Minimalzahl zu betrachten.
Die in Tab. 32 angegebenen Zahlen sind Jahresmaximalwerte. Insbesondere Keimlinge waren gegen Ende Saison hin immer weniger bis gar keine mehr zu finden, da sich ein Teil zu Jungpflanzen entwickelte und ein Teil abstarb.
Die Ergebnisse dieser Untersuchungen lassen sich wie folgt zusammenfassen: Allgemein war die Selbstsaatrate gering. Nur bei den vier oben ersterwähnten Arten konnten überhaupt Nachkommen gefunden werden, und auch bei diesen wurden in der Mehrzahl der Flächen keine Keimlinge oder Jungpflanzen erkannt.
In den ersten zwei Jahren nach der Auspflanzung konnten nur ganz vereinzelt Keimlinge oder Jungpflanzen beobachtet werden. Dies erstaunte nicht, wurden doch erstmals in der zweiten Saison in grösserem Umfang Blüten produziert. Die reifen Samen überwinterten dann nochmals und keimten erst im

Tab. 32. Keimlinge und Jungpflanzen in den Versuchsflächen.
Seedlings and young plants in the plots.
K = Keimlinge - *seedlings*, JP = Jungpflanzen - *young plants*; FrS = Früsommer - *early summer*, n = Anzahl Module - *number of modules*, SpS = Spätsommer - *late summer*; KM = klonierte Module - *cloned modules*, oB = ohne Bedeckung - *without blanket*.

	Jahr nach der Auspflanzung			1		2		3		4		5	
Art	**Datum**	**Versuch**	**n M**	**K**	JP	**K**	JP	**K**	JP	**K**	JP	**K**	JP
Trifolium badium	SpS 87	KM	25	-	-	-	-	**0**	0	**3**	1	**1**	2
	FrS 88	KM	20	-	-	**0**	1	**0**	7	**10**	36		
	SpS 88/1	KM	25	-	-	**0**	0	**10**	7	**17**	2		
	SpS 88/2	KM	34	-	-	**0**	0	**1**	2	**0**	8		
	restliche Serien (3)			keine Nachkommen									
Trifolium thalii Si	FrS 88	KM	20	-	-	**0**	2	**0**	4	**0**	0		
	restliche Serien (6)			keine Nachkommen									
Trifolium thalii Ca	SpS 87	KM	20	-	-	-	-	**0**	0	**0**	0	**1**	1
	FrS 88	KM	20	-	-	**0**	7	**2**	10	**44**	35		
	FrS 89	KM	40	**0**	0	**0**	2	**0**	0				
	FrS 89	KM, oB	40	**0**	0	**0**	4	**31**	59				
	restliche Serien (5)			keine Nachkommen									
Trifolium nivale Si	FrS 89	KM	40	**0**	0	**0**	1	**0**	0				
	SpS 89	KM	40	**0**	0	**0**	0	**0**	1				
	restliche Serien (5)			keine Nachkommen									
Trifolium nivale Ca	FrS 89	KM, oB	24	**0**	0	**0**	4	**10**	11				
	restliche Serien (4)			keine Nachkommen									
Anthyllis alpestris	FrS 88/1	KM	20	-	-	**0**	0	**0**	0	**2**	0		
	FrS 88/2	KM	20	-	-	**0**	0	**0**	1	**0**	0		
	restliche Serien (5)			keine Nachkommen									
Trifolium alpinum, Lotus alpinus, Hippocrepis comosa, Astragalus alpinus: keine Nachkommen													

dritten Jahr und nur zu einem gewissen Teil aus.
In verschiedenen Serien der gleichen Art ergaben sich stark unterschiedliche Keimlings- bzw. Jungpflanzen-Zahlen. Neben vielen Flächen ohne Spuren von Selbstsaat gab es einige wenige, auf denen viele Nachkommen erkannt wurden. Insbesondere einige Flächen von *T. badium* und *T. thalii* auf Karbonat fielen durch hohe Nachkommen-Zahlen auf (Tab. 32).
Keimlinge und Jungpflanzen waren innerhalb der Flächen sehr unregelmässig verteilt: Sie waren dort zu finden, wo der verblühte Blütenkopf zu liegen kam. Da diese zufällig verteilt wurden und für die Etablierung vorteilhafte Mikrostandorte (Schutzstellen) selten waren, wuchsen meist keine Tochterpflanzen auf. Traf andererseits ein Blütenkopf einmal auf günstige Bedingungen, konnten daraus bis zu Dutzenden von Samen auskeimen. Diese Beobachtungen zeigten die Gruppenausbreitung der Diasporen, wobei Halb- bzw. Vollgeschwister jeweils Keimlings-Kohorten bildeten (Fig. 22, S. 80). Das abgestorbene Gewebe der Blüten bildete bis zu einem gewissen Grad einen Schutz für die auskeimenden Samen und verbesserte so die eigentlichen Standortbedingungen (Fig. 23, S. 80).
Sowohl bei *T. thalii* als auch bei *T. nivale,* die auf beiden Substraten getestet wurden, erzielten die Karbonat-Versuche insgesamt das bessere Ergebnis (Tab. 32). Allerdings war dieser Befund statistisch nicht signifikant, denn die Gesamtzahl der Keimlinge bewegte sich in einer Grössenordnung, in der der Zufall eine wichtige Rolle spielte. Es handelte sich also nur um eine Tendenz in diese Richtung.
Keimung und Keimungsphase wurden durch die Curlex-Decke nicht positiv beeinflusst. Dieser Schluss kam aufgrund der Tatsache zustande, dass bei den beiden Karbonat-Sippen von *T. thalii* und *T. nivale* die höchsten Zahlen auf den unbedeckten Flächen gezählt wurden. Vergleichsserien anderer Arten verhielten sich in dieser Hinsicht indifferent (meist überhaupt keine Keimlinge).
Die Überlebensrate der Tochterpflanzen konnte nicht definitiv abgeschätzt werden, da der Prozess der generativen Nachkommensrekrutierung erst im letzten Feldjahr in grösserem Masse anlief. Es musste aber von einer geringen Rate ausgegangen werden: Zum einen starben diverse Keimlinge schon im Jahresverlauf ab. Zum anderen waren auch die Einbussen der Jungpflanzen aus dem Vorjahr bei der ersten Überwinterung gross.

5. DISKUSSION

Die vorliegende Arbeit befasst sich vor allem mit Wachstums- und Entwicklungsvorgängen auf der Ebene der biologischen Individuen. Das Interesse galt zudem auch der aufkommenden Dynamik der experimentellen Populationen, die mit ihrem zunehmendem Alter aufkam.

Wachstum ist eine quantitative Grösse, die auf der Individuumebene eine Folge der Entwicklung von Meristemen ist. Es kann in fünf Typen unterteilt werden: Anfangs-, Etablierungs-, expansives, regeneratives und reproduktives Wachstum (URBANSKA 1992), wobei zumindest einige Typen selten isoliert auftreten. Wachstum irgendeiner Art ist die Voraussetzung für eine *Entwicklung*, welche ein qualitativer Prozess ist und bei dem das Individuum meist von einem Zustand in einen anderen übergeht. Wachstum und somit auch Entwicklung verlaufen diskontinuierlich, sowohl bei der Entstehung und der Regeneration von Individuen, als auch innerhalb eines Jahreszyklus etablierter Pflanzen. Gerade im ersten Fall entstehen typische Entwicklungsschritte; dies führte zum Konzept der Altersentwicklungsklassen ("age-states", RABOTNOV 1945, 1950). In der alpinen Stufe hat sich eine weitergefasste Einteilung nach Entwicklungsklassen bewährt (GASSER 1986), die auch in der vorliegenden Arbeit angewendet wird.
Untrennbar mit Wachstum bzw. Entwicklung verbunden ist der Tod. Beide Prozesse sind essentielle Voraussetzung für das Aufkommen einer *Dynamik* der Individuen. Dynamik beinhaltet neben der räumlichen insbesondere eine zeitliche Komponente und ist somit eigentliche Ebene demographischer Prozesse. Populationsdynamik basiert auf und ist Spiegelbild der Dynamik einzelner Individuen, wie sich auch bei den untersuchten Arten zeigte.

Etablierungswachstum tritt während der Entwicklung eines Keimlings zur Jungpflanze auf und unterliegt einesteils einer genetischen Fixierung und wird anderenteils durch Umweltfaktoren beeinflusst.
Die genetische Komponente kam beim Vergleich des Verhaltens verschiedener Leguminosen bei identischen Bedingungen zum Ausdruck: Es traten arttypische Unterschiede in der Überlebensrate sowie in der Zeitspanne bis zur vollständigen Etablierung auf. Solche Unterschiede wurden schon mehrfach auch für taxonomisch eng verwandte Arten gefunden (FOSSATI 1980, WEILENMANN 1980, 1981, SCHÜTZ 1988). Darin äussern sich unterschiedliche Stra-

tegien der Raumbesetzung: Für die hier untersuchten Arten mit hoher Überlebensrate, zum Beispiel *Trifolium badium* oder *Anthyllis alpestris,* scheint Fortpflanzung mittels Samen eine Alternative zur vegetativen Ausbreitung und allenfalls Vermehrung zu sein. Das schnelle Wachstum und die entsprechend frühe Etablierung solcher Pflanzen deuten genauso in diese Richtung wie das laut FLÜELER (1988, 1992) gute Keimungspotential aller Leguminosen. Arten mit grosser Mortalität in der Etablierungsphase wie zum Beispiel *Trifolium pallescens* und *Astragalus frigidus* stützen dagegen stärker auf eine vegetative Nischeneroberung ab. Dass gerade diese Arten langsames Wachstum und einen geringen Ramet-Umsatz haben, bestätigt die Annahme. Auffallend ist zudem, dass zwei Arten, die in steinigen Standorten und auch auf Graten wachsen (*Trifolium pallescens, Oxytropis campestris*), ein geringes Etablierungspotential besitzen. Ein Zusammenhang mit dem Habitat - an diesen Orten sind die Bedingungen für eine erfolgreiche Keimung und Etablierung speziell schwierig - kann somit angenommen werden. Ähnliches fand auch FOSSATI (1980) bezüglich der Keimungsrate und -geschwindigkeit. Eine Ausnahme bildete in meinen Untersuchungen *Trifolium alpinum*, das aufgrund seiner geringen Wachstumsgeschwindigkeit nicht bei den erfolgreichen Etablierern erwartet worden wäre.
Die externe Beeinflussung des genetischen Musters der Etablierungsphase zeigt sich im weitaus geringeren Etablierungserfolg in der alpinen Stufe unter natürlichen Bedingungen (PROCK 1990). Dafür verantwortlich sind nicht chemische Faktoren des Bodens wie Basen- oder Nährstoffarmut (WEILENMANN 1981), sondern klimatische und physikalische Faktoren wie hohe Temperaturen und Trockenheit einerseits und Frosthebung andererseits (FOSSATI 1980). Diese von der Natur her bereits schwierigen Bedingungen sind in Skipistenplanien noch extremer geworden (z.B. SCHÜTZ 1988, FLÜELER 1992).

Regeneratives Wachstum umfasst Wundverheilung sowie den Ersatz abgestorbener Organe. Die beiden Prozesse laufen nach einer Beschädigung gleichzeitig ab. Allerdings verläuft der Kraftaufwand dafür nicht parallel: Eine erste Phase ist vorwiegend der Wundverheilung gewidmet. Mass dafür ist die Modulsterblichkeit, da eine die Kraftreserven übersteigende und damit erfolglose Wundverheilung zum Tod des Moduls führt. Später nimmt der Ersatz abgestorbener Pflanzenteile mehr Kraft in Anspruch. Dieser Aspekt des regenerativen Wachstums ist eigentlich eine Sonderform des expansiven Wachstums, da damit eine räumliche Vergrösserung des Individuums verbunden ist. Bei klonal wachsenden Pflanzen wird dieser Teil aufgrund der Rametpro-

duktion beurteilt. Ein Regenerationserfolg wird also sowohl an der Überlebensrate der Module als auch an der Rametproduktion gemessen. Im Laufe der vorliegenden Arbeit konnte bei den Einzelrametklonierungs-Versuchen (SRC) der Vorgang der Kräfteumverteilung schön gezeigt werden, indem Ausfälle zumindest vorwiegend in den ersten vier Versuchswochen auftraten; eine eigentliche Rametproduktion setzte demgegenüber auch bei Gruppe I-Arten meist verzögert nach etwa zwei Wochen ein. Ähnliche Resultate waren schon zuvor verschiedentlich gefunden worden (z.B. URBANSKA et al. 1987, HASLER 1988, TSCHURR 1988, GASSER 1989, WILHALM 1990).
Insgesamt wurde wiederum eine genetische und eine durch die Umwelt bestimmte Komponente des Regenerationswachstums deutlich: Genetisch vorgegeben ist das Regenerationspotential der Arten, welche die maximale Regenerationsfähigkeit bei optimalen Bedingungen bestimmt. In erster Linie äusserte sich die genetische Fixierung bei den Leguminosen in den unabhängig von der kleinstandörtlichen Herkunft der Pflanzen arttypischen Reaktionen. Diese fielen unbesehen der nahen Verwandtschaft der Arten sehr divers aus. Wie schon TSCHURR (1990) feststellte, hat die Fixierung also keinen direkten kausalen Zusammenhang mit der Taxonomie, sondern vielmehr mit der Wuchsform bzw. Strategie der Arten: Die besseren Resultate der Guerilla-Strategen hängen damit zusammen, dass mit zunehmender räumlicher Ausdehnung die Gefahr der zufälligen Abtrennung von Klonteilen steigt und die Pflanzen entsprechend darauf eingerichtet sind. Ausserdem ist die physiologische Integration tendenziell geringer als bei Phalanx-Strategen. Dies zeigten SCHMID und BAZZAZ (1987) anhand verschiedener *Aster*- bzw. *Solidago*-Arten und auch STÖCKLIN (1992) gelangte zum gleichen Schluss. Aber auch die Phalanx-Strategen sind in unterschiedlichem Mass physiologisch integriert, was in den verschiedenen Wuchsformen erkenntlich ist (HARTMANN 1957): Je geringer die Adventivwurzelbildung, desto grösser die gegenseitige Abhängigkeit, desto kleiner das Regenerationsvermögen, was bei meinen Versuchen eindrücklich gezeigt werden konnte. Das gleiche Ergebnis fand TSCHURR (1992), und auch in FLÜELER und HASLER (1990) wurde ein Zusammenhang zwischen der Reaktion nach Klonierung und Wurzelmorphologie erkannt.
Das Regenerationspotential kann zu Jahresbeginn am besten ausgeschöpft werden; später im Jahr wird es sowohl durch interne als auch durch umweltbedingte Faktoren modifiziert, und zwar konsequent in Richtung Potentialverminderung. Als interne Faktoren sind beispielsweise die Umlagerung von Kräften auf andere Arten des Wachstums, in denen sie gebunden bleiben (KOZLOWSKI 1991), zu nennen. Extern fallen insbesondere die hohen Tem-

peraturen ins Gewicht. Entsprechend wurde bei vielen hier geprüften Arten eine ausgeprägte Variabilität in der Reaktion auf die Klonierung gefunden. Dasselbe berichteten schon andere Autoren von verschiedenen alpinen Arten (z.B. TSCHURR 1987, 1988, GASSER 1989). Auch KEIGLEY (1988) stellte fest, dass einige Arten wie zum Beispiel *Arctostaphylos uva-ursi* und *Shepherdia canadensis* bei einer Fragmentation anfangs Vegetationsperiode bedeutend mehr Wurzeln bildeten als später im Jahr. Die Entwicklungsphase, in der die Pflanze innerhalb ihres Jahreszyklus steht, findet also Niederschlag im Regenerationserfolg und führt zu einer typischen saisonalen Variabilität. Arten, die keine saisonale Variabilität zeigen, beispielsweise *Trifolium badium* oder *Oxytropis campestris*, haben ein derart geringes Regenerationspotential, dass bereits bei der Frühjahresklonierung alle Module absterben und deshalb Modifikationen nicht mehr zum Ausdruck kommen.
Im Rahmen dieser Arbeit wurden keine Multirametklonierungen durchgeführt. Es wäre jedoch interessant zu sehen, was für Auswirkungen diese Methodik auf die Variabilität des Wachstums bei Leguminosen hat, wie sie auch bei anderen Arten aufgetreten ist (WILHALM 1990, TSCHURR 1992).

Expansives Wachstum führt zur räumlichen Vergösserung der Pflanzen. Es setzt sich durch die Aspekte Wachstumsform und -leistung zusammen. Beide unterliegen zwar einem genetischen Grundmuster, werden aber in besonderem Masse durch die Umwelt verändert.
Die Wachstumsform wird durch die horizontale und die vertikale Ausdehnung bestimmt. Die horizontale Komponente wird in art- bzw. "strategietypischem" Ausmass durch externe Faktoren modifiziert: Die Guerilla-Leguminosen wiesen unter den Verhältnissen im Versuchsgarten teilweise bedeutend kompaktere Wuchsformen als am natürlichen Standort auf. Dies ist eine Folge der ausgezeichneten Nährstoffbedingungen, wie auch SLADE und HUTCHINGS (1987b) am Beispiel von *Glechoma hederaceum* zeigten. Auch der Wechsel von anfänglicher Phalanx- zu Guerilla-Strategie in den durchgeführten Feldversuchen insbesondere bei *Lotus alpinus* und *Astragalus alpinus* wurde mit der Nährstoffsituation erklärt: Diese ist anfangs sehr gut und verschlechtert sich zusehends. Deshalb hatten die Pflanzen zu Beginn keinen Anlass, ihr kleines Areal zu vergrössern und wiesen deshalb eine gedrängte Wuchsform auf. Mit zunehmender Erschöpfung der Resourcen drängte sich dann die Erkundung einer weiteren Umgebung auf und die Wuchsform wurde gestreckter und lockerer. Phalanx-Strategen behalten unter günstigen Ernährungsbedingungen ihre Form, besitzen aber bei schlechten Bedingungen nicht

die Möglichkeit, sich wesentlich stärker auszubreiten, wie die Resultate von beispielsweise *Trifolium thalii* oder *T. alpinum* zeigten. Gleiche Ergebnisse erhielten SCHMID und BAZZAZ (1990): Die Architektur von *Aster*-Arten mit langen Rhizomen (Guerilla-Strategie) wurde durch sich ändernde Umweltfaktoren beeinflusst, diejenige von *Solidago*-Arten mit kurzen Rhizomen (Phalanx-Strategie) dagegen nicht.
Das Höhenwachstum - die vertikale Komponente also - wurde hingegen bei allen untersuchten Leguminosen durch das Lichtangebot stark beeinflusst: Geringe Strahlung mit vermindertem UV-Anteil, wie dies in der kollinen Stufe im Vergleich zur alpinen Stufe der Fall ist, führt zu vermehrtem Streckungswachstum (LANDOLT 1984). SCHMID und BAZZAZ (1990) fanden wiederum übereinstimmende Resultate, indem die Grösse sowohl von *Aster* als auch von *Solidago* mit wechselnden Bedingungen stark variierte.
Die Wachstumsleistung wird fast ausschliesslich durch externe Faktoren bestimmt. Nur ihr Maximum wird durch die genetisch fixierte Nährstoffaufnahmekapazität vorgegeben. Dieses wird unter optimalen äusseren Bedingungen, wie sie bei der vorliegenden Arbeit im ersten Feldjahr herrschten, erreicht: Eine ausreichende Menge nährstoffreichen Substrates, die schützende und ausgleichende Curlex-Decke und nicht zuletzt die einmalige Bewässerung unmittelbar nach der Bepflanzung. Zudem befanden sich die Pflanzen klimatisch gesehen in ihrer natürlichen Umgebung, an die sie vollumfänglich angepasst sind. Die Kapazität ist nicht korreliert mit der Wachstums-Strategie oder der Wuchsform. Sie äussert sich hingegen in den Standortansprüchen der einzelnen Arten. Von den getesteten Taxa sind vier *Trifolium*-Arten auf zumindest etwas nährstoff- bzw. stickstoffreicheren Böden anzutreffen (HESS et al. 1967-72). Gerade diese vier wiesen im ersten Feldjahr eine grosse Ramet-Produktion auf. Sie konnten also die reichlich vorhandenen Nährstoffe aufnehmen und in Biomasse umsetzen. Alle anderen Taxa wachsen auf mageren und eher lockeren, steinigen Böden der alpinen Stufe. Sie sind nicht auf eine derart reichliche Situation eingerichtet und vermochten diese nicht auszunützen; ihre Aufnahmekapazität ist also gering. Eine Ausnahme bildete *Anthyllis alpestris*, die die Nährstoffe sofort in grossem Mass in den Pflanzenkörper einbauen konnte, obwohl sie keineswegs auf einem entsprechenden Standort wächst.
Umweltbedingte Modifikationen in Richtung geringere Leistung des Wachstums traten in den folgenden Jahren und besonders bei den Arten mit grosser Aufnahmekapazität auf, als sich die Versuchsbedingungen immer mehr verschlechterten.

Das **reproduktive Wachstum** erwies sich bei den untersuchten Arten ebenso divers und variabel wie das vegetative Wachstum.
Einzelne Arten (*Trifolium thalii, T. nivale, Lotus alpinus*) steigerten ihre Blühintensität stetig. Interessanterweise waren dies gerade jene Taxa, welche einen uneinheitlichen Versuchsverlauf bezüglich vegetativem Wachstum aufwiesen. Entweder handelte es sich bei den geringeren generativen Schwankungen um eine stärkere genetische Fixierung, was in Einklang mit den Resultaten von TSCHURR (1992) stehen würde. Oder die Schwankungen waren nur deshalb geringer, weil die mögliche Bandbreite dafür enger gesteckt ist. Die Angaben verschiedener Autoren lassen vermuten, dass vegetatives und generatives Wachstum alternative Prozesse sind, die sich gegenseitig beeinflussen (GEBER et al. 1992, HARTNETT und BAZZAZ 1985b, HARPER und WOOD 1957, SYMONIDES et al. 1986, URBANSKA 1986). Somit müssten beide Komponenten gleichermassen durch externe Faktoren variiert werden können. Auch jährlich schwankende Blütenzahlen, wie sie bei *Anthyllis alpestris* und *Hippocrepis comosa* auftraten, wiesen in Richtung Umweltabhängigkeit. Dieses Phänomen wurde auch bei *Cortaderia pilosa* (DAVIES et al. 1990) sowie *Agrostis stolonifera, Festuca rubra* und *Poa irrigata* (JONSDOTTIR 1991) beobachtet.
Anfänglich starke und danach abnehmende Blütenbildung, die zum Beispiel bei *Trifolium badium* auftrat, wurde in Zusammenhang mit der hohen Wachstumsgeschwindigkeit und der kurzen Lebensdauer der Ramets und Individuen als arttypisch betrachtet: Zur Bestandessicherung ist die Pflanze auf Fortpflanzung durch Samen angewiesen. Deshalb produziert *T. badium* bei erster Gelegenheit sehr viele Blüten und entsprechend Samen und verwendet grosse Energiereserven dafür. In diesem Fall dürfte das Verhalten verstärkt genetisch vorgegeben sein, und es handelt sich kaum um eine Notfallstrategie, wie TSCHURR (1992) für solche Fälle annahm.
Schwache Blühintensität, wie bei *Trifolium alpinum* oder *Astragalus alpinus* beobachtet, dürfte mit der langsamen Entwicklung zusammenhängen: Die Individuen müssen zuerst eine Minimumgrösse erreichen, bevor eine Reproduktion möglich ist (SILVERTOWN 1991). Bei *T. alpinum* etwa betrug dieser Wert sechs Ramets, was erst nach vier oder mehr Jahren erreicht wurde und somit während der Kontrollperiode nur vereinzelt auftrat. Ausbleibende Blütenproduktion schliesslich war ein deutliches Indiz für den schlechten Zustand der Pflanzen: Sowohl *Oxytropis jacquinii* als auch *Hedysarum obscurum* hatten grosse Mühe, das Überleben an und für sich sicherzustellen und die Kräfte wurden vollumfänglich dafür aufgebraucht. Gerade dieser letzte Fall unter-

streicht, dass Blütenbildung ein Zeichen von Fitness sein kann.

Der typische **Jahreszyklus** von etablierten klonalen Pflanzen, in dem sich verschiedene Arten des Wachstums abwechseln, lässt sich anhand von Versuchen mit *Trifolium repens* und *Astragalus alpinus* wie folgt postulieren:
Gerade nach dem Winter wird viel Kraft in die Produktion photosynthetisierender Biomasse - Blätter bzw. ganze Ramets - gesteckt. Somit werden die Energiereserven aktiviert und liegen zu einem grossen Teil regelmässig verteilt im grünen Teil der Pflanze vor. Dort können sie nach einer Beschädigung sehr unmittelbar mobilisiert werden. Die mit zunehmender Dauer der Vegetationsperiode leicht abnehmenden Produktionsraten deuten darauf hin, dass die Pflanze von der vorhergehenden Saison noch Kraftreserven besass und diese ganz zu Beginn zusätzlich zur Verfügung hatte. Dieser Befund ist übereinstimmend mit KOZLOWSKI (1991), der die Ende Vegetationsperiode gespeicherte Energie in die Reserve zur Sicherstellung des Überlebens und eine sogenannte strukturelle Grösse, die anfangs Saison sofort für das Wachstum zur Verfügung steht, aufteilte.
In einer zweiten Phase beschäftigen sich die Pflanzen intern mit der Anlage von Blüten; sie stecken ihre Kraft also in generatives Wachstum. Dazu wird ein wesentlicher Teil der Kraftreserven benötigt, und diese bleiben auch bis zu einem gewissen Grad in diesem Prozess gebunden; jedenfalls nahm sowohl das Wundverheilungsvermögen als auch die Rametproduktion ab. Auch KOZLOWSKI (1991) beschrieb bezüglich Energieverbrauch der Pflanzen modellhaft einen Übergang von Wachstum zu Reproduktion im Jahresverlauf. Dies zeigt, dass vegetatives und generatives Wachstum alternative Prozesse sind, die nicht gleichzeitig stattfinden. Dass sich diese zwei Formen des Wachstums gegenseitig ersetzen können, zeigten bereits HARPER und WOOD (1957) am Beispiel von *Senecio jacobaea*. Auch bei der Wasserhyazinthe verlangsamte eine frühe Induktion der Blütenbildung die Ramet-Produktion; es wurden also Kräfte umgelagert (WATSON 1990). Da bei meinen Leguminosen weitaus nicht alle Ramets Blüten hervorbrachten, jedoch alle Ramets vom eingeschränkten Regenerationspotential betroffen waren, durfte dies als Zeichen starker physiologischer Integration gewertet werden, bei der alle Beteiligten ein Stück ihrer Fitness zur Entwicklung von Fortpflanzungsorganen hergaben. Der Befund von DAVIES et al. (1990), dass horstförmige Pflanzen von *Cortaderia pilosa* mehr reproduzierende Triebe besitzen als nicht-horstförmige, bekräftigt diese Ansicht. Die physiologische Integration geht mit einer Schwächung der unterstützenden Ramets einher, was durch WILLIAMS und

BRISKE (1991) anhand von Versuchen mit *Schizachyrium scoparium* bestätigt wird. Eine derartige Inkaufnahme verminderter Reaktionsfähigkeit auf ungünstige Einflüsse macht die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Pflanzen deutlich.
Die Zeit der Blüte an und für sich, in der diese unterhalten werden müssen, zehrt insgesamt weniger an den Reserven der Individuen. Zwar büssen die blütentragenden Ramets ihre eigenständige Lebensfähigkeit ein, doch ist der Unterstützungsaufwand für die anderen Ramets nicht mehr sehr hoch und das Mass der physiologischen Integration reduziert. Dies äussert sich wiederum in einem erhöhten Regenerationsvermögen.
Das anschliessende "Sommerverhalten" dürfte durch ein Zusammenspiel verschiedener Faktoren zustande kommen: Erstens entzieht die Samenreifung dem Individuum zunehmend Kräfte, so dass die Unterstützung der blütentragenden Ramets wieder erhöht werden muss. TSCHURR (1992) erachtete diesen Prozess ebenfalls als erfolgshemmend bezüglich Klonierung. Zweitens begann in dieser Zeit bereits wieder eine Umkehr des Energieflusses Richtung unterirdische Strukturen zur Anlage von Reserven, und zwar zunächst in geringem und dann immer stärker werdendem Ausmass. Übereinstimmend dazu berichtete KOZLOWSKI (1991) ebenfalls von einem Wechsel von Reproduktionswachstum zu Reservestoffspeicherung. Allerdings erachtete er den Übergang als plötzlich und nicht kontinuierlich. Drittens sind gerade in der heissen Sommerzeit die Bedingungen in der kollinen Stufe für alpine Pflanzen ohnehin nicht ideal. Dieser zusätzliche Stressfaktor dürfte die Resultate noch akzentuiert haben.
Die letzte Phase ist durch geringe Reaktionen geprägt. Offensichtlich liegen die Kräfte jetzt als Reserven derart konzentriert in den unterirdischen Strukturen vor, dass auch kleine Stücke davon ein Überleben des Ramets gewährleisten können. Begünstigend wirkt auch, dass zu dieser Zeit keine sehr hohen Temperaturen mehr auftreten, die einen hohen Assimilationsbedarf bewirkten. Dem Temperaturfaktor wird mit fortschreitender Jahreszeit absolut dominante Bedeutung zuerkannt, stieg doch das Thermometer bei den letzten Versuchen kaum mehr über 5°C.
Der oben angeführte Jahreszyklus der alpinen Leguminosen sollte im Rahmen weiterer Arbeiten mit dem Verhalten anderer alpiner Pflanzen verglichen werden können.

Eine **Dynamik** der untersuchten biologischen Individuen war im ersten Jahr nur ansatzweise vorhanden; diese Periode stand ganz im Zeichen expansiven

Wachstums, ohne dass wesentliche Todesraten auftraten. Da auch kaum Blüten gebildet wurden, bestanden die Populationen zu diesem Zeitpunkt meist nur aus Nicht-Reproduzierenden mit gleichem chronologischen Alter. Dies steht in einem gewissen Gegensatz zu NOBLE et al. (1979), welche bei *Carex arenaria* eine synchrone Geburts- und Sterberate in der gleichen Grössenordnung fanden. Der Grund für die abweichenden Resultate dürfte darin liegen, dass meine experimentellen Module im Gegensatz zur Sandsegge noch nicht voll etabliert waren.
Im weiteren Versuchsverlauf entstand ein arttypischer Ramet-Umsatz, der anfänglich durchwegs erhöht war und sich mit zunehmender Dauer zusehends dem natürlichen Umsatz anglich. Dies wird mit dem Aufbrauchen der zusätzlichen Nährstoffe in der Gartenerde erklärt. Zum gleichen Schluss kommen HARPER und BELL (1979), und in dieser Beziehung besteht auch Übereinstimmung mit NOBLE et al. (1979): Zugabe von Dünger bewirkte bei *Carex arenaria* eine Verdoppelung der Geburtsrate, sofort gefolgt von einer entsprechenden Erhöhung der Sterberate. Die durchschnittliche Dichte stieg von etwa 150 auf 200, obwohl mehr als 1000 Ramets neu erschienen. Bei alpinen Leguminosen wurde die Populationsstruktur nach zwei Versuchsjahren durch das Hinzutreten von reproduzierenden Individuen diversifiziert; ab dem dritten Jahr trat ein weiterer Aspekt hinzu: Die Entstehung einer neuen Generation aus Selbstsaat, festzustellen bei Arten mit grossem Blüherfolg (*Trifolium badium, T. thalii, T. nivale, Anthyllis alpestris*). Somit waren erstmals alle Entwicklungsklassen nach GASSER (1986) - Keimlinge, Nicht-Reproduzierende und Reproduzierende - vertreten, und die experimentellen Populationen erreichten somit in dieser Hinsicht einen naturnahen Zustand.
Aufgrund der Verteilung der Keimlinge musste geschlossen werden, dass eine alte Skipistenplanie nur wenig Keimungsstellen bietet. Auch die dreijährige Curlex-Abdeckung lieferte trotz leichter Humusbildung durch ihren Abbau keine vorteilhaften Keimungsbedinungen. Vielmehr sorgen die Pflanzen selbst für günstige Voraussetzungen, indem die abgestorbenen Blütenköpfe die Samen vor den extremsten Witterungseinflüssen schützten (Pseudosynaptospermie). Zudem dürften auch die dicht nebeneinander liegenden Keimlinge selbst als Komponente der Schutzstellen fungieren, indem durch den dichten Keimlingsbestand das Mikroklima positiv beeinflusst wird: Die aussen befindlichen Keimlinge schützen die innen wachsenden durch ihre Präsenz vor Austrocknung auf Kosten einer verminderten eigenen Überlebenschance.
Die ersten Lebensphasen waren in den untersuchten experimentellen Populationen mit grossen Ausfällen verbunden, so dass sich trotz eines gewissen re-

produktiven Erfolgs, definiert als Erscheinen von aktiven Individuen (URBANSKA 1989a), insgesamt kaum zusätzliche Individuen aus Selbstsaat etablieren konnten. Die Keimungsstellen sind also eindeutig keine Schutzstellen, die eine erfolgreiche Etablierung von Keimlingen sichern und vor Risiken wie Frosthebung, Wind und extremen Schwankungen der Bodenoberfläche schützen sollen (URBANSKA und SCHÜTZ 1986, URBANSKA et al. 1988). Die Dynamik erlitt an dieser Stelle im Vergleich zu Populationen am natürlichen Standort einen Bruch, indem die ohnehin geringe Nachkommenrekrutierung in der alpinen Stufe (PROCK 1990) noch bedeutend herabgesetzt wurde. Dieser Befund ist jedoch auch vor dem Hintergrund der beschränkten Versuchsdauer zusehen; bei einem Augenschein 1992 konnten jedenfalls teilweise wieder viele Keimlinge beobachtet werden. Diese Untersuchungen sollten weitergeführt werden, um mehr Aussagekraft zu erhalten.

Bezüglich **Renaturierung von Skipistenplanien** mittels Anpflanzung ist neben der Voraussetzung einer erfolgreichen Regeneration die Dynamik in den Feldversuchen der alles entscheidende Faktor. In dieser Hinsicht sind die Ansprüche an die Arten die folgenden: a) Grosse Wachstumsleistung und langlebige Ramets, so dass es rasch und ausdauernd zu einer dichten Arealbesiedlung kommt, b) starke Blütenbildung, so dass eine Bepflanzung durch Selbstsaat unterstützt wird und c) geringe Nährstoffansprüche, um auf eine Düngung verzichten zu können. Diese Bedingungen widersprechen einander zum Teil, weshalb die einzige ideale Art nicht gefunden werden kann:
Eine grosse Wachstumsleistung ist mit einem hohen Ramet-Umsatz, dieser wiederum mit einer kurzen Lebensdauer der Ramets verbunden. Der dauernde Umbau des Pflanzenkörpers braucht viel Energie, weshalb die Pflanzen zudem auf eine entsprechende Nährstoffsituation angewiesen sind. *Trifolium badium* ist eine Art mit diesen Merkmalen. Bei ihr führte die mit der Zeit schlechter werdende Ressourcenverfügbarkeit zu einem Absterben fast aller Individuen nach vier Jahren. Dass starke Blütenbildung für die Erhaltung der Population nicht ausreicht, wurde auch an dieser Art deutlich. Denn diese Voraussetzung war gegeben. Es wurden denn auch zum Teil sehr viele Keimlinge gezählt; nur fehlte wegen deren geringer Überlebenschance ein etablierter Nachwuchs trotzdem vollständig. So wird denn ein hoher Anteil blütentragender Ramets eher als Hypothek angesehen, da diese zuerst einmal auf die Unterstützung anderer Ramets angewiesen sind und so die Gesamtfitness der Pflanze reduzieren und schliesslich im Anschluss an die Blüte meist absterben, so dass neue Ramets zur Erhaltung der Individuumgrösse gebildet wer-

den müssen. Dieser grosse kräftemässige Aufwand wurde auch bei *T. nivale* und *A. alpestris* deutlich, welche wie schon in den Versuchen von GASSER (1989) stark blühten und danach eine Minimalgrösse erreichten.
Geringe Nährstoffansprüche haben einen tiefen Ramet-Umsatz und damit eine langsame Wachstums- und Entwicklungsgeschwindigkeit zur Folge, wie das Beispiel von *T. alpinum* deutlich zeigte: Zwar überlebte ein grosser Prozentsatz der experimentellen Module, diese deckten aber auch bei Versuchsende nur ein minimales Areal ab. Zudem gab es bis anhin wegen fast ausbleibender Blütenbildung keine Nachkommen. Da die unterirdische Entwicklung in ähnlichem Tempo wie die oberirdische verlief, vermag die Art auch den Boden nur ungenügend zu halten, obwohl gerade sie ausgeprägt in die Tiefe wurzelt. Ähnliches Verhalten zeigten *O. jacquinii* und *H. obscurum*. Bei diesen Taxa war die Wachstumsgeschwindigkeit allerdings dermassen gering, dass eine Etablierung innerhalb einer Saison nur unvollständig gelang. Die hohen Verlustraten lassen einen Einsatz zur Farce verkommen.
Eine schnelle Besiedlung des Standortes wird auch mittels Guerilla-Strategie erreicht. Ausgeprägt diese Strategie wendet *T. repens* an. Allerdings sterben bei ihm - auch wieder verbunden mit einer raschen Wachstumsgeschwindigkeit - früh von hinten her die Ramets und auch die Verbindungen dazwischen ab, so dass der Kontakt mit dem Mutterindividuum verloren geht. Die neuen Rametgruppen haben in der Folge ausgeprägt mit der schlechten Situation zu kämpfen, weshalb die Entwicklung sehr stark verlangsamt wird. Die anderen Guerilla-Pflanzen (*A. alpinus, L. alpinus*) zeigten zunächst wegen der guten Nährstoffsituation zwar Phalanx-Wachstum. Später wuchsen sie dann aber lockerer, um sich die erforderliche Nahrung aneignen zu können. Da sie in Bezug auf Wachstum und Blütenbildung keine Extrempositionen einnehmen, sind diese zwei Arten tatsächlich noch am besten für eine Renaturierung zu gebrauchen.
Eine nicht-extreme Dynamik kann generell als Vorteil für die gestellten Ansprüche angesehen werden. Denn die Extremisten unter den Pflanzen können sich weniger an die unterschiedlichen Anforderungen auf Skipistenplanien anpassen und erleiden so immer in mindestens einer Hinsicht einen wesentlichen Nachteil. In diesem Sinne kann auch *H. comosa* zumindest an wärmeren Lagen empfohlen werden, obwohl die Arealbesiedlung wegen der Phalanx-Wuchsform langsam vor sich geht. Nicht abschliessend beurteilt werden konnte *T. thalii,* da bei ihm die Reaktionen allzu unterschiedlich ausfielen.
In einem Renaturierungskonzept ist jedoch nicht unbedingt eine hypothetische ideale Art gefragt, sondern eine Kombination von Arten, die sich bezüg-

lich Wuchsform, Dynamik, Fortpflanzungs-Strategie und Lebenszyklus ergänzen, so dass ein Synergie-Effekt entstehen kann. Die geforderte Biodiversität stellt sich auf diese Weise zwingend ein. In einem solchen Konzept könnten die Leguminosen dank ihrer Symbiose mit Rhizobien vor allem als Element zur Stickstoffanreicherung des Bodens verwendet werden. Denn wie bei diesen Untersuchungen deutlich gezeigt werden konnte, besitzen alle geprüften Arten schon bei der Auspflanzung Wurzelknöllchen, die sich im Laufe der Zeit noch vermehren.
Andere wesentliche Aspekte von Renaturierungen in der alpinen Stufe wie zum Beispiel die Verwendung autochthonen Materials oder die Düngerproblematik werden hier nicht näher erläutert. Für die Diskussion derartiger Fragen wird hier auf entsprechende Arbeiten verwiesen (u. a. NZZ 1989, SCHÜTZ 1989, 1990, URBANSKA 1988, 1989b, 1990, URBANSKA und HASLER 1992). Es sei an dieser Stelle jedoch mit aller Deutlichkeit darauf hingewiesen, dass das Vorhandensein eines Renaturierungskonzepts für alpine Skipisten niemals als Alibi für neue Eingriffe herhalten darf.

Im Laufe dieser Arbeit traten einige neue interessante Aspekte zutage, die zwar hier nicht genauer erörtert werden, aber Ansatzpunkt weiterer Untersuchungen sein können:
Klonierungen sollten auf der Basis optimaler Bedingungen bezüglich chemischer und physikalischer Faktoren in der natürlichen Umgebung durchgeführt werden. Dadurch entfällt der Vorbehalt, dass unnatürliche Versuchsbedingungen unter Umständen die Resultate entscheidend beeinflussen.
Für die Klonierung ist es von Vorteil, wenn das ganze Pflanzenmaterial genetisch einheitlich ist, insbesondere auch in verschiedenen Serien der gleichen Art. So können Unterschiede viel klarer zugeordnet werden, und teilweise dürfte die bei diesen Versuchen aufgetretene grosse Variabilität abnehmen. Auf der anderen Seite ist eine genetische Durchmischung bei den Auspflanzungen deshalb von Vorteil, weil dann die Gefahr der Selbstinkompabilität wesentlich verkleinert ist. Bei Selbstinkompabilität kann keine Populationsdynamik entstehen und der Auspflanzungserfolg wird dadurch in Frage gestellt.
Nachbarschaftseinflüsse wurden in dieser Arbeit keine gefunden. Allerdings wurden die experimentellen Module in einem Abstand gepflanzt, in dem sie sich normalerweise bis Versuchsende nicht berührten. Gerade im Hinblick auf die Erstellung eines Artenspektrums für Renaturierungen sind aber Nachbarschaftsbeziehungen von Wichtigkeit. Zur Beantwortung dieser Frage wären

dichtere Bepflanzungen nötig, und zwar nicht nur innerhalb der gleichen Art wie bei TSCHURR (1992), sondern zwischen verschiedenen Arten mit definierter Wuchsform.
In der vorliegenden Arbeit wurde ein Teil der Arten auch in der natürlichen Umgebung betrachtet. Diese Beobachtungen brachten zum Teil wesentliche Aufschlüsse, zum Beispiel bezüglich der Dynamik von *Trifolium badium*. Kenntnis über die gesamte Dynamik einer Art - nicht nur die Wachstums-Strategie und Wuchsform - in ihrer natürlichen Umgebung lassen exaktere Beurteilungen ihres Verhaltens in den experimentellen Populationen zu, weshalb sie für alle Untersuchungen dieser Art zu fordern ist.
Die Dynamik der experimentellen Populationen wurde mit zunehmender Versuchsdauer als wesentliches Element erkannt. Eine Dynamik in den Versuchsflächen als solchen findet aber nicht nur durch Selbstsaat, sondern auch durch Einwanderung statt, so dass die Artendiversität und die Anzahl der Coenopopulationen steigt (SCHÜTZ 1988, TSCHURR 1992, URBANSKA und ONIPCHENKO unveröff.). Auch in meinen Untersuchungen wurde bei den Feldkontrollen Einwanderung bemerkt. Genauere Untersuchungen über die Dynamik der gesamten Fläche dürften näheren Aufschluss über die Eignung der Curlex-Decke als Samenfalle, Keimungs- und Schutzstelle sowie das Verhalten weiterer Arten auf diesem extremen Standort erbringen.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Arbeit befasst sich mit dem Wachstumsverhalten von 14 alpinen Leguminosen-Arten. Sie umfasst Untersuchungen an Versuchsserien im Gewächshaus bzw. Garten in Zürich sowie experimentellen Populationen in alpinen Skipistenplanien nahe Davos. Zum Vergleich wurden Populationen in der natürlichen Umgebung beobachtet. Die Gewächshaus- bzw. Gartenversuche gaben Aufschluss über das Etablierungs- und Regenerationswachstum sowie den jährlichen Zyklus der Resourcenverteilung. Aus den Feldexperimenten konnten vor allem Schlüsse über das expansive und reproduktive Wachstum sowie die Individuum- und Populationsdynamik gezogen werden.

Erwartungsgemäss besassen alle untersuchten Wachstumsformen eine genetische und eine durch die Umwelt beeinflusste Komponente. Das Wachstumspotential hing beim Etablierungs- und Reproduktionswachstum mit der Wachstumsgeschwindigkeit und Dynamik der Individuen, beim Regenerationswachstum mit der physiologischen Integration der Ramets und beim expansiven Wachstum mit der Nährstoffaufnahmekapazität der Pflanze zusammen. Die phänotypische Plastizität des Wachstums erwies sich je nach Wachstumstyp als unterschiedlich: Während das reproduktive Wachstum relativ wenig modifiziert wurde, waren die Veränderungen sowohl beim Etablierungs- als auch beim regenerativen und expansiven Wachstum bedeutend grösser. Letztere beiden Typen zeigten zudem eine saisonale Periodizität, welche als Ausdruck interner Resourcenverteilungen im Laufe des jährlichen Lebenszyklus der Pflanzen betrachtet werden darf.

Die Dynamik der experimentellen Populationen war anfänglich durch einen arttypischen Ramet-Umsatz geprägt. Später wurde der Populationsaufbau differenziert, da einige Individuen in die reproduktive Phase eintraten. Anschliessend daran brachte Selbstsaat und das darauffolgende Auftreten von neuen Generationen eine weitere Diversifikation in Bezug auf Alters-/Entwicklungsklassen. Diesem Aspekt konnte allerdings wegen der beschränkten Versuchsdauer zu wenig Beachtung geschenkt werden.
Einwanderung wurde in den Feldversuchen zwar registriert, aber nicht genauer untersucht.

Abschliessend wird die Bedeutung der Resultate für Renaturierungen von alpinen Skipistenplanien kurz diskutiert.

SUMMARY

The study deals with the growth of 14 alpine *Leguminosae* species; it includes experiments in the greenhouse and the garden in Zurich as well as in alpine machine-graded ski runs near Davos. In addition, natural populations in undisturbed alpine areas were observed and compared with experimental series. The results obtained in the greenhouse and the garden trials contributed information to the establishment and regenerative growth as well as the resource distribution in the plant throughout the year. The field experiments contributed in the first place to conclusions about the expansive and reproductive growth and the dynamics of the individuals and populations.

As expected, all of the growth types included a genetic as well as an environmental component. During the establishment and reproductive growth, the potential of growth was mostly reflected in the speed of growth and in the dynamics of given individuals. During the regenerative growth, it was influenced by the physiological integration of the ramets and during the expansive growth by the capacity of resource uptake. The phenotypical plasticity of clonal growth was related to the growth type: the modifications of reproductive growth were rather slight, whereas the other growth types proved to be more variable. Cycles of establishment and expansive growth were characterized by seasonal changes, apparently resulting from differences in internal distribution of resources throughout the year.

The dynamic of the experimental populations was dominated at the beginning by the ramet-turnover. Later on, some of the individuals reached the reproductive phase and the age-state structure of populations became more differentiated. Further diversification relative to age-state hierarchy resulted from self-seeding and the subsequent development of new generations. However, this aspect could not have been investigated in detail on account of the limited research period.
Immigration of diaspores from the neighbouring areas was registrated but not analysed.

In conclusion, the relevance of the results obtained to revegetation of machine-graded ski runs above the timberline is briefly discussed.

LITERATUR

BELL A.D., 1979: The hexagonal branching pattern of *Alpinia speciosa* L. (Zingiberaceae). Ann.Bot. *43*, 209-223.

BELL A.D., 1984: Dynamic morphology: a contribution to plant population ecology. In: DIRZO R. and SARUKHÀN J. (eds.), Perspectives on plant population ecology. Sinauer, Sunderland. 48-65.

BELL A.D. and TOMLINSON P.B., 1980: Adaptive architecture in rhizomatous plants. Bot.J. Linn.Soc. *80*, 125-160.

BILLINGS W.D. and MOONEY H.A., 1968: The ecology of arctic and alpine plants. Biol. Rev. *43*, 481-530.

BLACK M. and EDELMAN J., 1970: Plant growth. Heinemann, London.

BLISS L.C., 1962: Adaptations of arctic and alpine plants to environmental conditions. Arctic *15*, 117-144.

BRISKE D.D. and BUTLER J.L., 1989: Density-dependent regulation of ramet populations within the bunchgrass *Schizachyrium scoparium*: interclonal versus intraclonal interference. J.Ecol. *77*, 963-974.

BÜLOW-OLSEN A., SACKVILLE HAMILTON N.R. and HUTCHINGS M.J., 1984: A study of growth form in genets of *Trifolium repens* L. as affected by intra- and interplant contacts. Oecologia *61*, 383-387.

CADISCH J., LEUPOLD W., FREI F. und STRECKEISEN A., 1929: Geologische Karte von Mittelbünden 1:25'000, Blatt B, Davos. Beitr.Geol.Karte Schweiz, N.F. *49*.

CALLAGHAN T.V. and EMANUELSSON U., 1985: Population structure and processes of tundra plants and vegetation. In: WHITE J. (ed.), Handbook of vegetation science: The population structure of vegetation. Junk, Dordrecht. 399-439.

CALLAGHAN T.V., SVENSSON B.M., BOWMAN H., LINDLEY D.K. and CARLSSON B.A., 1990: Models of clonal plant growth based on population dynamics and architecture. Oikos *57*, 257-269.

CARLSSON B.A. and CALLAGHAN T.V., 1990: Programmed tiller diffferentiation, intraclonal density regulation and nutrient dynamics in *Carex bigelowii*. Oikos *58*, 219-230.

CARLSSON B.A., JÓNSDÓTTIR J.S., SVENSSON B.M. and CALLAGHAN T.V., 1990: Aspects of clonality in the arctic: a comparison between *Lycopodium annotinum* and *Carex bigelowii*. In: VAN GROENENDAEL J. and DE KROON H. (eds.), Clonal growth in plants, SPB Acad.Publ., Den Haag. 131-151.

CERNUSCA A., 1977: Ökologische Veränderungen im Bereich von Skipisten. In: SPRUNG R. und KÖNIG B. (eds.), Das österreichische Schirecht. Univ.Verlag Wagner, Innsbruck. 81-150.

COOK R.E., 1983: Clonal plant populations. Am.Sci. *71*, 244-253.

COOK R.E., 1985: Growth and development in clonal plant populations. In: JACKSON J.B.C., BUSS L.W. and COOK R.E., (eds.), Population biology and evolution of clonal organisms, Yale Univ.Press. 259-296.

DAVIES A.B., RILEY J. and WALTON D.W.H., 1990: Plant form, tiller dynamics and aboveground standing crops of the range of *Cortaderia pilosa* communities in the Falkland Islands. J.Appl.Ecol. *27*, 298-307.

ERIKSSON O., 1988: Patterns of ramet survivorship in clonal fragments of the stoloniferous plant *Potentilla anserina*. Ecology *69*, 736-740.

ERIKSSON O. and JERLING L., 1990: Hierarchical selection and risk spreading in clonal plants. In: VAN GROENENDAEL J. and DE KROON H. (eds.), Clonal growth in plants. SPB Acad.Publ., Den Haag. 79-94.

FELLENBERG G., 1981: Pflanzenwachstum. Fischer, Stuttgart. 232 S.

FLÜELER R.P., 1988: Biologische Erosionsbekämpfung oberhalb der Waldgrenze: Verhalten von alpinen Pflanzen in experimentellen Aussaaten auf Skipistenplanierungen. Diplomarbeit. Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich. 159 S. (Polykopie).

FLÜELER R.P., 1992: Experimentelle Untersuchungen über Keimung und Etablierung von alpinen Leguminosen. Veröff.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich *110*. 149 S.

FLÜELER R.P. and HASLER A., 1990: Native legumes of the Swiss Alps in high altitude revegetation research. Proc. 9th HAR Workshop, Colorado State Univ., Info Ser. *63*, 228.

FOSSATI A., 1980: Keimverhalten und frühe Entwicklungsphasen einiger Alpenpflanzen. Veröff.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich *93*. 173 S.

GASSER M., 1986: Genetic-ecological investigations in *Biscutella levigata* L. Veröff. Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich *85*. 87 S.

GASSER M., 1989: Bedeutung der vegetativen Phase bei alpinen Pflanzen für die biologische Erosionsbekämpfung in der alpinen Stufe. Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich *55*, 151-176.

GEBER M.A., WATSON M.A. and FURNISH R., 1992: Genetic differences in clonal demography in *Eichhornia crassipes*. J.Ecol. *80*, 329-341.

GIGON A., 1971: Vergleich alpiner Rasen auf Silikat- und auf Karbonatboden. Veröff.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich *48*. 160 S.

GONZALEZ-MARTIN A. and TOJA D.I., 1990: Seasonality and cyclic tendency of mortality in a Pyrenean population. Pirineos *135*, 29-38.

HARPER J.L., 1977: Population biology of plants. Acad. Press N.Y. 892 S.

HARPER J.L., 1978: The demography of plants with clonal growth. In: FREYSEN A.H.J. and WOLDENDORP J.W. (eds.), Structure and functioning of plant populations. North-Holland Publ., Amsterdam. 27-48.

HARPER J.L. and BELL A.D., 1979: The population dynamics of growth form in organisms with modular construction. In: ANDERSON R.M., TURNER B.D. and TAYLOR L.R. (eds.), Population dynamics. 20th symposium of the British Ec.Soc., Blackwell, Oxford. 29-52.

HARPER J.L. and WOOD W.A., 1957: Biological flora of the British Isles. *Senecio jacobaea* L. J.Ecol. *45*, 617 - 637.

HARTMANN H., 1957: Studien über die vegetative Fortpflanzung in den Hochalpen. Jb.Naturf.Ges.Graubündens. 168 S.

HARTNETT D.C. and BAZZAZ F.A., 1983: Physiological integration among intraclonal ramets in *Solidago canadensis*. Ecology *64*, 779-788.

HARTNETT D.C. and BAZZAZ F.A., 1985a: The integration of neighbourhood effects by clonal genets in *Solidago canadensis*. J.Ecol. *73*, 415-427.

HARTNETT D.C. and BAZZAZ F.A., 1985b: The regulation of leaf, ramet and genet densities in experimental populations of the rhizomatous perennial *Solidago canadensis*. J.Ecol. *73*, 429-443.

HASLER A., 1988: Biologische Erosionsbekämpfung oberhalb der Waldgrenze: Verwendung einiger alpiner Arten für die Bepflanzung von gefährdeten Stellen. Diplomarbeit. Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich. 79 S. (Polykopie).

HEADLEY A.D., CALLAGHAN T.V. and LEE J.A., 1990: A field based demographic approach to nutrient uptake and movement in a clonal perennial plant. In: HARRISON A.F., INESON P. and HEAL O.W. (eds.), Nutrient cycling in terrestrial ecosystems. Elsevier Applied Sci., London/New York. 410-427.

HESS H.E., LANDOLT E. und HIRZEL R., 1967-72: Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. Birkhäuser, Basel. 3 Bde. 2690 S.

HUTCHINGS M.J., 1979: Weight-density relationships in ramet populations of clonal perennial herbs, with special reference to the -3/2 power law. J.Ecol. *67*, 21-33.

HUTCHINGS M.J. and MOGIE M., 1990: The spatial structure of clonal plants: control and

consequences. In: VAN GROENENDAEL J. and DE KROON H. (eds.), Clonal growth in plants, SPB Acad.Publ., Den Haag. 57-76.

HUTCHINGS M.J. and SLADE A.J., 1988: Morphological plasticity, foraging and integration in clonal perennial herbs. In: DAVY A.J., HUTCHINGS M.J. and WATKINSON A.R. (eds.), Plant population ecology. Blackwell Scientific Publications. 83-110.

JEFFERIES R.L., 1984: The phenotype: Its development, physiological constraints and environmental signals. In: DIRZO R. and SARUKHAN J. (eds.), Perspectives on plant population ecology. Sinauer ass.inc., Sunderland. 347-358.

JÓNSDÓTTIR G.A., 1991: Tiller demography in seashore populations of *Agrostis stolonifera, Festuca rubra* and *Poa irrigata*. J.Veg.Science *2*, 89-94.

KAYS S. and HARPER J.L., 1974: The regulation of plant and tiller density in a grass sward. J.Ecol. *62*, 97-105.

KEIGLEY R.B., 1988: Developing methods of restoring vegetation communities while preserving genetic integrity. Proc. 8th HAR Workshop, Colorado State Univ., Info Ser. *61*, 129-138.

KIK C., VAN ANDEL J., VAN DELDEN W., JOENJE W. and BIJLSMA R., 1990: Colonisation and differentiation in the clonal perennial *Agrostis stolonifera*. J. Ecol. *78*, 949-961.

KLÖTZLI F., 1991: Renaturierungen in Mitteleuropa. Garten und Landschaft *2*, 35-46.

KOZLOWSKI J., 1991: Optimal energy allocation models - an alternative to the concepts of reproductive effort and cost of reproduction. Acta Œcologica *12*, 11-33.

LANDOLT E., 1984: Unsere Alpenflora. (5. Aufl.). Schweizer Alpen-Club, Neuenburg. 318 S. + 120 Tafeln.

LANDOLT E., KRÜSI B.O., ZUMBÜHL G., 1986: Vegetationskartierung und Untersuchungen zum landwirtschaftlichen Ertrag im MaB6-Gebiet Davos. Veröff.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich 88a+88b. 152 S.

LEXIKON DER BIOLOGIE, 1986: Herder, Freiburg. 9 Bde. 4156 S.

LONSDALE W.M., 1990: The self-thinning rule: dead or alive? Ecology *71*, 1373-1388.

LOVETT DOUST L., 1981a: Intraclonal variation and competition in *Ranunculus repens*. New Phytol. *89*, 495-502.

LOVETT DOUST L., 1981b: Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). J.Ecol. *69*, 743-755.

MAILLETTE L., 1992: Plasticity of modular reiteration in *Potentilla anserina*. J.Ecol. *80*, 231-239.

MARSHALL C., 1990: Source-sink relations of interconnected ramets. In: VAN GROENENDAEL J. and DE KROON H. (eds.), Clonal growth in plants. SPB Acad.Publ., Den Haag. 23-41.

MEISTERHANS E., 1988: Vegetationsentwicklung auf Skipistenplanierungen in der alpinen Stufe bei Davos. Veröff.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich *97*. 191 S.

MOHR H. und SCHOPFER P., 1992: Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. Springer, Berlin. 659 S.

MOORBY J., 1977: Intergration and regulation of translocation within the whole plant. In: JENNINGS D.H. (ed.), Integration of the activity in the higher plant. Symposia of the Society for Experimental Biology *31*. 425-454.

NEUMÜLLER O-A., 1979: Römpps Chemie-Lexikon. Frankh'sche Verlagshandlung, Stuttgart, 6 Bde. 4835 S.

NOBLE J.C., BELL A.D. and HARPER J.L., 1979: The population biology of plants with clonal growth. I. The morphology and structural demography of *Carex arenaria*. J.Ecol. *67*, 983-1008.

NZZ, 1989: Biologische Erosionsbekämpfung auf alpinen Skipistenplanien. Neue Zürcher Zeitung vom 13. Dezember. 65.

OUTRIDGE P.M. and HUTCHINSON T.C., 1991: Induction of cadmium tolerance by acclimation transferred between ramets of the clonal fern *Salvinia minima* Baker. New Phytol. *117*, 597-605.

PITELKA L.F., 1984: Application of the -3/2 power law to clonal plants. Am.Nat. *123*, 42-449.

PITELKA L.F. and ASHMUN J.W., 1985: Physiology and integration of ramets in clonal plants. In: JACKSON J.B.C., BUSS L.W. and COOK R.E. (eds.), Population biology and evolution of clonal organisms. Yale Univ.Press. 399-435.

PRICE E.A.C. and HUTCHINGS M.J., 1992: Studies of growth in the clonal herb *Glechoma hederacea*. II. The effects of selective defoliation. J.Ecol. *80*, 39-47.

PRICE E.A.C., MARSHALL C. and HUTCHINGS M.J., 1992: Studies of growth in the clonal herb *Glechoma hederacea*. I. Patterns of physiological integration. J.Ecol. *80*, 25-38.

PROCK S., 1990: Symphänologie der Pflanzen eines kalkalpinen Rasens mit besonderer Berücksichtigung der Wachstumsdynamik und Reservestoffspeicherung charakteristischer Arten. Ber.Nat.-Med. Verein Innsbruck *77*, 31-56.

PYSEK P., 1991: Sprout demography and intraclonal competition in *Lycium barbarum*, a clonal shrub, during an early phase of revegetation. Folia Geobot.Phytotax. *26*, 141-169.

RABOTNOV T.A., 1945: Biologische Beobachtungen von subalpinen Wiesen im nördlichen Kaukasus. (In Russisch). Bot.Zhurn. *30*, 167-177.

RABOTNOV T.A., 1950: Lebenszyklen der ausdauernden Kräuter in Wiesen-Phytozönosen. (In Russisch). Trudy Komarov Bot.Inst.Akad. Nauk SSSR Moskau-Leningrad. 481-499.

SARUKHÀN J. and HARPER J.L., 1973: Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. I. Population flux and survivorship. J.Ecol. *61*, 675-716.

SARUKHÀN J., 1974: Studies on plant demography: *Ranunculus repens*, *R. bulbosus* and *R. acris* II. Reproductive strategies and seed population dynamics. J.Ecol. *62*, 151-177.

SARUKHÀN J., MARTINEZ-RAMOS M. and PINERO D., 1984: The analysis of demographic variability at the individual level and its population consequences. In: DIRZO R. and SARUKHÀN J. (eds.), Perspectives on plant population ecology. Sinauer, Sunderland. 83-106.

SCHAUER T., 1981: Vegetationsveränderungen und Florenverlust auf Skipisten in den bayerischen Alpen. Jb.Ver.Schutz Bergwelt *46*, 149-179.

SCHIBLER W., 1937: Flora von Davos. Beil.Jb.Natf.Ges.Graubünden, Chur *74*. 216 S.

SCHMID B. and BAZZAZ F.A., 1987: Clonal integration and population structure in perennials: Effects of severing rhizome connections. Ecology *68*, 2016-2022.

SCHMID B. and BAZZAZ F.A., 1990: Plasticity in plant size and architecture in rhizome-derived vs. seed-derived *Solidago* and *Aster*. Ecology *71*, 523-535.

SCHMID B. and BAZZAZ F.A., 1992: Growth responses of rhizomatous plants to fertilizer application and interference. Oikos *65*, 13-24.

SCHÜTZ M., 1988: Genetisch-ökologische Untersuchungen an alpinen Pflanzenarten auf verschiedenen Gesteinsunterlagen: Keimungs- und Aussaatversuche. Veröff.Geobot. Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich *99*. 153 S.

SCHÜTZ M., 1989: Keimverhalten alpiner *Compositae* und ihre Eignung zur Wiederbegrünung von Skipistenplanierungen oberhalb der Waldgrenze. Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich *55*, 131-150.

SILVERTOWN J., 1987: Introduction to plant population ecology. Longman Sci. & Techn. 229 S.

SILVERTOWN J., 1991: Modularity, reproductive thresholds and plant population dynamics. Funct.Ecol. *5*, 577-582.

SLADE A.J. and HUTCHINGS M.J., 1987a: An analysis of the costs and benefits of physiological integration between ramets in the clonal perennial herb *Glechoma hederacea*. Oecologia *73*, 425 - 431.

SLADE A.J. and HUTCHINGS M.J., 1987b: The effects of nutrient availability on foraging in the clonal perennial herb *Glechoma hederacea*. J.Ecol. *75*, 95-112.

SLADE A.J. and HUTCHINGS M.J., 1987c: The effects of light intensity on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea*. J.Ecol. *75*, 639-650.

SLADE A.J. and HUTCHINGS M.J., 1987d: Clonal integration and plasticity in foraging behaviour in *Glechoma hederacea*. J.Ecol. *75*, 1023-1036.

SMA, 1987-91: Monatlicher Witterungsbericht der Schweizerischen Meteorologischen Zentralanstalt.

SMITH A.P. and PALMER J.O., 1976: Vegetative reproduction and close packing in a successional plant species. Nature *261*, 232-233.

SOLANGAARACHCHI S.M. and HARPER J.L., 1989: The growth and asymmetry of neighbouring plants of white clover (*Trifolium repens* L.). Oecologia *78*, 208-213.

STÖCKLIN J., 1992: Umwelt, Morphologie und Wachstumsmuster klonaler Pflanzen - eine Übersicht. Bot.Helv. *102*, 3-21.

SUTHERLAND W.J., 1990: The response of plants to patchy environments. In: SHORROCKS B. and SWINGLAND I.A. (eds.), Living in a patchy environment. Oxford Science Publ. 45-62.

SUTHERLAND W.J. and STILMAN R.A., 1988: The foraging tactics of plants. Oikos *52*, 239-244.

SYMONIDES E., SILVERTOWN J. and ANDREASEN V., 1986: Population cycles caused by overcompensating density-dependence in an annual plant. Oecologia *71*, 156-158.

TSCHANDER B.A., 1989: Wachstums- und Fortpflanzungsstrategien bei *Cirsium spinosissimum* (L.) Scop. Diplomarbeit. Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich. 85 S. (Polykopie).

TSCHURR F.R., 1987: Regenerationsverhalten und vegetative Fortpflanzung bei einigen Alpenpflanzen. Diplomarbeit. Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich. 70 S. (Polykopie).

TSCHURR F.R., 1988: Zum Regenerationsverhalten einiger Alpenpflanzen. Ber.Geobot.Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich *54*, 111-140.

TSCHURR F.R., 1990: Single-ramet-cloning (SRC) and multi-ramet-cloning (MRC): an example of basic and applied revegetation research. Proc. 9th HAR Workshop, Colorado State Univ., Info Ser. *63*, 234-237.

TSCHURR F.R., 1992: Experimentelle Untersuchungen über das Regenerationsverhalten bei alpinen Pflanzen. Veröff.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich *108*. 121 S.

TURKINGTON R., 1989a: The growth, distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. V. The coevoltion of competitors. J.Ecol. *77*, 717-733.

TURKINGTON R., 1989b: The growth, distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. VI. Conditioning effects of neighbours. J.Ecol. *77*, 734-746.

TURKINGTON R. and CAVERS P.B., 1979: Neighbour relationships in grass-legume communities. III. Development of pattern and association in artificial communities. Can.J.Bot. *57*, 2704-2710.

URBANSKA K.M., 1985: Some life history strategies and population structure in asexually reproducing plants. Bot.Helv. *95*, 81-97.

URBANSKA K.M., 1986: High altitude revegetation research in Switzerland - problems and perspectives. Veröff.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich *87*, 155-167.

URBANSKA K.M., 1988: High altitude revegetation research in the Swiss Alps: experimental establishment and performance of native plant populations in machine-graded ski runs above the timberline. Proc. 8th HAR Workshop, Colorado State Univ., Info Ser. *61*, 115-128.

URBANSKA K.M., 1989a: Reproductive effort or reproductive offer? - A revised approach to reproductive strategies of flowering plants. Bot.Helv. *99*, 49-63.

URBANSKA K.M., 1989b: Probleme des biologischen Erosionsschutzes oberhalb der Waldgrenze. Z.Veg.technik *12*, 25-30.

URBANSKA K.M., 1990: Standortgerechte Skipistenbegrünung in hochalpinen Lagen. Z. Veg.technik *13*, 75-78.

URBANSKA K.M., 1992: Populationsbiologie der Pflanzen. Grundlagen - Probleme - Perspektiven. UTB, Fischer, Stuttgart, 300 S.

URBANSKA K.M. and HASLER A., 1992: Ecologically compatible revegetation above the timberline: a model and its application in the field. Proc. 10th HAR Workshop, Colorado State Univ., Info Ser. *71*, 247-253.

URBANSKA K.M. and SCHÜTZ M., 1986: Reproduction by seed in alpine plants and revegetation research above timberline. Bot.Helv. *96*, 43-60.

URBANSKA K.M., HEFTI-HOLENSTEIN B. and ELMER G., 1987: Performance of some alpine grasses in single-tiller cloning experiments and in the subsequent revegetation trials above the timberline. Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich *53*, 64-90.

URBANSKA K.M., SCHÜTZ M. and GASSER M., 1988: Revegetation trials above the timberline - an exercise in experimental population ecology. Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich *54*, 85-110.

VAN DER MEIJDEN E., 1988: Mechanisms in plant population control. In: GRUBB P.J. and WHITTAKER J.B. (eds.), Toward a more exakt ecology, Blackwell Sci.Publ. 163-181.

VERKAAR H.J., 1987: Population dynamics - the influence of herbivory. New Phytol. *106*, 49-60.

WAREING P.F., 1977: Growth substances and integration in the whole plant. In: JENNINGS D.H. (ed.), Integration of the activity in the higher plant. Symp.Soc.Exp.Biol. 31, 337-365.

WATSON M.A., 1990: Phenological effects on clone development and demography. In: VAN GROENENDAEL J. and DE KROON H. (eds.), Clonal growth in plants, SPB Acad. Publ., Den Haag. 43-55.

WEILENMANN K., 1980: Bedeutung der Keim- und Jungpflanzenphase für alpine Taxa verschiedener Standorte. Diplomarbeit. Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich. 133 S. (Polykopie).

WEILENMANN K., 1981: Bedeutung der Keim- und Jungpflanzenphase für alpine Taxa verschiedener Standorte. Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich *48*, 68-119.

WELKER J.M., BRISKE D.D. and WEAVER R.W., 1991: Intraclonal nitrogen allocation in the bunchgrass *Schyzachyrium scoparium* Hubb.: an assessment of the physiological individual. Functional ecology *5*, 433-440.

WENNSTRÖM A. and ERICSON L., 1992: Environmental heterogeneity and disease transmission within clones of *Lactuca sibirica*. J.Ecol. *80*, 71-77.

WILHALM T., 1990: Experimentelle Untersuchungen über das Regenerationsverhalten einiger alpiner Gräser. Diplomarbeit. Univ.Innsbruck. (Polykopie).

WILLIAMS D.G. and BRISKE D.D., 1991: Size and ecological significance of the physiological individual in the bunchgrass *Schizachyrium scoparium*. Oikos *62*, 41-47.

YODA K., KIRA T., OGAWA H. and HOZUMI K., 1963: Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. J.Biol.Osaka City Univ. *14*, 107-129.

Adresse des Autors: Andreas R. HASLER, dipl. Natw. ETH
Geobotanisches Institut ETH
Zürichbergstr. 38
8044 Zürich