

Zeitschrift: Jahresbericht der Naturforschenden Gesellschaft Graubünden
Herausgeber: Naturforschende Gesellschaft Graubünden
Band: 86 (1955-1957)

Artikel: Studien über die vegetative Fortpflanzung in den Hochalpen
Autor: Hartmann, Hans
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-594615>

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: 30.12.2025

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

Studien über die vegetative Fortpflanzung in den Hochalpen

Die verschiedenen Formen der vegetativen Fortpflanzung
und ihre Bedeutung für die Erhaltung der Arten und für
die Strukturbildung in der Vegetationsdecke im Bereich
des Carex-Elyna-Vegetationsgürtels

von *Hans Hartmann*

INHALT

Vorwort	5
1. Einleitung	6
2. Die Bedeutung vegetativer Fortpflanzungsvorgänge unter der Wirkung extremer klimatisch-edaphischer Faktoren für das Pflanzenleben in den Hochalpen	11
a. Gegenseitige Beziehungen verschiedener Fortpflanzungsformen	11
b. Kulturversuche	13
c. Wirkung der kurzen Vegetationszeit	14
d. Die Bedeutung des alpinen Klimas	16
e. Edaphische Faktoren	21
3. Formen und Möglichkeiten der vegetativen Fortpflanzung .	24
a. Allgemeines	24
b. Übersicht der vegetativen Fortpflanzungsmöglichkeiten	30
c. Die einzelnen Typen bezüglich der vegetativen Fortpflanzungs- möglichkeiten	36
d. Analyse einzelner Arten (1–33)	54

4. Das Verhältnis der im Carex-Elyna-Vegetationsgürtel untersuchten vegetativen Fortpflanzungstypen	140
5. Beziehungen zwischen den vegetativen Fortpflanzungstypen und der systematischen Stellung der den Typen zugrunde liegenden Arten	141
6. Die Bedeutung der vegetativen Fortpflanzung für die Vegetationsentwicklung in den Hochalpen	146
a. Die Bedeutung der vegetativen Fortpflanzungstypen in verschiedenen Pflanzengesellschaften	146
b. Der Fortpflanzungstypus als Konkurrenzfaktor	157
7. Zusammenfassung	160
Literaturverzeichnis	165

Vorwort

Untersuchungen über die Bedeutung der Sproßgestaltung im Zusammenhang mit vegetativen Fortpflanzungsvorgängen und -möglichkeiten wurden bereits früher im Rahmen einer Diplomarbeit an einer umfangreicheren Auswahl hochalpiner Arten durchgeführt. Diese Arbeit befindet sich als Manuskript in der Bibliothek des Botanischen Museums der Universität Zürich (Direktor Prof. Dr. A. U. DÄNIKER).

Die Feldarbeit beschränkte sich zur Hauptsache auf die alpine und nivale Stufe verschiedener Teile Graubündens (Rhätikon, Silvretta- und Vereina-Gebiet, Keschgebiet, Oberengadin, Calanda, Val Ponteglias, Avers, Schamser Berge). Zudem ergab sich während eines längeren Aufenthaltes in Süd-Frankreich die Gelegenheit, auch in den Ost-Pyrenäen in der entsprechenden Höhenstufe Exkursionen durchzuführen.

Die Nomenklatur ist in der vorliegenden Arbeit nach THOMMEN (Taschenatlas der Schweizer Flora, 1945) sowie SCHINZ und KELLER (2. Teil, 1917) berücksichtigt.

Für den großzügigen Beitrag an die Druckkosten danke ich dem Kuratorium der Georges und Antoine Claraz-Schenkung.

Der Naturforschenden Gesellschaft Graubündens sei die Übernahme der Drucklegung und die Herausgabe der vorliegenden Schrift bei dieser Gelegenheit bestens verdankt.

Herrn Prof. Dr. A. U. DÄNIKER möchte ich für die zahlreichen Anregungen und sein Interesse, das er der Arbeit stets entgegengebracht hat, noch besonders danken.

1. Einleitung

Ein Studium des Verhaltens von Pflanzen unter extremen Lebensbedingungen scheint interessant sowohl idiobiologisch als auch im Hinblick auf die Bildung und Erhaltung einer Vegetationsdecke.

Die Bildung der Vegetationsstruktur ist zu einem großen Teil von Erscheinungen im vegetativen Bereich (vegetatives Wachstum, vegetative Ausbreitung, vegetative Fortpflanzung und Vermehrung) abhängig, womit solche Untersuchungen auch zur Grundlage biocoenologischer Arbeiten werden können.

Existenz- und Fortpflanzungsbedingungen werden mit zunehmender Höhe über Meer in den höheren Lagen der Alpen stets ungünstiger, was sich beispielsweise auf das Verhältnis zwischen annuellen und perennierenden Arten derart auswirkt, daß die einjährigen nur noch mit einem sehr geringen prozentualen Anteil den ausdauernden Arten gegenüberstehen.

Gerade die generative Reproduktion als ein recht komplizierter Vorgang dürfte erwartungsgemäß im Bereich der Nivalstufe diversen gefährdenden Einflüssen ausgesetzt sein. Die Vermutung, daß dementsprechend den meist einfacher verlaufenden vegetativen Fortpflanzungsvorgängen eventuell erhöhte Bedeutung zukommen könnte, ist naheliegend.

In der vorliegenden Arbeit sollen mit der Beschreibung einer größeren Anzahl von Arten die verschiedenen, \pm ausgeprägten vegetativen Fortpflanzungsmöglichkeiten in der Art einer Übersicht dargestellt werden. Da der großen Mehrzahl vegetativer Fortpflanzungsformen eine bestimmte Wuchsform zugrunde liegt, seien deren Verzweigungsverhältnisse jeweils gebührend berücksichtigt.

Es galt nun vorerst, die einzelnen Spezies, besonders auf Grund von vergleichenden Beobachtungen an den natürlichen Standorten, einer morphologischen Untersuchung zu unterziehen, um dann so weit als möglich induktiv die verschiedenen Arten, welche sich in der Ausbildung vegetativer Fortpflanzungskörper oder Körperteile ähnlich sind, zu einem gemeinsamen Typus zu vereinigen. Die morphologischen Analysen sind im allgemeinen so weit durchgeführt, als sie für die Abklärung der Frage vegetativer Propagation von Bedeutung

sein können. Sie erheben deshalb auch keineswegs den Anspruch auf Vollständigkeit, wie dies für eine rein morphologische Arbeit unerlässlich wäre. Auf Grund der Sproß- und Wurzelverhältnisse möglichst zahlreicher Arten führen wir eine Klassifizierung durch, welcher eine Differenzierung nach morphologisch-physiognomischen Gesichtspunkten der für eine vegetative Fortpflanzung in Frage kommenden Sproß- und Wurzelteile zugrunde liegt. Im weiteren sei anschließend noch kurz die Frage der Bedeutung vegetativer Fortpflanzungstypen für die Vegetationsentwicklung in den Hochalpen gestreift.

Weil Begriffe, wie vegetative Fortpflanzung, vegetatives Wachstum, vegetative Vermehrung und vegetative Ausbreitung nicht immer einheitlich angewendet werden, bedarf es in diesem Zusammenhang einer kurzen Klarlegung derselben.

Der Vorgang der eigentlich vegetativen Reproduktion, welcher eine ungeschlechtliche Fortpflanzung durch vielzellige Fortpflanzungseinheiten darstellt, ist streng zu unterscheiden besonders von jeder Art sexueller Reproduktion. Im Verlauf der vegetativen Propagation isolieren sich zusammenhängende Zellgruppen, die oft bereits zu fertigen Sprossen oder Sprossen im Knospenstadium ausdifferenziert sind, vom Mutterorganismus.

Ungeschlechtliche Fortpflanzung liegt wohl bei allen Protisten vor; das ist die Zellteilung in ihren verschiedenen Modifikationen als Zweiteilung, Knospung, Vielfachteilung. Die ungeschlechtlichen Fortpflanzungs- und Vermehrungsvorgänge der sporenbildenden Generation, wie sie bei sehr vielen Kryptogamen verbreitet sind, müssen unterschieden werden von den eigentlich vegetativen Fortpflanzungsvorgängen. Die ungeschlechtliche Vermehrung durch Sporen steht sehr oft in enger Beziehung zur Reduktionsteilung. Da aber die Befruchtung ein Vorgang ist, der ursprünglich wohl nichts mit der Fortpflanzung zu tun hat, so stand wahrscheinlich auch die Reduktion primär nicht in direkter Verbindung damit. Nach CLAUSSEN (1915) ist die Reduktion erst sekundär — aus ökonomischen Gründen — in den Fortpflanzungszyklus einbezogen worden.

Die eigentlich vegetative Fortpflanzung (durch Brutzellen, Brutkörper, Brutknospen, gewöhnliche Sproßteile) ist bei Gametophyt und Sporophyt in den verschiedenen Pflanzenklassen weit verbreitet.

Bei den Pflanzen von den heterosporen Farnen aufwärts fehlt dem Gametophyten die Möglichkeit zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung ganz.

Bei den höheren Pflanzen sind im allgemeinen mit einer weiteren Differenzierung des Cormus zugleich neue vegetative Propagationsvarianten verwirklicht worden. Selbst in verwandtschaftlich sich nahestehenden Pflanzengruppen sind die vegetativen Fortpflanzungsmöglichkeiten oft sehr mannigfaltig; in sehr vielen Fällen ergeben sie sich schon aus den Verzweungsverhältnissen im Zusammenhang mit sproßbürtiger Wurzelbildung einer bestimmten Wuchsform.

Für jede Art von Vermehrung ist eine Vergrößerung der Individuenzahl charakteristisch. Dieser Vorgang ist somit noch in erhöhtem Maße direkt oder indirekt an das Wachstum lebender Substanz gebunden. Schon bei den relativ einfachen Organismen der Einzeller kann sich das Individuum in der Regel erst dann auf ungeschlechtlichem Wege vermehren, wenn es eine \pm festgelegte Größe erreicht hat. Auch bei den höher organisierten mehrzelligen Pflanzen ist wohl die Fortpflanzung meist mit einer zahlenmäßigen Vergrößerung der Tochterindividuen verbunden.

Andererseits sind gerade unter den Blütenpflanzen zahlreiche Beispiele vegetativer Fortpflanzungsformen bekannt, die gesamthaft betrachtet keine Vermehrungsvorgänge darstellen. Mit der Ausbildung nur einer Tochterzwiebel, einer Tochterknolle oder eines Jahrestriebes an einem unverzweigt wachsenden unterirdischen Erdstamm ist wohl die Erhaltung der Art für einmal gesichert; die Individuenzahl bleibt jedoch unverändert.

Vegetative Fortpflanzung ist also nicht in jedem Fall vegetativer Vermehrung gleichzusetzen.

Aus der Beziehung des Begriffes der vegetativen Vermehrung zu dem des Wachstums ergibt sich die Folgerung, welche die vegetative Propagation sehr oft als ein Spezialfall von vegetativem Wachstum erklären läßt. Für die generative Reproduktion gilt diese Beziehung natürlich nicht. Entweder wird dann gleichzeitig mit dem Fortpflanzungsvorgang dem Wachstum durch Zellteilung ein Ende gesetzt, oder durch die Ausbildung einer größeren Zahl von Keimzellen und deren Abgliederung vom Elternorganismus spielt sich eher ein dem Wachstum entgegengesetzter Vorgang ab. Auch der Befruchtungsakt hat nichts mit Wachstum gemeinsam.

Viele der bezüglich ihrer vegetativen Propagation untersuchten Arten vermehren sich dadurch, indem an der Erdoberfläche oder in der Erde verlaufende, verzweigte Achsensysteme durch Verwesung der älteren absterbenden Teile in einzelne Zweige zerfallen, welche infolge erzeugter sproßbürtiger Wurzeln als selbständige Individuen weiterleben und sich in gleicher Weise weiter fortpflanzen.

Im Gegensatz zum höheren Tier ist die höhere Pflanze durch den Besitz von Vegetationspunkten ausgezeichnet, welche anscheinend fortwährend weiterwachsen. Gewisse Bezirke des Pflanzenkörpers behalten also dauernd embryonalen Charakter. Dementsprechend könnte das Wachstum wohl immer weiterführen, wären ihm nicht — besonders aus stoffwechsel-physiologischen Gründen — doch bestimmte Schranken gesetzt. Man würde somit erwarten, daß einem Steckling eines ältesten Baumes wieder die gleichen Lebensaussichten auf ein individuelles Höchstalter zukämen wie dem jungen Reis. Die Frage, ob die fortgesetzte ungeschlechtliche Vermehrung durch Stecklinge und Pfropfung zur Altersschwäche führe, wird verschieden beurteilt. Nach MOLISCH (1929, p. 152 u. f.) soll diese Frage von der Mehrzahl der Theoretiker verneint, von der Mehrzahl der Praktiker dagegen bejaht werden.

Wahrscheinlich ist in bezug auf die Nachwirkungen doch zu unterscheiden zwischen natürlicher und künstlicher vegetativer Fortpflanzung (Stecklinge und Pfropfreiser).

Ganz allgemein ist einem Sproß oder Sproßteil mit der Fähigkeit, genügend kräftige sproßbürtige Wurzeln hervorzubringen, die Möglichkeit zur vegetativen Fortpflanzung gegeben.

Im Anschluß an die Erörterungen über die Erscheinung der Fortpflanzung wäre noch kurz auf die Bedeutung der Ausbreitung hinzuweisen, als eine notwendige Folge auf die Vermehrung. Während bei den generativen Fortpflanzungstypen der Vorgang der Verbreitung von Samen und Früchten vom eigentlichen Vermehrungsakt unterschieden und für sich untersucht werden kann, gehen diese beiden Vorgänge bei der Mehrzahl vegetativer Fortpflanzungstypen Hand in Hand. So wirkt z. B. der Ausläufer einer Pflanze, an dessen Ende ein Tochterindividuum ausdifferenziert wird, für die betreffende Art zugleich als Ausbreitungsorgan, indem das junge Pflänzchen erst in einiger Entfernung von der Mutterpflanze abgelegt wird. Zum Unterschied der Verbreitung von Samen und Früch-

ten vollzieht sich die vegetative Ausbreitung normalerweise auf relativ beschränkter Fläche. Aber selbst durch die Fortpflanzung mittels Knollen und Zwiebeln, nach deren Verlauf innerhalb kurzer Zeitabstände beinahe keine Ortsveränderung erkennbar ist, wird den Tochterindividuen in jeder folgenden Vegetationsperiode ein, wenn auch nur geringfügig verändertes, neues Milieu zugänglich gemacht. Die Mutterpflanzen sterben ab, und allmählich entfernen sich die nachfolgenden Generationen immer weiter voneinander, so daß im Laufe längerer Zeiträume doch auch relativ größere Distanzen zurückgelegt werden.

Die vegetativen Fortpflanzungserscheinungen im speziellen sind wohl zum überwiegenden Teil in gewissem Sinne mit *Restitutions-* und *Regenerationsvorgängen* verwandt, indem bei den in Frage kommenden höheren Pflanzen anscheinend leicht neue Vegetationspunkte für Sprosse und besonders auch für Wurzeln zur Ausbildung gelangen. Arten oder Varietäten, welche Brutknospen erzeugen, tragen an den entsprechenden Stellen embryonale Anlagen, die sich vegetativ zu neuen Pflänzchen zu entwickeln vermögen. Die Totipotenz der entsprechenden Zellen ist bis zum ausgewachsenen Zustand des Individuums erhalten geblieben.

Bei den einzeln beschriebenen Arten in dieser Arbeit handelt es sich durchwegs um Vertreter des *Carex-Elyna-Vegetationsgürtels* (E. SCHMID 1940). Die Auswahl setzt sich somit aus Arten der obersten Vegetationsstufe zusammen, welche besonders die höhere Zone der eu-alpinen sowie der nivalen Stufe besiedeln und nach unten an den Zwergstrauchgürtel (*Vaccinium-Loiseleuria-Vegetationsgürtel*, E. SCHMID) grenzen. Es sind Arten der verschiedensten Phytocoenosen, von den typischen Rasenbeständen (*Curvuletum*, *Firmetum*, *Elynetum* usw.) bis über die Pionierrasengrenze hinaus.

Bekanntlich ändert die Höhenlage der Vegetationsstufen entsprechend den Klimastufen vom zentralen Alpenteil gegen den Nordalpenrand hin. Um dies am Beispiel der Schneegrenze («Firnlinie») zu veranschaulichen, wird dieselbe für Nordbünden mit 2650–2700 m angegeben, während sie im Err-Kesch-Silvrettagebiet zirka 2900 m erreicht. In der auf dieser Linie stärksten Massenerhebung des Berninagebietes steigt die Firnlinie auf 2960 m an (BRAUN-BLANQUET). Dem entsprechend variieren in diesen Gebieten auch die verschiedenen Vegetationsstufen mit einem Höhenunterschied von etwa 200–300 m.

2. Die Bedeutung vegetativer Fortpflanzungsvorgänge unter der Wirkung extremer klimatisch-edaphischer Faktoren für das Pflanzenleben in den Hochalpen

a. Gegenseitige Beziehungen verschiedener Fortpflanzungsformen

Ein orientierender Überblick über den allgemeinen Achsenbau der verschiedenen Pflanzenarten aus der alpinen und nivalen Stufe läßt schon erkennen, daß die Mehrzahl aller Alpenpflanzen ein vorwiegend unterirdisches *Achsen-Wurzelsystem* entwickelt hat. Auch die oberirdischen Sproßteile verlaufen sehr oft eng dem Boden anliegend, was die betreffenden Arten zur Bildung von Rasen, Teppichen usw. veranlassen kann. In der Mehrzahl der Fälle ist mit der Ausbildung solcher Achsensysteme, durch Verwirklichung eines der später zu besprechenden Fortpflanzungstypen, gleichzeitig die Möglichkeit zur vegetativen Fortpflanzung gegeben.

Als Folge der unwirtlichen Verhältnisse in den alpinen Regionen ist zu erwarten, daß die Wirksamkeit der Reproduktion durch Samen mindestens herabgesetzt ist und überhaupt das gesamte pflanzliche Leben, auch in seiner äußeren Erscheinungsform, von den entsprechenden Verhältnissen, wie sie unter Klimaeinflüssen des Tieflandes gegeben sind, abweicht.

Da sich die in den Alpen übereinanderliegende Vegetationsstufenfolge in großer horizontaler Ausdehnung gegen Norden hin wiederholt, die Pflanzen des hohen Nordens deshalb unter ähnlich extremen Klimaeinflüssen leben, ist es nicht verwunderlich, daß enge ökologische Beziehungen zwischen nordischen und alpinen Arten schon relativ früh aufgedeckt wurden.

KJELLMAN (1885), der anlässlich der Reise der Vega an den Nordküsten — besonders Sibiriens — sein Hauptinteresse der Pflanzenwelt zuwandte, beschreibt beispielsweise verschiedene Arten mit vegetativer Vermehrung. Er beobachtete zahlreiche Pflanzen, die in gewöhnlichen Sommern gar nicht zur Samenreife gelangen und deshalb einen anderen Weg der Reproduktion eingeschlagen hätten, einen Weg, der schneller und sicherer zum Ziel führe. In einer ersten Gruppe zählt KJELLMAN Arten auf, welche im floralen Teil Brutknospen erzeugen: *Festuca ovina*, *Poa flexuosa*, *Aira caespitosa*, *Polygonum viviparum*, *Saxifraga stellaris* f. *comosa*, *Saxifraga cernua*. In einer zweiten Gruppe faßt er Arten zusammen mit Brutknospen, die dem vegetativen System angehören, z. B. *Saxifraga flagellaris* und *Cardamine pratensis*. In der dritten Kategorie vereinigt er alle jene Arten, deren Lebenstätigkeit auf die Ausbildung rein vegetativer Teile beschränkt bleibt und deren Reproduktionsvermögen deshalb in Zusammenhang steht mit der Ausbildung des Sproßsystems.

Eine Übersicht über die Pflanzenarten der Hochalpen in bezug auf vegetative Fortpflanzungsmöglichkeiten zeigt, daß eigentlich nur eine kleine Minderzahl einen spezialisierten Fortpflanzungsmechanismus aufweist, wie er etwa verwirklicht ist mit der Erzeugung von Brutknospen und echten Ausläufern. Andererseits sind auch nur wenige Arten aufzuzählen, welchen auf Grund der Ausbildung von Sproß- und Wurzelsystem oder der kurzen Lebensdauer (Annuelle und Bisannuelle) jede Voraussetzung vegetativer Propagation zum vornherein abzusprechen ist.

Wenn nachfolgend kurz auf Änderungen im allgemeinen Lebensablauf der hochalpinen Pflanzen eingegangen wird als Funktion extremer Klimabedingungen, so sollen nur jene Verhältnisse berücksichtigt werden, wo Unterschiede organographisch oder quantitativ in Erscheinung treten und zudem — mindestens potentiell — gewisse Beziehungen zu vegetativen Fortpflanzungsvorgängen bestehen.

Vergleiche mit den Lebensverhältnissen der Ebenenpflanzen bringen zum Ausdruck, daß bei den Arten der Hochalpen und des Nordens, gerade in bezug auf die Reproduktion durch Samen und Früchte sowie der damit in Zusammenhang stehenden Vorgänge, teilweise auffallende Abweichungen festzustellen sind.

Blühen, Reifen von Früchten und Samen, aber auch das Keimen sind in bedeutendem Maße von der Witterung abhängig. Je nach Witterungsverlauf und Exposition bleiben Fruktifikationsjahre leicht ohne Erfolg.

Von den durch SÖYRINKI (1938) untersuchten 197 Blütenpflanzen aus der alpinen Vegetation Petsamo-Lapplands sind nur 2,5 % ausschließlich steril und etwa 23 % \pm spärlich fertil. In bezug auf die Produktion von Samen ändert dieses Verhältnis wenig. 10 % der Arten entwickeln überhaupt keine reifen Samen. Mit großer Wahrscheinlichkeit sind dieser Gruppe einige weitere Arten beizuordnen (ca. 5 %), über deren Verhalten in diesem Sinne noch ungenügende Kenntnisse vorliegen. Außerdem erzeugen insgesamt zirka 8 % der von SÖYRINKI beobachteten Blütenpflanzen nur an den allergünstigsten Standorten reife Samen. Für solche Pflanzen ist demnach von Vorteil, den Vorgang der Samenbildung in möglichst kurzer Zeit zu erledigen. Als Höchstleistung in dieser Beziehung gibt SÖYRINKI *Sagina Linnaei* an, bei welcher vom Blütebeginn bis zur Samenstreuung nur 20 Tage vergehen.

Die Keimung erfolgt zum größeren Teil erst nach der Überwinterung im folgenden Frühling. Bei der Mehrzahl der alpinen Fjeldpflanzen (ca. 75 %) sind Samenkeimlinge gefunden worden. Da sich das Jugendstadium bei hochnordischen wie hochalpinen Arten in der Mehrzahl der Fälle über mehrere Jahre hinzieht, sind die Jungpflanzen im empfindlichsten Alter noch mancherlei schädigenden Einflüssen ausgesetzt. Unter Jugendstadium versteht man allgemein jene Entwicklungsphase, die sich vom Hervorbrechen des Keimlings aus der Samenschale bis zur Infloreszenzbildung erstreckt.

In bezug auf das Verhältnis zwischen generativer und vegetativer Fortpflanzung kommt SÖYRINKI zum Schluß, daß sich von den 197 Fjeldpflanzen 52,3 % durch ein vegetatives Wanderungsvermögen auszeichnen. Aus diesen vergleichenden Zusammenstellungen ergibt sich wohl die Tatsache, daß die Mehrzahl der Arten unter normalen Bedingungen ihre Erhaltung durch die Produktion von Samen sichert, daß aber auch in ungünstigen Vegetationsperioden die meisten Arten keineswegs gefährdet sind, weil außerdem die Möglichkeit der Reproduktion auf vegetativem Wege besteht. Gerade unter diesen Arten kommt zahlreichen für die Vegetationsbildung eine sehr große Bedeutung zu, während die Pflanzen, welche einer vegetativen Fortpflan-

zungsmöglichkeit völlig entbehren, meist konkurrenzschwach sind und in einer geschlossenen Vegetation gegenüber den vegetativ kräftigeren «Standortsgenossen» oft völlig zurücktreten.

Alle diese Angaben wurden auf % nach den Spezies bezogen. Die effektive Bedeutung wäre zweifellos noch offensichtlicher bei einer entsprechenden Zusammenstellung nach den Individuen.

Für unsere Verhältnisse ist ferner bekannt, daß bei den alpinen Gewächsen *Autogamie* viel verbreiteter auftritt als bei den Pflanzen des Tieflandes. Selbststerile Pflanzen, welchen jede Möglichkeit der Autogamie fehlt, scheinen offenbar benachteiligt zu sein. In diesem Zusammenhang ist die Untersuchung von KIRCHNER (in Schröter, Pfl.-Leb. d. Alp. 1926) von Interesse, der nachwies, daß z. B. bei den Papilionaceae nur mehrjährige Arten selbststeril sind.

Dieselbe Aufmerksamkeit verdient die Beobachtung von HILDEBRAND (in Schröter, 1926), woraus hervorgeht, daß Selbststerilität häufig von leichter vegetativer Vermehrung begleitet ist. Ähnliche Beobachtungen liegen auch von WARMING (SCHRÖTER, 1926) aus Grönland vor: «Je mehr in dem insektenarmen Grönland eine Art xenogam ist, umso mehr paßt sie sich der Vermehrung auf vegetativem Wege an, während die autogamen Pflanzen diese Art der Fortpflanzung entbehren können und tatsächlich auch entbehren.»

SERNANDER (1901) spricht den sogenannten Winterstehern der skandinavischen Gebirge eine beachtenswerte Rolle zu. Als solche bezeichnet er Pflanzen, die ihre Samen erst im Herbst und Winter ausreifen, deren Fruchtstände über den Winter stehen bleiben und ihre Samen erst im Verlauf desselben oder im Frühling austreuen. Ein Vorteil dieser Wintersteher besteht darin, daß deren Verbreitungseinheiten durch die Winterstürme leicht über große Strecken weggetragen werden. Außerdem wirkt sich eine Nachreife der Früchte und Samen, insbesondere von Arten an Standorten mit kurzer Vegetationsdauer, meist nur vorteilhaft aus. In manchen Fällen ist eine Nachreife als Voraussetzung für den Keimungsvorgang sogar notwendig. BRAUN (1913) zählt von den 224 untersuchten Nivalpflanzen der Rätisch-Lepontischen Alpen 28,2 % zu den Winterstehern.

b. Kulturversuche

Zum Zweck des Studiums pflanzlicher Lebensvorgänge unter den extremen Einflüssen des Alpenklimas wurden von verschiedenen Forschern immer wieder Kulturversuche durchgeführt. Im Hinblick auf die vorliegende Arbeit ist jedoch zu bemerken, daß Kulturversuche nur dann einen wesentlichen Beitrag liefern, wenn wir Gelegenheit haben, die zu untersuchenden Individuen über eine längere Zeitdauer immer im Kontakt mit natürlichen Verhältnissen zu beobachten.

Um anschließend auf die klimatisch wichtigen Faktoren selbst kurz einzugehen, seien dem vorgängig einige wenige, durch Kulturversuche bestätigte Tatsachen festgehalten, welche in erster Linie eine Abwandlung des Gesamthabitus einer Pflanze mit wechselnder Höhenlage betreffen.

Bereits KERNER (1898) unterhielt in den Jahren zwischen 1875 und 1880 auf dem Blaser bei Innsbruck (2195 m) einen Versuchsgarten. Den Ergebnissen entnehmen wir u. a., daß die im September gesäten Samen von einjährigen Pflanzen tieferer Lagen im Juni des folgenden Jahres keimten. Viele derselben waren jedoch durch Frost getötet worden, indes die ausgewachsenen Formen aller übrigen niedrigen, gedrungenen Wuchs aufwiesen. Von 300 ausdauernden kultivierten Arten gelangten nur 32 zur Blüte.

BONNIER (Schröter, 1926), der für seine Kulturversuche von vornherein Pflanzen mit einer weiten vertikalen Verbreitung auswählte und dieselben in verschiedener Höhenlage (von 32–2400 m) ansetzte, beobachtete im Gesamthabitus folgendes Verhalten: Die Alpenpflanzen blieben stets niedriger und erreichten in höhern Lagen oft nur bis $\frac{1}{10}$ der Höhe gleichartiger Ebenenformen. Der Wuchs war gedrängter und die Zweige meist stärker ausgebreitet und dem Boden angeschmiegt. An den Sprossen der Alpen-Formen war allgemein eine geringere Zahl von Stengelgliedern festzustellen, die zudem geringere Längen aufwiesen. Gleichzeitig mit der Reduktion oberirdischer Organe beobachtete BONNIER an den in den Alpen gezogenen Individuen eine stärkere Entwicklung der unterirdischen Organteile.

Im allgemeinen stellen solche älteren Versuche nichts weiteres dar als durch das Experiment bestätigte Ergebnisse von Tatsachen, die uns z. T. auch direkt auf Grund von Beobachtungen in der Natur zugänglich sind.

In diesem Zusammenhang sei auch darauf hingewiesen, daß der oft in abweichendem Sinn verwendete Begriff der «Anpassung» an anderer Stelle erörtert wird (s. p. 161).

Die Ausbildung vegetativer Fortpflanzungsformen ist nicht für alle hiefür in Betracht fallenden Arten gleich zu beurteilen. So gibt es Fortpflanzungstypen, deren Potenz zur Ausbildung vegetativer Fortpflanzungsorgane erblich festgelegt ist und in jedem Fall der Anlage entsprechend verwirklicht wird (z. B. *Poa alpina* var. *vivipara*, *Sieversia reptans*, *Primula integrifolia*). Bei anderen Arten scheint nur die Potenz zur Anlage von Organen oder irgendwelchen Bildungen genetisch fixiert, wobei erst unter bestimmten äußeren Voraussetzungen ein vegetativer Fortpflanzungsmodus verwirklicht wird (*Ranunculus glacialis*, *Oxyria digyna*, Wurzelsprosse von *Silene acaulis*).

Nachfolgend weisen wir auf die wichtigsten Außen-Faktoren hin, welche in ihrer Gesamtheit die Ursache bilden für die extremen Lebensbedingungen in den Hochalpen. In erster Linie sind es Klimafaktoren.

c. Wirkung der kurzen Vegetationszeit

Die Vegetationsperiode oder Vegetationsdauer wird in den Alpen vor allem bestimmt durch den jährlichen Temperaturverlauf. Die Zeit vom ersten Ausapern bis zum Wiedereinschneien erfährt mit zunehmender Höhenlage eine Verkürzung, so daß die eigentliche Vegetationszeit bei uns in zirka 2400 m im Mittel etwa 2,5 Monate dauert. Mit der errechneten Linie, oberhalb welcher auf ebener Fläche der Schnee gerade nicht mehr wegschmilzt, ist die klimatische Schneegrenze erreicht. Diese ändert mit der Größe der Massenerhebungen und liegt in den zentralen Bündner Gebirgsketten etwa zwischen 2900–3000 m.

Die zeitliche Schneegrenze ist jedoch keine rein klimatische Linie, sondern sehr stark abhängig von der Terraingestaltung, Exposition und Bodenbeschaffenheit (BRAUN, 1913, p. 18).

Pflanzengesellschaften dicht nebeneinander liegender Standorte zeigen oft in bezug auf ihre jahreszeitlichen Entwicklungsstadien größte Unterschiede (s. p. 147). Während die Blüten der einen noch im Knospenstadium verharren, sind die benachbarter Standorte bereits zur ausgereiften Frucht vorgeschritten, dies allein infolge unterschiedlicher Dauer der Schneebedeckung.

An anderer Stelle wurde bereits darauf hingewiesen, daß z. B. die sog. Wintersteher ihre «Vegetationsdauer» durch das spezifische Verhalten beträchtlich zu ver-

längern imstande sind. Die berechnete A perzeit kann also infolge lokal-klimatischer Unterschiede recht beachtliche Abweichungen zeigen von der wirklichen Vegetationsdauer.

Ausführungen von SCHRÖTER (1926) entnehmen wir, daß sich die Dauer der Winterschneedecke in Nordlagen im Mittel um 11,5 Tage verlängert für je 100 m Steigung, in Südlagen um 10 Tage pro 100 m Steigung.

Dementsprechend ist der H o c h a l p e n s o m m e r als sehr kurz zu bezeichnen; mit plötzlichen Schneefällen und Frostnächten mitten in der Vegetationsperiode muß gerechnet werden. Besonders exponiert ist das pflanzliche Leben im Gebirge an den heftigen Winden ausgesetzten Stellen (Windecken, Windgräte usw.), deren Besiedler ohne Schneeschutz während der Nacht Temperaturen bis -30°C auszuhalten haben und sich an sonnigen Tagen gleich wieder auf $+30^{\circ}\text{C}$ erwärmen.

Allein die Wirkung der kurzen Vegetationsperiode erfordert von den betreffenden Arten eine bestimmte physiologische und gestaltliche Konstitution. Die erhöhte Wahrscheinlichkeit schlechter Fruktifikationsjahre, als eine direkte Folge der kurzen Vegetationszeit mit geringer Wärme, bedingt mit zunehmender Höhenlage eine V e r a r m u n g a n E i n j ä h r i g e n.

BONNIER und FLAHAULT (in Schröter, 1926) untersuchten 14 Gattungen (*Ranunculus*, *Arabis*, *Silene*, *Geranium*, *Trifolium*, *Galium*, *Inula*, *Centaurea*, *Carduus*, *Cirsium*, *Myosotis*, *Linaria*, *Veronica* und *Koeleria*) nach diesem Gesichtspunkt in den französischen Westalpen, wonach sich folgende Beziehung ergab:

zwischen 200 und 600 m ü. M.	= 60 %	Einjährige
zwischen 600 und 1800 m ü. M.	= 33 %	Einjährige
über 1800 m ü. M.	= 6 %	Einjährige

Ein Vergleich der Arten aus der Nivalstufe Graubündens mit denjenigen des Mittellandes, in sog. biologischen Spektren auf der Grundlage der Raunkiaerschen Lebensformen zusammengestellt, ergibt nach JENNY-LIPS (1947) folgende Vergleichszahlen:

	Mittelland		Nivalstufe
Therophyten	20 %		3,5 %
Geophyten	15 %	} 70 %	4 %
Hemikryptophyten	50 %		68 %
Chamaephyten	5 %		24,5 %
Phanerophyten	10 %		0 %
			96,5 %

Die Einjährigen erfahren mit zunehmender Höhe eine starke Abnahme, während alle jene Pflanzen mit Überwinterungsknospen in der Erde, an der Erdoberfläche oder wenig über derselben prozentual zunehmen. Phanerophyten, also Pflanzen, deren Überwinterungsknospen an verholzten Trieben mindestens 25 cm über dem Erdboden überdauern, haben in der Nivalstufe keine Vertreter mehr. Die Vorteile, welche sich den Alpenpflanzen mit perennierenden Achsenteilen bieten, sind offensichtlich (Speicherung von Reservestoffen, Knospen vermögen ungünstige Jahre zu überdauern usw.).

KERNER (1898) konstatierte auf seinem Versuchsfeld bei Innsbruck (2195 m), daß folgende einjährige Ebenenpflanzen nach dem Aussäen ausdauernd wurden: *Senecio vulgaris*, *S. rupestre*, *Ajuga chamaepitys*, *Viola tricolor*, *Cardamine hirsuta*. Die Ursache des Mehrjährigwerdens steht in diesem Zusammenhang nicht weiter zur Diskussion. Manche einjährigen Gewächse können künstlich durch Verhinderung des Fruchtansatzes in mehrjährige umgewandelt werden. Andererseits

sind Beispiele bekannt, die zeigen, daß Therophyten in Gebieten ohne Winter-
ruhe ebenfalls perennierend umgestimmt werden.

Genaue Altersbestimmungen sind bei den alpinen Holzgewächsen relativ einfach durchzuführen. Hingegen kann das «Alter» oder besser die Zeit seit der Keimung für ältere Individuen, welche ausgeprägt homorhiz bewurzelt sind (Typus A), meist überhaupt nicht angegeben werden. Entsprechend der kurzen Vegetationszeit und der tieferen Temperatur ist der Jahreszuwachs in der Nivalstufe der Alpen wie im hohen Norden bedeutend geringer als bei der gleichen, im Tiefland kultivierten Art. SEEGER und KANNGIESSER (1923) haben diesbezüglich genaue Vergleichsangaben (von Holzgewächsen) publiziert, z. B.:

Art	Standort	Radius mm	Mittl. Ringbreite in mm	Alter (Jahre)
<i>Betula nana</i>	Spitzbergen 78° n. B.	5,0	0,05	77
<i>Betula nana</i>	Innsbruck, bot. Garten	5,6	1,2	4
<i>Empetrum nigrum</i>	Spitzbergen	5,2	0,05	97
<i>Empetrum nigrum</i>	Innsbruck, bot. Garten	1,2	0,2	5

Über die krautigen oder wenig verholzten Allorhizophyten sind nur wenige und ungenaue Schätzungen bekannt. So schreibt GELTING (1934), daß wohl kaum zuviel gesagt sei, wenn Arten wie: *Draba subcapitata*, *Potentilla pulchella*, *Potentilla emarginata*, *Saxifraga oppositifolia*, *Silene acaulis* usw. oft ein Alter von 50 bis 100 Jahren erreichen.

Viele Alpenpflanzen vermögen selbst unter der Schneedecke ihr vegetatives Wachstum weiter zu erhalten, indem die Knospen vorzeitig zur Entfaltung kommen und an den Sprossen bereits kleine Blätter zur Ausbildung gelangen. Eine weitgehende Vorentwicklung unter der schützenden Schneedecke gilt auch für die Blütenknospen mancher Arten und äußert sich dann bei Beginn der nächsten Vegetationsperiode im frühen Blühen.

SCHRÖTER (1926) macht darauf aufmerksam, daß von dieser «induzierten Beschleunigung» des Blühens, welche vor allem klimatisch beeinflusst wird, die erblichen Frühblüher, unsere eigentlichen Frühlingspflanzen der Alpen, scharf zu unterscheiden seien.

Auf die Periode des Blühens folgt eine ebenfalls beschleunigte Entwicklung zu Samen und Früchten.

Gerade bei den untersuchten Einjährigen (*Euphrasia minima*, *Gentiana tenella* und *Sedum atratum*) wurden öfters schon Mitte August reife Samen beobachtet.

Auf die vorteilhafte Samenreifung der Wintersteher wurde bereits hingewiesen. Für manche Arten, die sog. Frostkeimer, ist das winterliche Durchfrieren sogar eine für den Keimungsverlauf notwendige Voraussetzung.

d. Die Bedeutung des alpinen Klimas

Über das alpine Klima ist schon viel geschrieben worden. Unserem Zweck genügt eine Übersicht im Sinne einer kurz orientierenden Zusammenfassung der das Pflanzenleben in erster Linie beeinflussenden Klimafaktoren. Es sei hierbei ausdrücklich betont, daß die unter diesem Abschnitt aufgeführten Angaben über das Hochgebirgsklima größtenteils Publikationen der wichtigsten diesbezüglichen Literatur entnommen sind (s. SCHRÖTER, JAAG, MÖRIKOFER, GÖTZ, ANGSTRÖM u. a.).

Als Hochgebirgsklima im engeren Sinn bezeichnet MÖRIKOFER (1932) das Klima der Höhenstufe von 1200–1800 m. Die für die Vegetationsverhältnisse als hochalpin definierte Region liegt allerdings noch einige hundert Meter höher. Im Vergleich zur Höhendifferenz von den Niederungen bis zur Höhenlage der bekannten Kurorte, von denen wir in den Alpen einzig umfangreicheres Beobachtungsmaterial besitzen, ist die graduelle Änderung — wenn auch nicht für alle Klimafaktoren gleichartig — von der Waldgrenze aufwärts grundsätzlich nicht mehr so sehr, jedoch qualitativ sehr verschieden. Besonders die Komponenten, nach denen ein Klima in erster Linie beurteilt wird, wie: Lufttemperatur, Lichtintensität, Niederschlagsverhältnisse, Luftbewegungen usw., sind in hohem Maße abhängig von orographischen Faktoren, insbesondere der Exposition. Während im höheren Luftraum vorhandene Gegensätze sich bald ausgleichen, bestehen solche in den bodennahen Luftschichten oft auf kürzeste Distanz nebeneinander. Entsprechend der reichen vertikalen Gliederung in den Alpengebieten, sind die klimatischen Verhältnisse schon auf einer relativ kleinen Fläche sehr vielgestaltig.

Die Lebenserscheinungen, Aktivität und Ruhe der Organismen hängen in starkem Maße von der Temperatur ab. Nach MAURER und BILLWILER (JAAG 1945) verzeichnet die mittlere Temperaturabnahme pro 100 m Höhendifferenz Werte, die zwischen 0,364 (nordschweiz. Mittelland) und 0,588° C (S-Seite der Alpen) liegen. Wie die Dauer der Schneedecke, ist auch die Temperaturabnahme zeitlichen und örtlichen Schwankungen unterworfen. Gleich hohe, aber orographisch verschiedene Orte können bedeutende Temperaturdifferenzen aufweisen. In der bodennahen Luftschicht ist die Temperaturabnahme viel größer und würde — nach GEIGER (1950) — Hunderte von Celsiusgraden ausmachen, wollte man sie ebenfalls auf 100 m Vertikaldistanz umrechnen.

Selbst auf den Jahresgang der Temperatur wirkt sich die Exposition in bedeutendem Maße aus. Nach GÖRTZ (1926) empfängt ein steiler Südhang in Arosa im Winter die dreifache Wärmesumme wie die Horizontalebene, während im Juli ein Steilhang um annähernd die Hälfte weniger Wärme erhält als eine Horizontalfläche. In Arosa ist die Temperaturamplitude für den Tagesgang im Juli fast doppelt so groß wie im Januar, heitere Tage vorausgesetzt. An trüben Tagen ist sie ungefähr gleich (GÖRTZ 1954).

Der Temperaturfall der Bodenoberfläche wird gemildert durch die ihr aus den tieferen Bodenschichten zuströmende Wärme, die im Laufe des Tages dort aufgespeichert wurde. In großen Höhen ist die dem Erdboden zugeführte Insolationswärme ungefähr doppelt so groß wie im Tiefland. Nach Abzug des Wärmeverlustes infolge Ausstrahlung vom Betrag der effektiven Einstrahlung ergibt sich die ökologisch wirksame Sonnenwärme, welche in hohen Lagen am Erdboden — im Vergleich zur umgebenden Luftmasse — bedeutend höhere Werte erreicht.

MÖRIKOFER (1932) hält die Ausgeglichenheit des Tagesganges mit der durchwegs großen Intensität für einen der wichtigsten Strahlungsvorzüge des Hochgebirges, während für die Niederung nicht nur geringere Strahlungswerte, sondern auch eine viel größere Tagesschwankung charakteristisch ist. Im Tagesverlauf schwankt die Sonnenstrahlung im Hochgebirge während des Winters nur sehr wenig, im Sommer etwa um 30 % des mittleren Wertes, im Tiefland im Winter um etwa 60 %, im Sommer um 100 % ihres mittleren Betrages. Die viel gleichmäßigere Hochgebirgsstrahlung im Unterschied zwischen Sommer und Winter wirkt sich auch auf den Jahresverlauf aus.

Anderseits erfahren in hohen Gebirgslagen die obersten Bodenschichten infolge der bei Tag gesteigerten Ein- und der bei Nacht erhöhten Ausstrahlung eine bedeutend größere Temperaturschwankung im Laufe des Tages als in der Niederung. Diese Temperaturamplitude ist am ausgeprägtesten bei wolkenloser Witterung.

Nach JAAG (1945) ist der Strahlungshaushalt des Bodens bereits beträchtliche Zeit vor Sonnenuntergang negativ. Diesbezüglichen Angaben von SCHRÖTER (1926, p. 85) ist zu entnehmen, daß die Intensität der nächtlichen Ausstrahlung von zirka 300 m bis auf 3100 m um annähernd 40 % zunimmt, während die Einstrahlung für die gleiche Höhendifferenz nur um 20 % zunimmt. Demnach hat die alpine Vegetation nach heißen Tagen sehr kalte Nächte zu überstehen. Weil mit zunehmender Höhe über Meer die Strahlung zu-, die Lufttemperatur abnimmt, wächst in den Hochgebirgen unserer Breiten die Bedeutung der Exposition infolge der durch die Insolation hervorgerufenen Hangklimaunterschiede.

An Südhängen steigen die Blütenpflanzen mit ihren Existenzmöglichkeiten bedeutend höher als in Nordlagen. Am Piz Forun (Keschgebiet, 3030 m) breiten sich geschlossene Rasen mit *Carex curvula* und deren Begleitflora bis zur Gipfelregion aus. In Nord-Exposition wachsen in gleicher Höhe nur wenige, einzelstehende Fels- und Schuttarten (z. B. *Saxifraga oppositifolia*, *S. Seguieri*, *Poa laxa*). Entsprechende Verhältnisse wurden verschiedentlich in den Pyrenäen beobachtet. Am Col de Nuria (Pyr. Orientales) reichen beispielsweise geschlossene Rasen mit dominierender *Festuca eskia* bis gegen 2800 m. In gleicher Höhe über Meer an den Nordhängen vegetieren einzelstehende Schutt- und Felspflanzen, wie *Iberis spathulata*, *Ranunculus parnassifolius*, *Papaver suaveolens*, *Gregoria Vitaliana* und andere.

Nord- und Südhang sind in den Alpen zwei grundverschiedene Standorte, was schon in der qualitativen und quantitativen Verteilung der Arten zum Ausdruck kommt. Süd-Exposition, wo sich im allgemeinen die Mehrzahl der Arten konzentriert, bietet dem pflanzlichen Leben die günstigeren Bedingungen. Selbst auf kleinstem Raume werden immer wieder die lokalen Südseiten bevorzugt; ja eine kleine Vertiefung im Boden, einzelne Geröll- oder Felsblöcke verursachen bereits lokalklimatische Unterschiede im kleinen.

Die Höchstwerte der Strahlung werden in den Alpen nicht im Hochsommer gemessen, sondern im Frühjahr, weil einerseits die Sonne zur Mittagszeit schon relativ hoch steht, anderseits aber der Wasserdampfgehalt der Luft wegen der Kälte noch gering bleibt (Götz, 1954, MÖRIKOFER, 1932). Im Tages- und Jahresverlauf verhalten sich die Schwankungen der einzelnen Spektralgebiete gleichsinnig wie die der Totalstrahlung. Neben der einstrahlenden Lichtmenge nimmt mit zunehmender Höhe ganz besonders der Anteil der ultravioletten Strahlung auffallend zu. Unter hohen und mittleren Sonnenständen hat die Ultraviolettstrahlung im Sommerhalbjahr bei 1600 m den 1½–2fachen Wert desjenigen im Tiefland; im Winter ist die Intensität gar 3–4mal größer (MÖRIKOFER, 1932). Erwartungsgemäß erfährt die Orthsichtigkeit durch die Schneelage eine Steigerung auf ungefähr das Doppelte (s. Götz, 1926). Von Bedeutung ist weiter die diffuse Strahlung, die auch bei bedecktem Himmel nicht verschwindet, ja durch leichtere Wolken sogar verstärkt werden kann. So ist im Ultraviolett die diffuse Strahlung im Hochgebirge nach MÖRIKOFER (1932) ungefähr gleich intensiv wie die direkte Sonnenstrahlung.

Mit seinen Studien über den Zusammenhang zwischen Strahlung und Sonnenscheindauer kommt ANGSTRÖM (1934) zum Schluß, daß die Strahlung bei bewölk-

tem Himmel verhältnismäßig reicher an «sichtbarer Strahlung» ist als die Einstrahlung bei klarem Himmel.

Die starke *Besonnung* scheint sich unmittelbar auf die Wuchsform auszuwirken. Entsprechende Kulturversuche (GEIGER, 1950, p. 123) haben gezeigt, daß die langwelligen Wärmestrahlen die Pflanzen im rein vegetativen Wachstum anregten, während die kurzwellige Strahlung das Längenwachstum verlangsamte, dafür aber die Fruchtbarkeit erhöhte.

Daß der Lauf der hochalpinen Vegetationsentwicklung das ganze Jahr durch plötzlich eintretende Fröste und Schneefall unterbrochen werden kann, ist an früherer Stelle ausführlicher dargestellt worden.

Es ist bereits im letzten Kapitel bemerkt worden, durch welche Faktoren — außer der Temperatur — die effektive von der möglichen Dauer der Schneedecke und der möglichen Vegetationsdauer abweichen kann.

Im allgemeinen nimmt auch die *Niederschlagsmenge* mit der Höhe zu. In unseren zentralen und südwestlichen Alpen liegt das Niederschlagsmaximum etwas über 3000 m. Besondere Beachtung als Niederschlagsform verdient der *Schnee*; denn die Schneedecke beeinflußt oft entscheidend die lokale Verbreitung und Zusammensetzung der Pflanzengesellschaften. Infolge der schlechten Leitfähigkeit liegt die Temperatur in den tieferen Teilen der Schneeschicht — selbst bei Lufttemperaturen bis -33° — nur knapp unter dem Gefrierpunkt, wodurch die Pflanzen vor zu tiefen Temperaturen geschützt bleiben.

Die relativ glatte Schneeoberfläche begünstigt die Transportfähigkeit von Samen und Früchten, ja selbst ganzer Pflanzen durch den Wind als «*Schneeläufer*».

Nachteilig kann sich die Schneedecke u. a. auf die Vegetationsentwicklung auswirken, indem z. B. langsam rutschende Schneemassen an Abhängen Rasenflächen aufreißen und zerstören. Oft wirken auch die später, zur Zeit der Schneeschmelze auftretenden größeren Wassermengen vegetationzerstörend, weil dadurch Erosionsvorgänge und Solifluktionerscheinungen beschleunigt werden.

Im Gegensatz zur Niederschlagsmenge nimmt die *Luftfeuchtigkeit* infolge der tieferen Temperaturen nach oben hin rasch ab. Die absolute Feuchtigkeit erfährt für eine bestimmte Höhendifferenz eine viel stärkere Abnahme als der Luftdruck. Als Austrocknungsgröße für die Lebewesen ist die relative Feuchtigkeit zu berücksichtigen, die mit der Höhe über der Erdoberfläche stets abnimmt. Eine geringe relative Luftfeuchtigkeit vermag die Transpiration der Pflanzen ganz beträchtlich zu erhöhen.

Weil nun aber die Lufträume, welche als Folge der Transpiration leicht eine relative Feuchtigkeit von 100 % erreichen, zwischen den niederliegenden Pflanzen durch diese selbst sowie durch kleinste Bodenerhebungen, Geröll- und Steinblöcke \pm geschützt bleiben und nicht den im großen anhaltenden Luftströmungen einbezogen werden, kann auch die Verdunstungsintensität auf kleinstem Raume durch größte Unterschiede ausgezeichnet sein.

Außer durch Temperatur und relative Feuchtigkeit wird die Austrocknungsgröße durch die *Luftbewegungen* beeinflusst. Anhaltende Winde vermögen die Verdunstung erheblich zu steigern. Nach KIHLMANN (SCHRÖTER, 1926) ist der trockene Winterwind in Lappland die größte Gefahr für die Pflanzenwelt. Die Gewächse erfrieren also nicht direkt, sondern vertrocknen, weil sie den Wasserverlust aus dem kalten Boden nicht zu ersetzen vermögen.

Auch die *Abkühlungsgröße* kann durch die Winde, deren mittlere Geschwindigkeit mit der Höhe zunimmt, wie durch Temperatur, Niederschläge und Ausstrahlung erhöht werden.

Unmittelbar an der Erdoberfläche ist die Luft annähernd in Ruhe, weil der lebhafteste Wind der freien Atmosphäre am Boden abgebremst wird.

Nebst der großen Bedeutung der Luftbewegungen für die Ausbreitung vor allem von Samen und Früchten und der weniger bedeutsamen, aber zerstörenden Wirkung auf zusammenhängende Rasenflächen windexponierter Standorte ist auch auf den temperatursausgleichenden Einfluß hinzuweisen. Zur Zeit vorwiegender Ausstrahlung (in der Nacht) wirkt der Wind temperaturerhöhend, zur Zeit der Einstrahlung (am Tage) in einer Temperaturerniedrigung.

Zur Beurteilung der ökologischen Verhältnisse in genereller Hinsicht und als Grundlage für die vorliegenden Studien sind die Lebensbedingungen in Bodennähe, im sog. Mikroklima, von größter Wichtigkeit. Durch wechselnde Bodenart, Bodenoberfläche, darauf wachsende Pflanzengesellschaften, örtlich wechselnde Besonnung, verschiedenen Windschutz und andere Faktoren sind auf kurze Entfernung hin oft große, horizontale Klimagegensätze vorhanden. Die ausschließlich nieder wachsenden Pflanzen der Carex-Elyna-Vegetation und vor allem auch alle Jungpflanzen sind ganz besonders an die bodennahe Luftschicht gebunden. Infolge der besonderen klimatischen Eigentümlichkeiten, welche sich für das Pflanzenleben der bodennächsten Luftschicht ergeben, ist auch die Bezeichnung « Pflanzenklima » (GEIGER, 1950) geprägt worden.

Im Hochgebirge mit den durchwegs niedrigen Lufttemperaturen ist das Pflanzenleben deshalb nur noch in Bodennähe möglich.

Für das Wachstum am Boden und im Substrat selbst sowie der daraus resultierenden Wuchsformen sind wohl verschiedene Faktoren verantwortlich.

Einige Forscher, wie BONNIER, VÖCHTING und LINDFORSS (SCHRÖTER, 1926), haben z. T. durch Experimente nachgewiesen, daß das Niederliegen und Kriechen an der Erdoberfläche bei manchen Pflanzen — wenigstens teilweise — auf einer Reizwirkung der Kälte beruht. Nach diesen Autoren wird die Richtung der Sprosse direkt von der Temperatur beeinflusst, indem die Triebe unter Einwirkung niedriger Temperaturen horizontal, senkrecht zur Richtung der Schwerkraft wachsen. Mit steigender Temperatur verhalten sich die oberirdischen Sprosse wieder negativ geotropisch. Größere Kälte soll außerdem ein spontanes, stärkeres Wachstum der Sproßoberseite bewirken und sich deshalb in einem \pm deutlichen Abwärtskrümmen der Triebe äußern.

Andererseits liegt die Vermutung nahe, daß kriechende Sproßsysteme, Zwergwuchsformen und im Substrat verlaufende Achsensysteme direkt von der Bodentemperatur profitieren, welche als Folge der Insolationswärme in den Hochalpen relativ höhere Werte erreicht.

An anderer Stelle wurde bereits bemerkt, daß der niedere Wuchs auch durch die Wirkung des Windes eine selektive Begünstigung erfährt.

Auf den wachstumshemmenden Einfluß des intensiveren kurzwelligen Lichtes für die vegetativen Teile des Achsensystems haben wir schon hingewiesen.

Zusammenfassend stellen wir fest, daß die verschiedenen wirksamen Klimafaktoren die in der hochalpinen Region lebenden Sproßpflanzen in ähnlicher Weise beeinflussen.

Durch Begünstigung der subterranean Entwicklung und infolge von Wachstumshemmungen der oberirdischen Teile stehen kryptophytische und hemikryptophytische Formen stark im Vordergrund (s. vorangehendes Kapitel). Bei auffallend vielen Arten dominiert der plagiotrope Wuchs. Die unter dem herrschenden Klima lebenskräftigen Wuchsformen ermöglichen einen innigeren Kontakt zwischen Achsensystem und Substrat, womit die Wahrscheinlichkeit zur Erzeugung

sproßbürtiger Wurzeln stark erhöht wird. Gesamthaft ergeben sich aus diesem Verhalten für die Pflanze — allein durch das vegetative Wachstum an der Erdoberfläche oder in der Erde verbunden mit Verzweigungen und der Ausbildung sproßbürtiger Wurzeln — größere Möglichkeiten zur vegetativen Fortpflanzung.

Aus dem Zusammenwirken der z. T. sehr komplexen hochalpinen Klimafaktoren resultiert für das Pflanzenleben des Carex-Elyna-Vegetationsgürtels eine Gesamtsituation, die bestimmte Wuchsformtypen begünstigt, welche aber sowohl qualitativ als auch im gegenseitigen Verhältnis weiter durch edaphische Faktoren Abwandlungen erfahren.

e. Edaphische Faktoren

Um die mehr einleitenden Erörterungen über die das Pflanzenleben in erster Linie beeinflussenden Faktoren nicht allzusehr auszudehnen, seien in diesem Zusammenhang nur noch einige Gesichtspunkte über die Bedeutung der Bodenfaktoren berücksichtigt.

Der chemische wie der physikalische Zustand der Bodenunterlage beeinflussen die pflanzliche Entwicklung wesentlich, schon auf deren ersten Stadien. Sämtliche Prozesse der Bodenbildung und somit auch deren Produkte stehen in direkter Abhängigkeit zu klimatischen Faktoren. Hierbei sind besonders wichtig: Wärme, Niederschläge und deren Verteilung, Luftfeuchtigkeit, Verdunstung; denn diese bedingen vor allem die Geschwindigkeit der chemischen und physikalischen Verwitterung. Auch die Geschwindigkeit der Zersetzung organischer Stoffe zu Humus unter der Wirkung von Mikroorganismen, wie die endogenen Vorgänge, welche sich in einem Stoffaustausch zwischen verschiedenen Bodenschichten auswirken, sind direkt von den eben erwähnten Klimafaktoren abhängig. In dieser Beziehung ist die Bodenentwicklung im weitesten Sinne als eine Klimafunktion zu bezeichnen. Da aber auch die Pflanzendecke die Bodenbildung rückwirkend bedeutend beeinflusst, kann diese in einzelnen Pflanzengesellschaften von der eines bestimmten Boden-Typus abweichen.

Die Böden der Nivalstufe sind zu einem großen Teil dadurch ausgezeichnet, daß deren Oberfläche direkt vom Muttergestein gebildet wird. Diese sog. Rohböden, seien es nun Kalk- oder Silikatrohböden, bilden für einen Großteil der alpinen Arten kein günstiges Keimbett. Vielfach ungenügender Nährboden sowie ungünstiger physikalischer Zustand der Bodenoberfläche lassen an den betreffenden Stellen nur ganz bestimmte Arten aufkommen, welche auf Grund ihrer besonderen Keimungseigenschaften sowie einer entsprechenden Wuchsform im ausgewachsenen Zustand den speziellen Standortverhältnissen angepaßt sind.

Chemische Unterschiede der Gesteinsunterlage bewirken eine weitere Beschränkung der Artenzahl. Am schärfsten fällt dieser Unterschied zwischen kalkarmen und kalkreichen Gesteinen mit ihren spezifischen Floren auf. Aber auch den sauren wie den alkalisch wirkenden alpinen Humusböden sind ganz bestimmte Pflanzengesellschaften eigen.

Im Zusammenhang mit den geschilderten Klimaeigenschaften und besonders mit Rücksicht auf die niederen Temperaturen ist in den Hochalpen eine im Vergleich zu tieferen Lagen abweichende Bodenbildung zu erwarten. Schon die physikalisch-chemischen Verwitterungsprozesse der Gesteine, welche das Rohmaterial liefern für die Bodenbildung, verlaufen langsamer. Ebenso dauert die Zersetzung der organischen Stoffe, welche vorerst meist zu ungesättigtem Rohhumus führt,

im Hochgebirge bedeutend länger. Humussilikatböden entstehen allmählich durch fortdauernde Anreicherung schwach zersetzter Pflanzenresten über dem mineralischen Rohboden. Auf karbonatreichem Muttergestein bilden sich Humuskarbonatböden mit einem adsorptiv gesättigten dunkelbraunen bis schwärzlichen Humus.

Als typische Vertreter von Pioniergesellschaften oder Initialstadien einer Vegetationsentwicklung auf Rohböden können z. B. folgende erwähnt werden: auf Geröll und Schutt von Kalkgestein das *Thlaspeetum rotundifolii* (Br.-Bl.), an Gipffelsen von Kalk das *Androsacetum helveticae* (Br.-Bl.) oder auf Silikatschuttböden das *Oxyrietum digynae* (Br.-Bl.).

Natürlich sind die Arten dieser eigentlichen Pioniergesellschaften in besonders hohem Maße oft rasch verlaufenden Substratänderungen, wie Auf- und Abschwemmung sowie Ausschwemmung der Elektrolyte, ausgesetzt. Durch plötzlich einsetzende Niederschläge kann den Jungpflanzen infolge Wegspülens der feineren Schuttpartikel das ohnehin schon spärliche Keimbett entzogen werden. Jüngere und ältere Individuen werden oft selbst weggespült oder mit Schwemmaterial zugedeckt. Herunterfallende Steine zerschlagen die im Weg stehenden Pflanzen. Schließlich wirken auch langsamere Schutt- und Geröllbewegungen auf die Vegetationspioniere ein, indem die einzelnen Pflanzenkörper deformiert und häufig auseinandergerissen werden.

Ein solches Beispiel alpiner Schuttvegetation zeigt, daß die alpine Vegetationsentwicklung — in diesem Fall vor allem durch physikalisch-edaphische Faktoren beeinflußt — schon auf ersten Stadien manchen Rückschlag erleiden kann. Es ist allerdings die für einzelne Arten wichtige Ergänzung anzuführen, daß die Wuchsform typischer Schuttpflanzen oft nur dann eine optimale Entwicklung und Ausbildung erfährt, wenn die betreffenden Individuen periodischen Verschüttungen unterliegen (*Oxyria digyna*, *Linaria alpina* u. a.).

Die Lebensweise charakteristischer Geröll- und Schuttpflanzen äußert sich häufig in der Bildung zahlreicher Kriechtriebe, in der Entwicklung langer und kräftiger Hauptwurzeln, in der Anlage zahlreicher Knospen, welche als Erneuerungs- und Dauerknospen in großer Zahl ausschlagen, in einer meist auffallend wirksamen generativen Reproduktion sowie in der oft kurzen Entwicklungszeit bis zum blühreifen Stadium. Pflanzen mit bewurzelten Kriechsprossen ist an solchen Standorten durch die oben erwähnten Möglichkeiten mechanischer Beanspruchung im allgemeinen ein erhöhter Grad vegetativer Propagation beschieden.

Wenn schon einzeln oder in Gruppen stehende Arten den Boden beeinflussen, besonders in physikalischer und chemischer Hinsicht, so geschieht dies erst recht durch Pflanzengesellschaften.

Die in jedem Entwicklungsstadium zu berücksichtigende Wechselwirkung zwischen Boden- und Vegetationsbildung ist von DÄNIKER (1928, p. 429), im Zusammenhang mit den eingehenden Ausführungen über die Bedeutung der Standortsbeeinflussung, ausführlich dargestellt worden. Daraus geht hervor, daß die Pflanzen einer Gesellschaft den Boden stets verändern durch die Tätigkeit unterirdischer Organe, wie Wurzeln und Kriechsprosse, dann aber auch durch die oberirdischen Pflanzenorgane. Dieselben bewirken an der Bodenoberfläche ein charakteristisches Mikroklima und verursachen in der obersten Bodenschicht durch die abgestorbenen Teile eine weitgehende stoffliche Veränderung.

«Der Boden ist somit in weitem Maße der Standortsbeeinflussung der Pflanzengesellschaften unterworfen und dient ebensosehr wie das Klima zur Charakterisierung der Gesellschaftsökologie» (vgl. l. z. p. 434).

Daß auch Gesellschaften, welche scheinbar einen dauernden «Gleichgewichtszustand» erreicht haben, stets wieder Änderungen — oft im Sinne von Rückschlägen — unterliegen, lehren besonders die Verhältnisse im kleinen. Die sich abspielenden Veränderungen brauchen dabei keineswegs kurzfristig abzulaufen, wie es oft Vegetationsstadien eines Sukzessionsverlaufes betrifft. Andererseits verlaufen Umwandlungen in der strukturellen Zusammensetzung von Boden und Pflanzendecke — lokal, durch die Wirkung von Außenfaktoren — zuweilen ganz plötzlich.

Geringe orographische Unterschiede einer sonst einheitlichen Vegetation können sich beispielsweise selbst in einem Curvuletum derart auswirken, daß periodisch abfließende, ungleichmäßig verteilte Regenmengen «Erosionsstellen» und «Schwemmböden» im kleinen verursachen. An solchen «Kleinstandorten» mit verändertem Untergrund erlangen meist Arten optimale Entwicklungsbedingungen, die im umgebenden Curvuletumrasen lediglich eine untergeordnete Stellung einnehmen (z. B. *Chrysanthemum alpinum*) oder überhaupt nicht zur typischen Gesellschaft gehören (z. B. *Sedum alpestre*).

Auf einer windexponierten Ebene mit ausgedehnten Curvuleten am Vereina- paß (ca. 2600 m, Aug. 1952) war der im übrigen geschlossene Rasen über größere Flächen bandförmig, z. T. in einer treppenartigen Stufenfolge entwickelt. Die dazwischenliegenden, im Durchschnitt etwa $\frac{1}{2}$ m breiten Streifen waren der Humusschicht größtenteils entblößt. Höchst wahrscheinlich ist diese bandförmige Anordnung des Rasens auf die gemeinsame Wirkung von Viehtritt sowie anhaltender Winde zurückzuführen. An den zur Zeit der Beobachtung der Vegetationsdecke mit *Carex curvula* entledigten Stellen hat sich demzufolge eine andere Vegetation eingestellt. Auch hier sind die polsterartigen Sproßsysteme von *Chrysanthemum alpinum* kräftiger entwickelt als im geschlossenen Rasen. Als Dominanten wechseln besonders die Polster von *Minuartia sedoides* mit denjenigen von *Saxifraga aspera* ssp. *bryoides* ab.

Im weiteren kann auch der Fall eintreten, daß ein bestimmtes, in der Entwicklung stabilisiertes Rasenstück aus seinem Zusammenhang herausgerissen wird und nachträglich unter andere ökologische Bedingungen kommt.

Innerhalb eines in eine Schutthalde verfrachteten Curvuletum-Rasens erfährt die Artenzusammensetzung in dem Maße eine Änderung, wie die Humusunterlage durch die bedingenden Eigenschaften von Schutt und Geröll ersetzt wird (s. *Chrysanthemum alpinum*, p. 83).

Eine Aufzählung verschiedener Faktoren, besonders zahlreicher Klimafaktoren, welche das Pflanzenleben in irgendeiner Weise wesentlich zu beeinflussen imstande sind, wurde deshalb vorgenommen, weil jede Lebensform in der Natur immer das Resultat des Zusammenwirkens einer Vielheit von Komponenten ist. Die genaue Analyse einzelner Komponenten ohne Berücksichtigung des übrigen wirkenden Faktorenkomplexes kann leicht zu falschen Schlüssen verleiten. Wird dieses «Gleichgewicht» wirksamer Faktoren irgendwie verschoben, indem einzelne in ihrer Wirkung vermindert, andere dagegen gefördert werden, so kann eine solche Änderung, bezogen auf unsere alpinen Verhältnisse, bereits zu lokalen Differenzierungen führen und in einem Wechsel der betreffenden Pflanzengesellschaften zum Ausdruck kommen.

3. Formen und Möglichkeiten der vegetativen Fortpflanzung

a. Allgemeines

SCHRÖTER äußert sich in seinem Werk (Pflanzenleben der Alpen, 1926, p. 1094) über die Frage der vegetativen Vermehrung in dem Sinne, daß genau zu unterscheiden sei einerseits zwischen dem bloßen *Ausdauern*, einschließlich der umfangreichen *Rasenbildung* durch Polster und dichte Horste, was keine vegetative Vermehrung darstelle, und andererseits der Erzeugung neuer Individuen durch Bulbillen, Brutzwiebeln, Brutknollen, Wurzelbrut, wurzelnde Spaliersträucher und allenfalls auch durch Ausläufer.

Der Begriff «*Ausläufer*» ist in dieser Arbeit eng gefaßt (p. 46) und bezieht sich in jedem Fall auf vegetative Organbildungen, die ganz besonders im Dienste der vegetativen Fortpflanzung und Vermehrung stehen. Im Hinblick auf die nachfolgend durchgeführte Klassifizierung der vegetativen Fortpflanzungsmöglichkeiten wäre das von SCHRÖTER verstandene «bloße Ausdauern» prinzipiell nur für die *Allorhizophyten** berechtigt, welche jeglicher Adventivwurzelbildung entbehren (Typus C).

Praktisch ohne wirksame vegetative Fortpflanzung sind natürlich auch zahlreiche Vertreter vor allem der ausläuferartigen allorhizen Kriechsprosse (einschließlich der Polsterpflanzen) sowie die allorhizen Erdstämme, welche nur spärliche sproßbürtige Wurzeln erzeugen. Für die rasenbildenden Gräser und die mit sproßbürtigen Wurzeln ausgestatteten Polster ist die Möglichkeit vegetativer Fortpflanzung ganz generell immer in Betracht zu ziehen, wenn dieselbe praktisch auch von sehr untergeordneter Wirksamkeit erscheint. Vergleichende Beobachtungen ausgedehnter Horste alpiner Grasarten in bezug auf Wachstum und flächenhaftes Ausbreiten erbringen immer wieder den Nachweis, wie ältere Horstteile an einzelnen Stellen dem Absterbe-Prozeß verfallen. Weil oft größere Horstkomplexe oder bei manchen Arten ganze Rasenteile aus einem einzelnen Initialtrieb entstanden gedacht werden müssen, wäre eine Weiterentwicklung der peripheren Horsttriebe ohne eine ausgesprochen starke homorhize

* Pflanzen mit Hauptwurzelsystem.

Wurzelbildung gar nicht denkbar. In dem Maße, wie von älteren Zentren aus der Absterbevorgang sich ausdehnt, setzt in den äußeren Bezirken eine Individualisierung der Horsttriebe oder ganzer Triebbündel ein. Dieser Vorgang ist in der Natur nicht immer leicht zu verfolgen, da einerseits auf oder zwischen den abgestorbenen Sproßteilen oft nach kurzer Zeit z. B. aus Samen hervorgegangener Jungwuchs sich wieder ausbreitet. Andererseits scheint es in vielen Fällen unmöglich, die individualisierten Triebe festzustellen und als solche nachzuweisen, da infolge des gedrängten Wachstums sowie einer dichten Wurzelverflechtung der Horsttriebe untereinander ein organischer Zusammenhang nicht ohne weiteres augenfällig ist.

Für alle Arten mit ausläuferartigen allorhizen Kriechsprossen — einschließlich der Gruppe mit typisch verholztem Sproßsystem — wie auch für die Arten mit allorhizen Erdstämmen, bei welchen die kräftige Hauptwurzel zeitlebens erhalten bleibt, ist im allgemeinen — allein durch den natürlichen Lebensablauf — keine Propagation auf vegetativem Wege anzunehmen, und dies trotz genügend und starker sproßbürtiger Wurzeln. In dieser Beziehung erhalten für solche Arten von außen einwirkende Faktoren (besonders mechanische) größte Bedeutung; denn der bezeichneten Gruppe angehörende Pflanzen, die an gewissen Standorten \pm andauernden oder periodischen Substratbewegungen, Steinschlag usw. ausgesetzt sind, vermehren sich in solchen Situationen unter Umständen ebenso intensiv vegetativ wie durch Samen und Früchte (z. B. *Campanula cenisia*, *Cerastium cerastioides*).

Bei allorhizen Kriechpflanzen (mit Adventivwurzeln), welchen das Hauptwurzelsystem früher oder später abstirbt, setzt mit diesem Zeitpunkt vegetative Fortpflanzung ein (z. B. *Sibbaldia procumbens*). Es wird hier also erst später ein vegetativer Fortpflanzungsmechanismus eingeleitet, der für die Arten mit homorhizer Bewurzelung (Gruppe A) schon relativ früh, allein durch fortgesetztes Wachstum, charakteristisch ist (z. B. *Trisetum distichophyllum*, *Achillea nana*).

Somit besteht schließlich für einen Großteil der «bloß ausdauernden» Pflanzen mit reichlicher sproßbürtiger Bewurzelung, unter Berücksichtigung einer genügend langen Zeitspanne, die Möglichkeit zur vegetativen Fortpflanzung.

Untersuchen wir eine größere Zahl alpiner und hochalpiner Arten in bezug auf die verschiedenen Möglichkeiten vegetativer Pro-

pagation, so kommen wir zum Schluß, daß trotz der extremeren Klimabedingungen gegenüber den Pflanzen tieferer Regionen keine neuen und «spezialisierten» Fortpflanzungsmodi verwirklicht sind. Gleichwohl vermag sich ein bedeutender Anteil aller Arten auf vegetativem Wege zu erhalten. Die Möglichkeit dazu ist eine Folge der Sproßform in Verbindung mit dem Wachstum. Schon früher wurde darauf hingewiesen, daß u. a. besonders die Temperaturverhältnisse niederliegende Wuchsformen begünstigen. Weil sich infolgedessen die Entwicklung eines Sproßsystems meist in unmittelbarer Nähe des Bodens oder gar in demselben abspielt, ist im gesamten offenbar auch die sproßbürtige Wurzelbildung der mit dem Substrat in Berührung stehenden Achsenteile gefördert worden. Damit ist aber eine wichtige Voraussetzung zur vegetativen Fortpflanzung erfüllt. Die all-gemeinste und verbreitetste Form vegetativer Vermehrung ergibt sich somit aus der fortlaufenden Entwicklung eines Sproßsystems, aus dessen Verzweigungsmöglichkeiten im Zusammenhang mit der Erzeugung sproßbürtiger Wurzeln; denn in dem Moment, wo der Absterbeprozess eine Sproßverzweigung erreicht, erhalten jüngere Teile — mindestens physiologisch — Selbstständigkeit.

Es ist oben bereits bemerkt worden, daß speziell der vegetativen Fortpflanzung dienende Bildungen bei alpinen Pflanzen eigentlich nur in sehr geringer Zahl vorhanden sind. Dabei handelt es sich vor allem um die beiden Gruppen: Arten mit eigentlichen Ausläufern (z. B. *Sieversia reptans*) und solche mit Brutknospen (z. B. *Polygonum viviparum*). Diese «Spezialisten» scheinen allerdings mit den entsprechenden Ausbildungsmöglichkeiten eine wirksamste Stufe vegetativer Vermehrung erlangt zu haben.

Die wenig ausgeprägte und nicht durch viele hochgradig spezialisierte Bildungen ausgezeichnete Vermehrungsorganisation dürfte vermutlich auch ein Zeichen dafür sein, daß die alpine Flora erdgeschichtlich relativ jung ist.

In diesem Zusammenhang sei noch kurz auf die Bedeutung von Milieufaktoren hingewiesen, die eventuell geeignet sind, vegetative Propagationsvorgänge fördernd zu beeinflussen. Daß Sprosse nach Abschluß vom Tageslicht infolge Internodienstreckung an Länge zunehmen, ist eine allgemein bekannte Erscheinung. Infolge dieses Vergeilungsphänomens werden Triebe von Pflanzen,

die sich normalerweise nicht durch besonders gestreckte Internodien auszeichnen, z. B. nach Verschüttungen, zu ausläuferähnlichen Kriechtrieben verlängert. Auch die Sproßachsen, welche Felsspalten durchziehen oder in den mit Luft erfüllten Zwischenräumen von Grobgeröll verlaufen, erscheinen in der Regel ähnlich verlängert. Die Internodienlänge von Trieben einer bestimmten Art ist in kompaktem Substrat meist geringer als in lockerem Boden (s. *Trisetum distichophyllum*).

Der physikalische Zustand des Untergrundes wirkt sich auch insbesondere auf die sproßbürtige Wurzelbildung aus. In wasserdurchtränktem Feinschutt oder in durchfeuchteter Feinerde ist die Adventivwurzelbildung sehr oft intensiver als in relativ trockenem Substrat einer grobdispersen Bodenunterlage, wo die gleiche Pflanze nicht selten der sproßbürtigen Wurzeln völlig entbehrt (z. B. *Cerastium uniflorum*).

Rein akzidentell vegetative Vermehrungsvorgänge auslösend wirken manche mechanischen exogenen Einflüsse, wie: Substratbewegungen, Steinschlag, Lawinen, aber auch heftige Niederschläge, Winde, der Tritt von Weidetieren und fließendes Wasser. Es scheint selbstverständlich, daß bei Pflanzen, deren Wuchsorte regelmäßig ebenerwähnten Einwirkungen ausgesetzt sind, diese Faktoren bei der Beurteilung des vegetativen Fortpflanzungsvermögens gebührend zu berücksichtigen sind.

Um nun vorerst einen Überblick zu erhalten über die Möglichkeiten vegetativer Fortpflanzung im Bereich der hochalpinen Stufe, sei den Einzeldarstellungen eine Übersicht in Form einer einfachen Klassifizierung vorangestellt.

Der Typisierung liegen vornehmlich habituelle und morphologische Gesichtspunkte zugrunde. Eine konsequente Einteilung nach dem einen oder anderen Prinzip wurde deshalb unterlassen, weil das vorliegende System möglichst auch einen qualitativen Wert der einzelnen Typen zum Ausdruck bringen sollte. Die Gruppierung nach rein qualitativen Gesichtspunkten oder nach dem Wirkungsgrad vegetativer Propagation vorzunehmen war nicht möglich, weil hierzu Beobachtungen über eine längere Zeitdauer notwendig wären. Außerdem müßten zahlreiche ökologische Faktoren in die Klassifizierung einbezogen werden; auch ausgedehntere Kulturversuche wären für eine solche Betrachtungsweise unumgänglich.

Dem System mag aus diesen Gründen ein etwas uneinheitlich wirkender Zug nicht abgesprochen werden, weil jeweils die für eine vegetative Fortpflanzungsform in Frage kommenden Gestaltungen und Bildungen für die Einteilung in erster Linie berücksichtigt wurden.

Im allgemeinen spielt jedoch die Wuchsform eine primäre Rolle. Der Wuchsform-Beschreibung ist aus diesem Grunde auch bei den Einzeldarstellungen relativ viel Platz eingeräumt worden. Für die Beschreibung der einzelnen Arten wurden nach Möglichkeit solche Beispiele gewählt, welche einigermaßen prägnant die verschiedenen Typen verkörpern.

Um dem System einen gewissen Eindruck der Vollständigkeit zu geben, finden einige vegetative Fortpflanzungsmöglichkeiten Erwähnung, die für keine der in diesem Zusammenhang aufgeführten Arten verwirklicht sind. Alle jene Spezies, deren Achsen- und Wurzelsystem für vegetative Fortpflanzungsvorgänge außer Betracht fällt, sind als besondere Kategorie (C) der durchgeführten Klassifizierung eingliedert worden.

Nur eine verhältnismäßig kleine Zahl von Arten stellt einen einzigen, klar abgegrenzten, bestimmten Modus dar. Zwischenformen sind häufig, meist aber derart einseitig, daß die betreffenden Arten auf Grund des vorherrschenden Verhaltens doch einem bestimmten Typus zuzuordnen sind.

Andere, vereinzelte Arten gehören auf Grund verschiedener Fortpflanzungsmöglichkeiten gleichzeitig zwei Typen an. In solchen Fällen erfolgt die Zuteilung zu dem Typus, der mit Rücksicht auf die Fortpflanzung bedeutungsvoller erscheint. So entwickelt beispielsweise *Valeriana supina* neben den adventiv bewurzelten Kriechsprossen am stark ausgebildeten Wurzelsystem auch Adventivsprosse. Bei *Sieversia reptans* vermögen unter Umständen außer den Ausläufersprossen auch die bewurzelten Erdstämme — obwohl von sehr untergeordneter Bedeutung — im Sinn der vegetativen Fortpflanzung zu wirken.

Es sei ausdrücklich betont, daß die klassifikatorische Übersicht vor allem für die Arten der Carex-Elyna-Vegetationsstufe gedacht ist, daß sie aber je nach Bedürfnis weiter ausgebaut und die einzelnen Typen z. T. weiter differenziert werden können.

Da für die Untersuchungen und Beobachtungen in der Natur doch nur eine relativ kurze Zeitdauer zur Verfügung stand, sind für

jeden Fall allgemein gültige Aussagen — besonders für die Vertreter der allorhizen Kriechpflanzen und Erdstämme sowie für die Horstspresse — nicht durchwegs angebracht. Infolge eines sehr langsamen Wachstums ist es gerade für die Spezies der eben erwähnten Kategorien sehr oft unmöglich, individualisierte Sproßteile als Resultat eines wenn auch einfachen vegetativen Fortpflanzungsmechanismus zu beweisen, d. h. den Nachweis zu erbringen, daß die betreffenden Sproßteile einem benachbarten Achsensystem angehörten.

Zu einseitiges Beobachten der Individuen, z. B. nur eines bestimmten Standortes, sowie eine zu geringe zahlenmäßige Berücksichtigung von Einzelfällen führen leicht zur Gefahr der Verallgemeinerung einzelner Feststellungen. In Wirklichkeit liegen dabei vielleicht wesentlich andere Verhältnisse vor. EUG. HESS (1909, p. 160) schreibt beispielsweise über die Wuchsform von *Doronicum grandiflorum*, daß die Achselknospen der sympodial verlaufenden Rhizome sehr selten ausschlagen und der Erdstamm daher meist unverzweigt bleibe. Die eigenen Untersuchungen an verschiedenen Standorten durch Ausgraben der unterirdischen Erdstämme führten eher zum gegenteiligen Ergebnis. Bei der Mehrzahl der ausgegrabenen Erdstämme war eine Verzweigung nachweisbar. Auf Geröll und Schutt ließen z. B. von 12 untersuchten Individuen deren 10 eine deutliche, z. T. sehr intensive Verzweigung ihrer Rhizome erkennen. Da Verzweigungsbildungen im Hinblick auf die vegetative Vermehrung aber ein wichtiges Kriterium darstellen, sind diesbezügliche Beobachtungen gerade für die Zuteilung zum erwähnten Fortpflanzungstypus (A. 5. a) bedeutungsvoll.

Wie die verschiedenen morphologischen Begriffe und Bezeichnungen im Rahmen der vorliegenden Arbeit zur Anwendung kommen, ist aus der jeweiligen Beschreibung der einzelnen Typen ersichtlich.

Was die Terminologie der Bewurzelung anbelangt, folge ich im allgemeinen WEBER (1936).

Mit der Ausbildung eines Hauptwurzelsystems bezeichnen wir die betreffenden Arten als *allorhiz*. Eine *homorhize* Bewurzelung ist den Pflanzen eigen, die im typischen Fall überhaupt kein Hauptwurzelsystem aufweisen, bei welchen neben Sproßachse, Seitenzweigen und Blättern auch sproßbürtige Wurzeln schon im embryonalen Gewebe angelegt werden. In diesem Sinne *homorhiz* hätte die Bezeichnung — streng genommen — nur für die Pteridophyten Gül-

tigkeit. Da aber bei sämtlichen Monokotylen wie auch bei zahlreichen Dikotylen das Hauptwurzelsystem in der Entwicklung stark gehemmt bleibt und oft sehr frühzeitig zugrunde geht, wird somit eigentlich eine primäre Allorhizie durch eine sekundäre Homorhizie abgelöst. Alle nachfolgend als homorhiz aufgeführten Angiospermenarten sind also in Wirklichkeit sekundäre Homorhizophyten; der Einfachheit halber sei deren Wurzelbildung allgemein nur als homorhiz bezeichnet.

Der Ausdruck « Adventivwurzeln » ist in der Literatur nicht einheitlich angewendet. Im Rahmen dieser Arbeit schließen wir uns einem Vorschlag von WEBER (1936) an, wonach Adventivwurzeln nur den sproßbürtigen Wurzeln der Allorhizophyten entsprechen. Sie kommen hier gleichsam zum allorhizen Wurzelsystem als sekundär hinzu. Bei den typischen Homorhizophyten kann deshalb nicht von Adventivwurzelbildung gesprochen werden.

Mit der Bezeichnung « niederliegend » wird lediglich ein Anschmiegen der betreffenden Sprosse an die Bodenoberfläche verstanden, demgegenüber « kriechende » Triebe sich außerdem mittels sproßbürtiger Wurzeln am Substrat \pm festheften.

b. Übersicht der vegetativen Fortpflanzungsmöglichkeiten.

(s. Taf. I–III)

A. Das ganze Sproßsystem kann der vegetativen Fortpflanzung bzw. Vermehrung dienen. Ein Hauptwurzelsystem fehlt oder ist nur kurz-dauernd im Jugendstadium vorhanden (homorhize Bewurzelung).

1. Ausläuferartige homorhize Kriechsprosse.
 - a. Kriechtriebe in relativ lockerer Beziehung zueinander.
 - a¹. Kriechtriebe \pm deutlich an der Erdoberfläche verlaufend.
 - b¹. Kriechtriebe meist deutlich unterirdisch verlaufend.
 - b. Rasen bildende Kriechtriebe.
2. Rasenpolster bildende Kriechsprosse.
3. Kammhorste.
4. Eigentliche Horste.
 - a. Mit verlängerten Kriechsprossen.
 - b. Normalerweise dicht, ohne Kriechsprosse.
5. Homorhize Erdstämme (Rhizome).
 - a. In der Regel verzweigt.
 - b. In der Regel unverzweigt.
 - a¹. Wuchsrichtung \pm typisch vertikal.
 - b¹. Wuchsrichtung \pm typisch horizontal.

B. Teile des Sproß- oder Wurzelsystems können im Dienste der vegetativen Fortpflanzung bzw. Vermehrung stehen.

I. Gewöhnliche Sproßteile, Sprosse oder ganze Sproßverbände fallen für die Fortpflanzung in Betracht; \pm deutliche sproßbürtige Wurzelbildung.

1. Ausläuferartige allorhize Kriechsprosse.
 - a. Triebe in der Regel oberirdisch entwickelt und in relativ lockerer gegenseitiger Beziehung stehend.
 - a¹. Adventivwurzelbildung relativ stark.
 - b¹. Adventivwurzelbildung relativ schwach.
 - b. Sproßsystem in der Regel oberirdisch, dicht, polsterartig entwickelt.
 - a¹. Adventivwurzelbildung relativ stark.
 - b¹. Adventivwurzelbildung relativ schwach.
 - c. Kriechtriebe in der Regel unterirdisch verlaufend.
 - a¹. Adventivwurzelbildung relativ stark.
 - b¹. Adventivwurzelbildung relativ schwach.
 - d. Sproßentwicklung nach a, b oder c; Adventivwurzelbildung relativ schwach, solange die Triebe vom Hauptwurzelsystem abhängig sind; nach Isolierung von Sprossen oder Sproßteilen entwickeln dieselben reichlich sproßbürtige Wurzeln.
2. Sproßsystem typisch verholzt (allorhiz bewurzelt).
 - a. Assimilations- und Infloreszenztriebe in der Regel vorwiegend plagiotrop an der Erdoberfläche verlaufend.
 - a¹. Adventivwurzelbildung relativ stark.
 - b¹. Adventivwurzelbildung relativ schwach.
 - b. Assimilations- und Infloreszenzsprosse vorwiegend orthotrop, über der Erdoberfläche entwickelt; meist nur am Grunde \pm weit kriechend.
 - c. Neben den frei über der Erdoberfläche ausgebildeten Assimilations- und Infloreszenztrieben zahlreiche, oft ausgedehnte, unterirdische Kriechsprosse. Erstere sehr oft von solchen abzweigend.
3. Allorhize Erdstämme (Caudices).
 - a. Wuchsrichtung vorherrschend horizontal.
 - a¹. Adventivwurzelbildung relativ stark.
 - b¹. Adventivwurzelbildung relativ schwach.
 - b. Wuchsrichtung vorherrschend \pm vertikal.
 - a¹. Adventivwurzelbildung relativ stark.
 - b¹. Adventivwurzelbildung relativ schwach.
4. Allorhize Erdstämme mit ausläuferartigen Kriechsprossen.
5. Ableger.
6. Eigentliche Ausläufer.

II. Umgewandelte (metamorphosierte) Sprosse oder Sproßteile besorgen die vegetative Fortpflanzung.

1. Zwiebeln — Zwiebelausläufer.
2. Knollen — Knollenausläufer (nur Sproßknollen).

3. Brutknospen.
 - a. Brutzwiebeln,
 - b. Brutknöllchen,
 - c. Winterknospen (Turionen).

III. Teile des Wurzelsystems dienen der vegetativen Fortpflanzung.

1. Ausläuferwurzeln – Wurzelsprosse – Wurzel-
ausläufer.
2. Wurzelknollen – Speicherwurzeln.

C. Sproß- und Wurzelsystem in der Regel ohne Möglichkeit der vegetativen Fortpflanzung und Vermehrung. Adventivwurzelbildung fehlt normalerweise ganz.

I. Ausdauernde (perennierende Arten).

1. Blattrosetten.
 2. Sproßrosetten.
 3. Sproßverbandsrosetten.
 4. Triebe echte Polster bildend oder polsterartig dicht wachsend.
 5. Spaliersträucher
 6. Zwergsträucher
- } ohne Adventivwurzelbildung.

II. Annuelle und Bisannuelle.

Nachstehend versuchen wir, eine kurze Charakterisierung der einzelnen Typen mit entsprechenden Beispielen zu geben. Ohne irgend-einem Schema zu folgen, wurde eine größere Anzahl von Arten in der oberen alpinen und in der nivalen Stufe gesammelt, um die-selben nach einer einfachen, dem Zweck entsprechenden Wuchs-formen-Analyse dem betreffenden Typus zuzuteilen. Für die Klassi-fizierung der aufgeführten Arten stand die Abklärung der Gestal-tungsverhältnisse von Achsen- und Wurzelsystem im Vordergrund. Ein eingeklammertes Typenzeichen hinter dem Artnamen soll auf den Übergang zu dem in Klammer angegebenen Typus hinweisen (z. B. B. I. 1. b. *Saxifraga caesia* [c. a¹]). Ist das dem Artnamen beigefügte Zeichen nicht eingeklammert, so besagt dies, daß für die gleiche Art neben dem ersten ein zweiter Typus vorliegt (z. B. B. I. 1. b. *Silene acaulis* B. III. 1.). Ferner bedeuten:

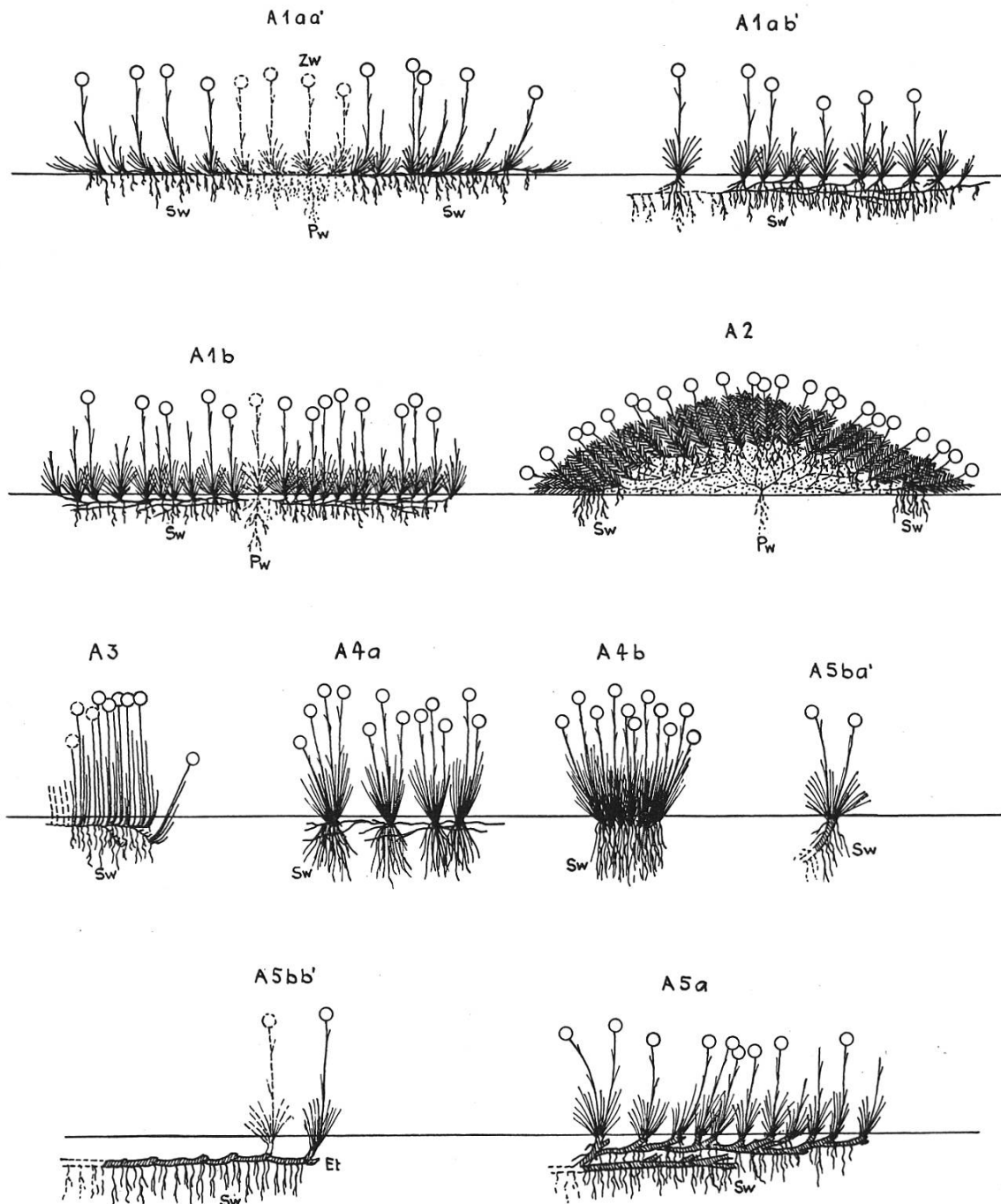
- * nicht der alpinen Stufe angehörende Art,
- p in den Pyrenäen gesammelte Art.

Schematische Darstellung der Wuchsform- und vegetativen Fortpflanzungstypen

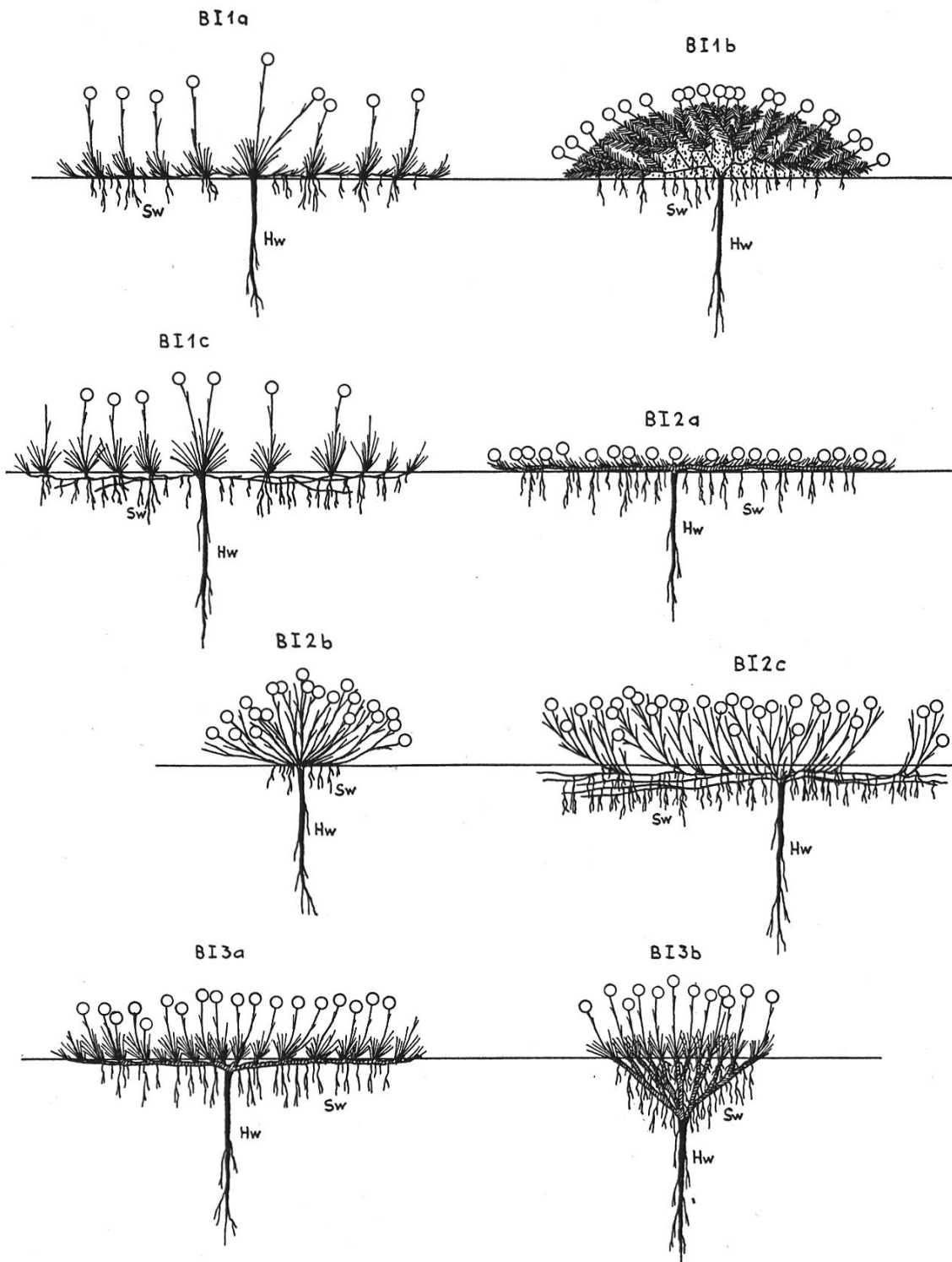
TAFEL I

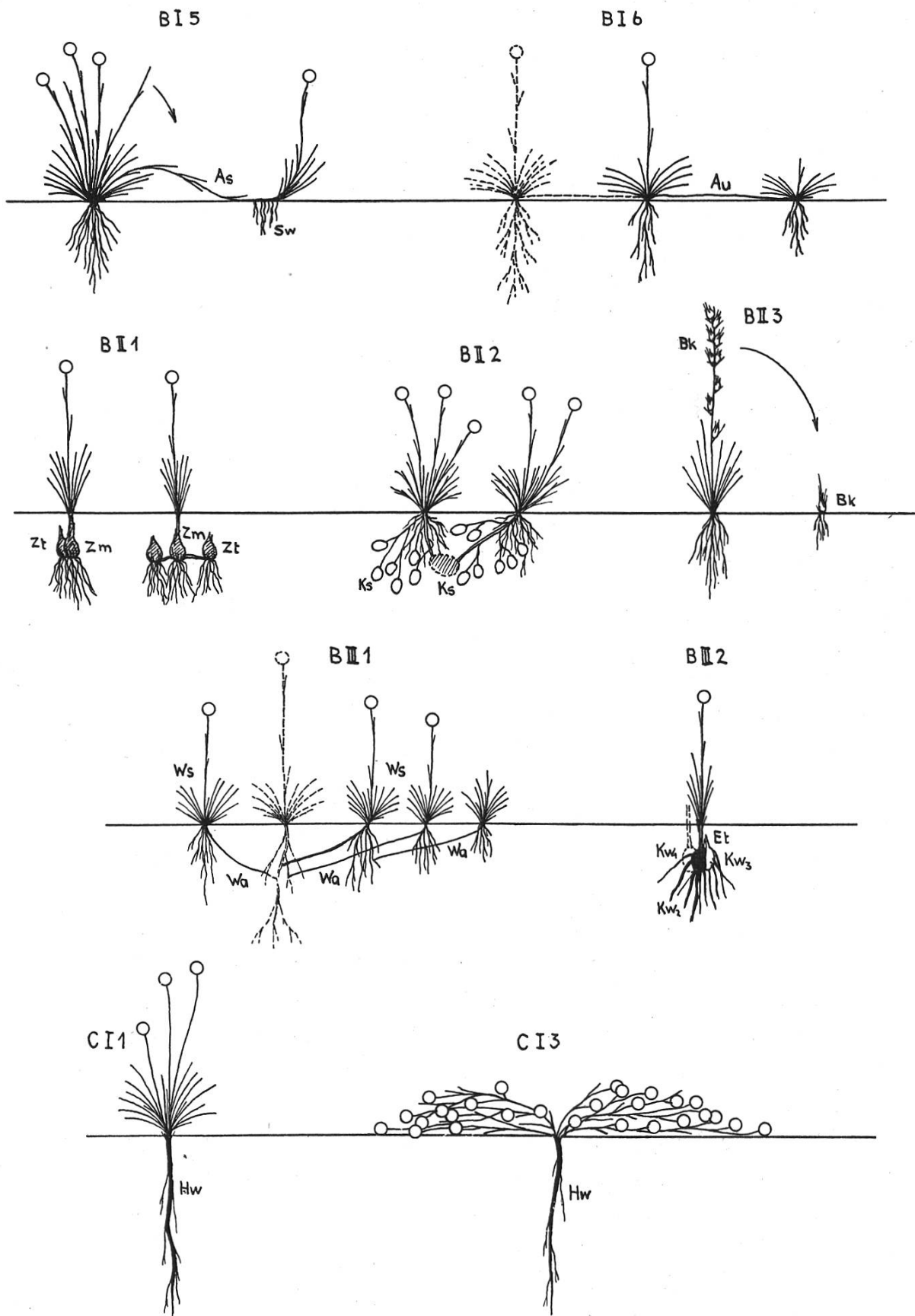
Legende zu Tafel I—III

○	Infloreszenz	Au	Ausläufersproß
---	abgestorbene Sproß- und Wurzeltriebe	Zm	Mutterzwiebel
Zw	Ausgangszentrum des Wachstums	Zt	Tochterzwiebel
Pw	Primärwurzel	Ks	Sproßknollen
Hw	Hauptwurzel	Bk	Brutknospen
Sw	sproßbürtige Wurzeln	Wa	Wurzelausläufer
Et	Erneuerungstrieb	Ws	Wurzelsprosse
As	Ablegersproß	Kw	Wurzelknollen



TAFEL II





c. Die einzelnen Typen bezüglich der vegetativen Fortpflanzungsmöglichkeiten.

A. Das ganze Achsensystem dient insofern der Fortpflanzung bzw. Vermehrung, als allen hierbei in Frage kommenden Arten ein \pm unbeschränkt fortlaufendes Wachstum eigen ist, da das Hauptwurzelsystem bereits auf frühen Entwicklungsstadien durch homorhize Wurzelbildung ersetzt wird. Die Lebensdauer der einzelnen Arten ist sehr unterschiedlich. Genaue Altersangaben sind auf Grund des Wachstumsmodus nicht möglich. In dem Maße, wie ein Sproß oder Sproßverband auf der einen Seite weiterwächst, stirbt er nach einem bestimmten Zeitpunkt von der anderen her ab. Der eigentliche Vermehrungsvorgang ist in diesem Fall auf mindestens eine Verzweigung des Sproßsystems oder zwei sich weiterentwickelnde Erneuerungsknospen angewiesen. Sind diese Voraussetzungen nicht erfüllt, so ist jegliche Vermehrung auf natürlichem Wege ausgeschlossen, nicht aber der Fortpflanzungsvorgang an sich!

Unmittelbar an der Fortpflanzung bzw. Vermehrung beteiligt ist also immer ein ganzer Sproß mit sämtlichen Sproßteilen, welche vollkommen dem Mutterorganismus gleichen.

A. 1. Ausläuferartige homorhize Kriechsprosse. Sämtliche Hauptachsenteile der ausdauernden, meist krautigen Gewächse verlaufen entweder \pm plagiotrop dem Boden angeschmiegt oder in der Erde. Die von letzteren abzweigenden Infloreszenz- und Assimilationssprosse schlagen meist orthotrope Wuchsrichtung ein. Auf Grund des im vorliegenden Einteilungsschema angewandten Klassifizierungsprinzipes geht hervor, daß die ausläuferähnlichen Kriechsprosse — im Gegensatz zu den Ausläufersprossen — mit ihrem ganzen Achsensystem am Vorgang der Fortpflanzung und Vermehrung sowie der Ausbreitung beteiligt sind. Hieraus ergeben sich weitere Unterschiede, die bei den homorhizen Kriechpflanzen in der Gleichförmigkeit der Wurzel- und Zweigbildung wie auch in einer relativ längeren Lebensdauer zum Ausdruck kommen.

A. 1. a. Die Kriechtriebe stehen in relativ lockerer Beziehung zueinander und erreichen z. T. beträchtliche Ausdehnung.

A. 1. a. a¹. Die Kriechtriebe verlaufen meist unmittelbar an der Erdoberfläche.

Epilobium alpinum L.

Veronica alpina L. (b).

A. 1. a. b¹. Die Kriechtriebe verlaufen meist deutlich unterirdisch.

Achillea Erba-rotta All. ssp. *moschata* (Wulfen) Vaccari

Achillea nana L.

Bartsia alpina L.

Carex ferruginea Scop. (A. 4. a.)

Luzula lutea (All.) DC. (b)

Poa cenisia All.

Trisetum distichophyllum (Vill.) P. B.

Veronica aphylla L.

A. 1. b. R a s e n bildende Kriechsprosse: Die meist unterirdisch verlaufenden Kriechsprosse stehen in relativ dichter gegenseitiger Beziehung und bilden z. T. ausgedehnte Rasenflächen.

Agrostis tenella R. u. S.

p *Luzula Desvauxi* Kunth.

Luzula spadicea (All.) DC.

Saxifraga stellaris L.

A. 2. R a s e n p o l s t e r bildende Kriechtriebe: Die Sprosse stehen noch dichter zusammengedrängt als bei A. 1. b. In der äußeren Erscheinungsform bestehen deshalb — im Vergleich zu den echten Polsterpflanzen — keine Unterschiede. Jüngere Individuen älterer Rasenpolster leben oft isoliert auf abgestorbenen Pflanzenresten früherer Generationen.

Carex firma Host

Saxifraga androsacea L.

Saxifraga Seguieri Sprengel

A. 3. K a m m h o r s t e: Von einer unterirdischen, \pm ausgeprägten plagiotropen Hauptachse zweigen in regelmäßigen, kurzen Abständen die orthotropen Assimilations- und Infloreszenzsprosse ab. Die Hauptachse stellt sehr oft lediglich eine Sproßfolge zahlreicher, in der gleichen Wuchsrichtung orientierter Erneuerungstriebe dar, die zu Beginn ganz kurz plagiotrop verlaufen.

Juncus Jacquini L.

Juncus trifidus L.

Nardus stricta L. (4. b)

A. 4. E i g e n t l i c h e H o r s t e: In der äußeren Erscheinung nehmen die Horstpflanzen vielfach polsterartige Formen an, sind aber stets aus \pm parallel aufstrebenden Trieben aufgebaut, welche meist bestimmten Stellen, den sog. B e s t o c k u n g s k n o t e n, entspringen. Die neu sich entwickelnden Fortsetzungstriebe wachsen am Grunde der Muttersprosse oder — besonders infolge von Substratbewegungen oder Substratbedeckung — der auch in höherer Stengel-lage zur Ausbildung kommenden Bestockungsknoten meist sehr

wenig waagrecht, um überhaupt etwas Raum für die Weiterentwicklung zu erlangen. Entweder setzen sie ihr orthotropes Wachstum zwischen Muttersproß und grundständigen Blattscheiden *i n t r a v a g i n a l* oder die Scheide schon früh durchbrechend als *e x t r a v a g i n a l e* T r i e b e fort.

Vielen Arten — besonders aus der Familie der Gramineen und Cyperaceen — bleiben die Blattscheiden lange erhalten und umhüllen dann den Halmgrund als schützende *S t r o h t u n i k a*. Für die neu zur Ausbildung gelangenden Jungtriebe stellt die resistenzfähige Scheidenhülle einen wirksamen Schutz dar, besonders gegen Frost und mechanische Einwirkungen. Es sind denn oft gerade die Pflanzen mit einer solchen Tunika versehen, welche z. B. an sog. «Wind-ecken» den Unbilden des Wetters in höchstem Grade ausgesetzt sind, wie z. B. *Carex curvula* und *Elyna myosuroides*.

Die Horstpflanzen zeichnen sich durchwegs durch eine streng homorhize Bewurzelung aus, welche die einzelnen Sprosse prospektiv sehr früh unabhängig macht.

Hinsichtlich des Ausbildungsmodus stehen die Horste, und zwar besonders die mit extravaginalem Trieberneuerung, wohl den Rasen bildenden Kriechsprossen am nächsten, von welchen sie sich durch eine maximale Verkürzung der plagiotropen Kriechsproß-Abschnitte zur dicht zusammengedrängten Horstform abgeleitet denken lassen.

A. 4. a. Horste mit verlängerten Kriechsprossen: Die hier angeführten Arten bilden keine klar abgegrenzte Gruppe, sondern weisen kontinuierliche Übergänge auf zu A. 1. a. b¹ und A. 1. b. Als Hauptkriterium steht die Horstform im Vordergrund. In der typischen Ausbildung kommt vereinzelt Horstsprossen die Fähigkeit zu, spontan Kriechtriebe zu erzeugen. Da aber auch reine Horste als Folge äußerer Einflüsse, wie Schuttbedeckung oder -bewegung, zur Entwicklung verlängerter Kriechtriebe veranlaßt werden, ist eine klare Abgrenzung zur folgenden Gruppe (A. 4. b) ebenfalls nicht möglich. Hier seien nur die Arten aufgeführt, welche von Natur aus spontan Kriechsprosse erzeugen.

Carex foetida All.

Carex rupestris Bell.

A. 4. b. Die Horsttriebe erscheinen dicht zusammengedrängt und bilden ohne irgendwelche äußeren Einwirkungen normalerweise keinerlei Kriechsprosse aus.

Agrostis alpina Scop. (a)
Agrostis rupestris All. (a)
Anthoxanthum odoratum L. (a)
p *Avena montana* Vill.
Avena versicolor Vill.
Carex atrata L. ssp. *atrata* (L.) E. Steiger
Carex capillaris L.
Carex curvula All.
Carex sempervirens Vill. (A. 2)
Elyna myosuroides (Vill.) Fritsch
p *Festuca Eskia* Ram.
Festuca Halleri All.
Festuca pumila Chaix (a)
Festuca rupicaprina (Hackel) Kerner (a)
Festuca violacea Gaudin
Luzula spicata (L.) DC.
Poa alpina L. var. *typica* Beck (a)
Poa laxa Hänke (a)
Poa minor Gaudin
Sesleria disticha (Wulfen) Pers. (a)
Sesleria coerulea (L.) Ard.
Tofieldia calyculata (L.) Wahlenb. (a)
Tofieldia palustris Hudson (a)
Trisetum spicatum (L.) Richter

A. 5. Homorhize Erdstämme (Rhizome). Mit der Entwicklung homorhizer Erdstämme (eig. sekundär homorhiz) fassen wir eine Gruppe von Arten zusammen, die sich durch ein normalerweise unterirdisch verlaufendes, sehr oft \pm horizontal kriechendes Achsensystem auszeichnen.

Eine klare Abgrenzung zur Formengruppe der ausläuferähnlichen Kriechsprosse (A. 1.) ist nicht möglich. Weil die Rhizomsprosse aber oft im Dienst der Stoffspeicherung stehen, erscheinen sie infolge davon stets etwas verdickt; hierbei sei für die Zuteilung nur die relative Verdickung maßgebend berücksichtigt. Im Vergleich zu A. 1 ist für die homorhizen Erdstämme im allgemeinen eher Internodienverkürzung charakteristisch. Die genannten Unterschiede bedingen meist auch eine andere Konsistenz der Grundachsen, was für diesen vegetativen Fortpflanzungstypus von Bedeutung werden kann.

Auch zwischen homorhizen und allorhizen Erdstämmen sind naturgemäß Übergangsbildungen zu erwarten.

Oft ist den in diesem Sinne bezeichneten Rhizomen eine gewisse Dorsiventralität eigen, indem die Wurzeln hauptsächlich der Unterseite entspringen, während Sproß und Blätter vornehmlich auf der den Wurzeln gegenüberliegenden Seite ihren Ursprung nehmen.

A.5.a. Die homorhizen Erdstämme sind verzweigt, und damit haben sämtliche die Möglichkeit, sich vegetativ zu vermehren. Eine weitere morphologische Unterteilung in monopodial und sympodial verzweigte Rhizome erscheint in diesem Zusammenhang belanglos.

- Adenostyles glabra* (Miller) DC.
Antennaria carpatica (Wahlenb.) Bluff u. Fingerhuth
Antennaria dioica (L.) Gärtner
Aster alpinus L.
Bellidiastrum Michelii Cass. (b)
Chrysanthemum alpinum L.
Chrysanthemum atratum Jacq.
Chrysanthemum leucanthemum L. ssp. *montanum* (All.) Gaud.
Crepis Jacquini Tausch (b. a¹)
Crepis terglouensis (Hacquet) Kerner
Cystopteris Filix-fragilis (L.) Borbas
Doronicum Clusii (All.) Tausch
Doronicum grandiflorum Lam.
p *Doronicum viscosum* Nyman.
Erigeron alpinus L. (b. a¹)
Erigeron uniflorus L.
Gentiana Clusii Perr. u. Song. (B. I. 3. a. a¹)
Gentiana Kochiana Perr. u. Song. (B. I. 3. a. a¹)
Gnaphalium Hoppeanum Koch
Gnaphalium supinum L.
Hieracium bifidum Kit. ssp. *caesiiflorum* Almq. (b. a¹)
Hieracium alpinum L.
Hieracium piliferum ssp. *glanduliferum* (Hoppe) (b)
Homogyne alpina (L.) Cass.
Leontodon helveticus Mérat em Widder (b. a¹)
Leontodon montanus Lam. (b. a¹)
Leontopodium alpinum Cass.
Myosotis alpestris F. W. Schmidt
Primula Auricula L.
Primula hirsuta All.
Primula integrifolia L.
Primula viscosa All.
Pedicularis rostrato-spicata Crantz (b. a¹)
Saussurea alpina (L.) DC. (B. I. 3. a. a¹)
Senecio incanus L. ssp. *carniolicus* (Willd.) J. Braun
p *Senecio leucophyllus* DC.
Sieversia montana (L.) R. Br.
Soldanella alpina L.
Soldanella pusilla Baumg.
Veronica bellidioides L.
Viola biflora L.

A. 5. b. Homorhize Erdstämme in der Regel unverzweigt.

Ranunculus alpestris L.

A. 5. b. a¹. Wuchsrichtung der Erdstämme \pm typisch vertikal:

Parnassia palustris L. (a)

Pedicularis Kernerii C. T. (a)

Pedicularis rostrato-capitata Crantz (a)

Pinguicula alpina L. (a)

Ranunculus montanus Willd. (a)

p *Ranunculus parnassifolius* L. (a)

Ranunculus pyrenaicus L.

A. 5. b. b¹. Wuchsrichtung der Erdstämme \pm typisch horizontal:

* *Polygonatum officinale* All. z. T.

B. Teile des Sproß- und Wurzelsystems können im Dienst der vegetativen Fortpflanzung bzw. Vermehrung stehen.

Im extremsten Fall gelangen speziell ausdifferenzierte vegetative Verbreitungseinheiten zur Abgliederung, die sich von jedem gewöhnlich entwickelten Körperteil schon in der Gestalt unterscheiden. Das ganze übrige Achsensystem greift für diese Form vegetativer Fortpflanzung weiter nicht in den eigentlichen Fortpflanzungsmechanismus ein.

Hinsichtlich der Propagationsmöglichkeiten sind jedoch die Beispiele viel zahlreicher, wo ganz gewöhnliche Sproß- oder Wurzelteile für die vegetative Fortpflanzung in Frage kommen. Derartige Systeme können natürlich nicht als in erster Linie im Sinne einer Vermehrung der Individuenzahl wirkend organisiert betrachtet werden. Ergebnisse quantitativer wie qualitativer Art als Folge der Fortpflanzung sind denn auch nicht so klar ersichtlich, wie dies bei den spezialisierten Typen — z. B. den Brutknospen erzeugenden Pflanzen — der Fall ist.

B. I. Gewöhnliche Sproßteile, Sprosse oder ganze Sproßverbände kommen für die Fortpflanzung in Betracht. Die Intensität der sproßbürtigen Wurzelbildung wechselt von sehr stark bis sehr spärlich bei den verschiedenen Arten.

B. I. 1. Ausläuferartige allorhize Kriechsprosse: Das Hauptwurzelsystem bleibt dauernd oder mindestens längere Zeit (über die Jugendstadien) erhalten. Sämtliche Sproßsysteme sind stets

verzweigt. Eine Verholzung der relativ dünnen Kriechtriebe fehlt oder ist nur von geringem Ausmaß.

Prinzipiell kommt allen stärker bewurzelten Sprossen unter den allorhizen Kriechpflanzen die Potenz zu, unter bestimmten Voraussetzungen den Weg vegetativer Propagation einzuschlagen. Nicht direkt an der Fortpflanzung beteiligen wird sich die Hauptwurzel. Deren früheres oder späteres Absterben kann aber direkt einen Vermehrungsvorgang einleiten, indem später auch peripher gelegene Kriechsprosse, deren verbindende Achsenteile vom Verwesungsprozeß betroffen werden, eine Individualisierung erfahren.

Sehr oft steht die sproßbürtige Bewurzelung in einem umgekehrten Verhältnis zur Ausbildung des Hauptwurzelsystems, d. h. je kräftiger dasselbe entwickelt ist und je länger es ausdauert, um so schwächer sind oft die Adventivwurzelbildungen, während durch eine relativ schwache und weniger lang ausdauernde Hauptwurzel die Erzeugung sproßbürtiger Wurzeln eher gefördert wird.

B. I. 1. a. Die Triebe sind in der Regel o b e r i r d i s c h entwickelt und stehen in relativ l o c k e r e r gegenseitiger Beziehung.

B. I. 1. a. a¹. A d v e n t i v w u r z e l b i l d u n g relativ s t a r k :

Arenaria biflora L.

Cerastium cerastioides (L.) Britton

p *Gentiana pyrenaica* L. (1. b. a¹)

Gentiana verna L. (b¹)

p *Gregoria Vitaliana* Duby (L.) (1. b.)

Saxifraga aizoides L.

Saxifraga oppositifolia L. (1. b. b¹)

Thymus serpyllum L. (b¹).

B. I. 1. a. b¹. A d v e n t i v w u r z e l b i l d u n g relativ s c h w a c h :

Gentiana bavarica L. (1. b. b¹ und 1. c. b¹)

Minuartia biflora (L.) Sch. u. Thell. (1. b und 1. c. b¹)

Sedum alpestre Vill.

B. I. 1. b. Sproßsystem in der Regel o b e r i r d i s c h, d i c h t p o l s t e r a r t i g entwickelt.

B. I. 1. b. a¹. A d v e n t i v w u r z e l b i l d u n g relativ s t a r k :

Androsace obtusifolia All. (A. 2.)

Saxifraga caesia L. (c. a¹)

B. I. 1. b. b¹. A d v e n t i v w u r z e l b i l d u n g relativ s c h w a c h :

Androsace alpina (L.) Lam. (a. b¹)

p *Androsace carnea* L.

Androsace helvetica (L.) All.

Minuartia sedoides (L.) Hiern. (1. a)

Sagina saginoides (L.) Karsten
Saxifraga aphylla Sternb.
Saxifraga exarata Vill.
Saxifraga macropetala Kerner (c. a¹)
Saxifraga moschata Wulfen
Silene acaulis (L.) Jacq. B. III. 1. (a¹)
Silene exscapa All. B. III. 1. (a¹).

B. I. 1. c. Kriechtriebe verlaufen in der Regel u n t e r i r d i s c h.

B. I. 1. c. a¹. Adventivwurzelbildung relativ stark:

Astragalus alpinus L.
Campanula cenisia L.
Campanula cochleariifolia Lam.
Campanula Scheuchzeri Vill.
Cerastium arvense L. ssp. *strictum* (Hänke) Gaud. (1. a)
Cerastium pedunculatum Gaudin
Cerastium uniflorum Clairv. (b¹)
p *Galium cometerrhizon* Lapeyr. (b¹)
Valeriana supina Ard. B. III. 1.
Viola calcarata L. (A. 1. a. b¹)
Viola cenisia L. (A. 1. a. b¹)

B. I. 1. c. b¹. Adventivwurzelbildung relativ schwach:

Cerastium alpinum L. (1. a)
Cerastium latifolium L. (a¹)
p *Cerastium pyrenaicum* Gay (1. a)
Galium helveticum Weigel (a¹)
Galium pumilum Murray (1. a)
Gentiana brachyphylla Vill. (1. a)
Hutchinsia alpina (L.) R. Br. (1. a)
Moehringia ciliata (Scop.) D. T. (1. b)
Phyteuma haemisphaericum L. (3. b)
Phyteuma pedemontanum R. Schulz (3. b)
Rumex scutatus L. (3. b).

B. I. 1. d. Die Entwicklung des Sproßsystems verläuft nach a, b oder c. Solange die Triebe mit dem Hauptwurzelsystem in Zusammenhang stehen, bleibt deren Adventivwurzelbildung relativ schwach. Erst nach Isolierung von Sprossen oder Sproßfragmenten setzt an denselben reichlich sproßbürtige Wurzelbildung ein, die den abgetrennten Teilen ein selbständiges Weiterleben gewährleistet.

In selteneren Fällen führt die Regeneration gar zur adventiven Entwicklung eines «sekundären Hauptwurzelsystems».

Saxifraga aspera L. ssp. *bryoides* (L.) Gaudin (1. b. b¹).

B. I. 2. Das in der Regel vorwiegend oberirdisch ausgebildete Sproßsystem ist sehr ähnlich B. I. 1, aber in den älteren Teilen vollständig verholzt. Auch die Arten dieser Gruppe sind durch

ein meist ausgeprägtes Hauptwurzelsystem ausgezeichnet (allorhize Bewurzelung).

B. I. 2. a. Assimilations- und Infloreszenztriebe verlaufen in der Regel vorwiegend plagiotrop an der Erdoberfläche (viele Spaliersträucher):

Loiseleuria procumbens (L.) Desv.

Salix retusa L.

B. I. 2. a. a¹. Adventivwurzelbildung relativ stark:

Dryas octopetala L. (3. a. a¹)

Globularia cordifolia L.

B. I. 2. a. b¹. Adventivwurzelbildung relativ schwach:

Arctostaphylos Uva-ursi (L.) Sprengel.

B. I. 2. b. Assimilations- und Infloreszenztriebe vorwiegend orthotrop, über der Erdoberfläche entwickelt. Die Sprosse kriechen meist nur am Grunde \pm weit (viele Zwergsträucher):

Daphne striata Tratt.

Helianthemum nummularium Miller ssp. *grandiflorum* (Scp.)

Helianthemum alpestre (Jacq.) DC.

p *Iberis sempervirens* L.

Polygala chamaebuxus L.

B. I. 2. c. Neben den frei über der Erdoberfläche ausgebildeten Assimilations- und Infloreszenztrieben verlaufen zahlreiche, oft ausgedehnte Kriechsprosse unterirdisch. Erstere zweigen sehr oft von solchen ab (viele Zwergsträucher):

Erica carnea L.

Rhododendron hirsutum L.

B. I. 3. Allorhize Erdstämme (Caudices). Auch für die Arten dieser Gruppe bleibt das Hauptwurzelsystem – mindestens über die Jugendstadien hinaus – sehr oft aber dauernd erhalten. Die Wahrscheinlichkeit vegetativer Fortpflanzung tritt dementsprechend gegenüber den Pflanzen mit homorhizen Erdstämmen zurück. Die Wuchsrichtung der Erdstämme differiert zwischen den verschiedenen Arten stark und kann selbst bei ein und derselben Art von \pm plagiotroper bis zur typisch orthotropen Richtung ändern. Im allgemeinen handelt es sich um einheitlich organisierte, perennierende, oft \pm verholzte Sprosse, welche normalerweise im Boden oder unmittelbar an der Erdoberfläche wachsen. Grundsätzliche Unterschiede zu den allorhizen Kriechpflanzen (B. I. 1) bestehen keine. Durch kontinuierliche Übergangsformen stehen die beiden Gruppen natürlicherweise miteinander in Verbindung. Die Internodien der allorhiz bewurzel-

ten Erdstämme sind eher etwas gestaucht und erscheinen relativ verdickt.

B. I. 3. a. Wuchsrichtung des Erdstammsystems vorherrschend horizontal.

B. I. 3. a. a¹. Adventivwurzelbildung relativ stark.

Alchemilla glaberrima Buser, i. Alter z. T. A. 5. a

Alchemilla Hoppeana D. T., i. Alter z. T. A. 5. a

Potentilla aurea L (b. a¹), i. Alter z. T. A. 5. a

Potentilla Crantzii Beck (b. a¹), i. Alter z. T. A. 5. a

Sibbaldia procumbens L., i. Alter A. 5. a.

B. I. 3. a. b¹. Adventivwurzelbildung relativ schwach.

B. I. 3. b. Wuchsrichtung des Erdstammes vorherrschend \pm vertikal.

B. I. 3. b. a¹. Adventivwurzelbildung relativ stark:

Artemisia laxa (Lam.) Fritsch (b¹), i. Alter z. T. A. 5. a

Cirsium spinosissimum (L.) Scop., i. Alter z. T. A. 5. a

Pedicularis verticillata L., i. Alter A. 5. a

Potentilla dubia Zimmeter.

B. I. 3. b. b¹. Adventivwurzelbildung relativ schwach:

Arabis alpina L. (a. b¹)

Arabis coerulea All. B. III. 1

Arabis pumila Jacq. (B. I. 1. a)

Artemisia Genipi Weber (a¹), i. Alter z. T. A. 5. a

Athamanta cretensis L. (C. I. 2)

Campanula barbata L.

Cardamine alpina Willd.

Cardamine resedifolia L. B. III. 1

Gentiana punctata L. (C. I. 2. od. 1)

Ligusticum Mutellina (L.) Crantz (C. I. 2)

Ligusticum mutellinoides (Crantz) Vill. (C. I. 2)

Oxyria digyna (L.) Hill (a¹)

Plantago alpina L. (C. I. 2)

Potentilla caulescens L. (a¹)

Potentilla frigida Vill. (a¹)

Rumex nivalis Hegetschw. (a¹)

Valeriana montana L.

Arabis bellidifolia Jacq. (a¹).

B. I. 4. Allorhize Erdstämme mit ausläuferartigen Kriechsprossen:

Salix herbacea L.

B. I. 5. Ableger: Dies sind gewöhnliche, \pm orthotrop orientierte Luft-Sprosse. Auf der Erde anliegend oder zu derselben niedergebogen aber treiben sie — manchmal erst unter bestimmten Voraussetzungen (z. B. Bedeckung mit Erde, langdauernde Schneebedek-

kung) — Wurzeln aus. Damit wird den betreffenden Trieben ermöglicht, nach einer späteren Trennung von der Mutterpflanze selbständig weiterzuleben und somit den Ausgangspunkt zu einem neuen Individuum zu bilden. Bei üppiger wachsenden Arten tieferer Lagen kann Ablegerbildung auch zustande kommen, indem Äste, allein durch ihre Längenentwicklung oder durch ihr Gewicht, sich zur Erde niederlegen, bewurzeln und damit zur Erzeugung eines Tochterindividuum übergehen.

Regelmäßig Ableger erzeugende Pflanzenarten stellen sodann Übergangsformen dar zu den eigentlichen Ausläufersprossen.

* *Rubus*-Arten der Untergattung *Eubatus*
Ranunculus glacialis L. A. 5. a und b. a¹.

B. I. 6. E i g e n t l i c h e A u s l ä u f e r: Charakteristisch sind die fädigen, durch relativ starke Internodienstreckung entstandenen unverzweigten Sprosse, welche den grundständigen Internodien oberirdischer Achsenteile entspringen.

Sproßbürtige Wurzeln gelangen in der Regel erst an der am Ausläuferende neu angelegten Tochterpflanze oder in deren unmittelbarer Nähe zur Ausbildung. Das Ausläuferorgan selbst erzeugt meist keine Wurzeln.

Nach relativ kurzer Zeit, oft schon im darauffolgenden Jahr, sterben die plagiotropen Ausläufertriebe ab, so daß die jungen Tochterpflanzen als selbständige Individuen weitervegetieren. Infolge der oberirdischen Lage kann die Verwitterung der Ausläufer durch die Wirkung atmosphärischer Einflüsse beschleunigt werden.

Ein bestimmtes Einzelwesen vermag pro Vegetationsperiode oft zahlreiche Ausläufer zu entwickeln und ist meist auch in der Lage, im Verlaufe mehrerer Vegetationsperioden immer wieder in dieser Form Tochterindividuen abzulegen.

Im Extremfall bestehen die Ausläuferachsen aus nur einem stark gestreckten *Hypopodium* (*Androsace chamaejasme*). Bau, Belüftung und Anlage der Ausläufer sind sehr unterschiedlich zwischen den Arten, bei einer bestimmten Art jedoch immer konstant und stets abweichend von den entsprechenden Verhältnissen der Laubzweige.

Alchemilla pentaphyllea L.
Androsace chamaejasme Wulfen em. Host.
Hieracium Auricula L. em. DC.
Hieracium Pilosella L.

Saxifraga aizoon Jacq.

Sempervivum montanum L.

Sieversia reptans (L.) R. Br. B. I. 3. b. a¹.

B. II. Umgewandelte (metamorphosierte) Sprosse oder Sproßteile besorgen die vegetative Fortpflanzung.

Wenn bereits die Ausläufersprosse durch eine oft extrem starke Internodienstreckung gegenüber gewöhnlichen Sproßteilen ein etwas abweichendes Verhalten erkennen lassen, so zeigen die Arten dieser Kategorie in der Ausbildung vegetativer Fortpflanzungsorgane einen erhöhten Grad der Differenzierungsmöglichkeiten. Vereinzelt sind die der Vermehrung dienenden umgewandelten Sprosse auch in der äußeren Gestalt dermaßen abweichend, daß sie — allein durch oberflächliches Betrachten — nicht immer sogleich in ihrem wahren Charakter erfaßt werden.

Es ist die Gruppe mit der Verwirklichung eines Systems, das im Durchschnitt ein sehr wirksames Ausmaß vegetativer Vermehrung gewährleistet.

B. II. 1. Zwiebeln — Zwiebelausläufer. Pflanzen mit Zwiebelausläufern entwickeln an den Zwiebeln meist nur kurze, ausläuferartige Fortsätze. Das Ende solcher Fortsätze enthält die Anlage einer neuen Zwiebel, deren Entwicklung in terminaler oder seitlicher Stellung zu einer neuen Generation von Zwiebelpflanzen führt.

Auch die sog. « **Zwiebelaussackungen** » von *Gagea* können als Zwiebelausläufer aufgefaßt werden.

Schließlich liegt auch den gewöhnlichen Zwiebelpflanzen ein vegetativer Fortpflanzungsmodus zugrunde, wobei allerdings irgendwelche ausläuferartigen Organe vollkommen fehlen und die in den Niederblattachsen angelegten Tochterzwiebeln dementsprechend \pm an die gleiche Stelle der Mutterpflanze zu leben kommen.

Lloydia serotina (L.) Rchb.

Gagea-Arten

* *Tulipa*-Arten.

B. II. 2. Knollen — Knollenausläufer (nur Sproßknollen). Die als Knollen bezeichneten verdickten Sproßachsen dienen insbesondere der Speicherung von Reservesubstanzen. Sie entstehen meist in Mehrzahl je an den Enden unterirdischer Triebe infolge Anschwellung deren jüngster Internodien. Die aus den Erneuerungsknospen einer Knolle hervorgegangenen Assimilationsindividuen ver-

mögen ihrerseits wieder mehrere Knollen zu erzeugen. Bleiben solche nur von einer Vegetationsperiode zur anderen erhalten, so schließt deren Entstehung als Regel den frühen Tod des nichtverdickten Ausläuferteiles ein. Dies führt zu einer Isolierung der Knollen und damit zu neuen Individuen.

* *Solanum tuberosum* L.

B. II. 3. Brutknospen. Als Brutknospen bezeichnen wir Organe, welche ausschließlich der vegetativen Vermehrung dienen, am Sproß — seltener am Wurzelsystem — zur Ausbildung gelangen und schon im Knospenstadium verbreitet werden. Jede Brutknospe enthält bereits \pm sichtbar die Hauptanlagen einer Sproßpflanze.

Es seien hier nur jene Fälle berücksichtigt, wo Achselknospen als vegetative Vermehrungsorgane funktionieren. Von sämtlichen im Dienste der Fortpflanzung stehenden Organen vegetativer Fortpflanzungstypen dürften die Brutknospen in gewissem Sinne wohl am ehesten mit der generativen Fortpflanzung verglichen werden. Wie die Samenkeimlinge sind auch die Brutknospen zu Beginn ihrer Entwicklung auf heterotrophe Ernährung von der Mutterpflanze angewiesen. Auch als Verbreitungsagenzien fallen größtenteils dieselben Faktoren wie für Samen und Früchte in Betracht.

Während beispielsweise die verschiedenen Varianten von Kriechsprossen im Hinblick auf eine reine Vermehrung der Individuenzahl noch in hohem Maße von mancherlei Voraussetzungen abhängig sind, kommt den Brutknospen als notwendige Gegebenheit die alleinige Aufgabe der Vermehrung zu. Mit zunehmender Differenzierung ist zugleich der übrige Wirkungsbereich eingeschränkt worden. Kriechsprosse stehen ja nicht allein im Dienste der Vermehrung, erfüllen aber oft wichtige Funktionen, die immer wieder dem ganzen Individuum zugute kommen. Durch die peripher weiterwachsenden Sproßteile werden z. B. weitere Nährstoffe im Substrat erschlossen, oder durch das Wachstum erfährt gleichzeitig die assimilierende Substanz eine Zunahme. Wird aber den Brutknospen aus irgendwelchen Gründen ihre einzige Funktion der Vermehrung verunmöglicht, so ergibt sich ihnen keine Chance, weiterhin dem Mutterorganismus «dienstbar» zu sein.

B. II. 3. a. Brutzwiebeln: Das Hauptgewicht in der Entwicklung der Brutknospen ist auf die Ausbildung der Blattorgane

verlegt, welche oft auch als Träger von Reservesubstanzen in Frage kommen.

Festuca ovina L. ssp. *supina* Hackel var. *vivipara* (L.) Hackel A. 4

Poa alpina L. var. *vivipara* L. A. 4

* *Cardamine bulbifera* (L.) Crantz

B. II. 3. b. Brutknöllchen: Diese erscheinen immer \pm knöllchenförmig, da die Reservespeicherung entweder auf den Achsenkörper einer Knospe oder auf die Wurzel beschränkt bleibt. In frühen Stadien sind die Blattorgane der Knospe selbst noch unscheinbar.

Polygonum viviparum L. A. 5. b

* *Ranunculus Ficaria* L.

B. II. 3. c. Winterknospen (Turionen). In erster Linie dienen die bei Wasserpflanzen als Winterknospen bekannten Sproßanlagen der betreffenden Pflanze zur Überwinterung. Weil die Turionienbildung an ausläuferartigen Trieben unter Wasser meist in größerer Zahl erfolgt, stehen sie ebenso sehr im Dienste der vegetativen Vermehrung.

Die Turionienbildung ist jedoch bei keiner hochalpinen Art verwirklicht und stellt selbst bei Wasserpflanzen des Tieflandes einen relativ seltenen Fortpflanzungsmodus dar.

* *Hydrocharis Morsus-ranae* L.

B. III. Teile des Wurzelsystems dienen der vegetativen Fortpflanzung.

B. III. 1. Ausläuferwurzeln — Wurzelsprosse — Wurzel ausläufer. Entsprechend der Benennung der Adventivwurzeln könnten die Wurzelsprosse als Adventivsprosse aufgefaßt werden. In manchen Fällen sind die Wurzelsprosse mit echten Ausläufern oder ausläuferartigen Kriechsprossen vergleichbar, womit die Bezeichnung «Wurzel ausläufer» einigermaßen gerechtfertigt erscheint. Andererseits sind auch die Wurzelsprosse tragenden Wurzelteile gestaltlich und funktionell ausläuferartigen Organen ähnlich; diese wären dementsprechend als «Ausläuferwurzeln» zu bezeichnen.

Voraussetzung für die Weiterentwicklung der aus den Wurzelknospen hervorgegangenen Sprosse ist deren Bewurzelung. Gelangen an einem Wurzelsystem mehrere Sprosse zur Ausbildung, so fungieren die betreffenden Wurzelteile oft als Vermehrungswurzeln. Wenn die Mutterpflanze oder das zentrale Ausgangswurzelsystem nicht

durch äußere Einwirkungen verletzt wird, isolieren sich die bewurzelten Adventivsprosse erst auf einem späteren Stadium, sei dies durch Verrotten der sie verbindenden Wurzelteile oder infolge Absterbens der ältesten Adventivsproßglieder.

Biscutella laevigata L. C. I. 2

* *Cirsium arvense* (L.) Scop.

B. III. 2. Wurzelknollen — Speicherwurzeln. Wurzelknollen entstehen stets nur aus Wurzeln. Im einfachsten Fall sind immer eine ältere und eine jüngere Knolle miteinander verbunden. Die neue Knolle entsteht jeweils an der Sproßbasis in der Achsel eines Niederblattes, und zwar durch Anschwellung einer sproßbürtigen Wurzel der betreffenden Knospe. Die junge Knolle versorgt erst den Assimilations- und Blütensproß der folgenden Vegetationsperiode, an dessen Basis wieder eine junge Knolle hervorgeht usw. Mit dieser alljährlichen Erneuerung ist das Wachstum und damit die vegetative Erhaltung der Art theoretisch auf unbeschränkte Zeit denkbar.

Aconitum Napellus L. Speicherwurzel

Chamorchis alpina (L.) Rich.

Nigritella nigra (L.) Richb.

C. Sproß- und Wurzelsystem in der Regel ohne Möglichkeit der vegetativen Fortpflanzung.

In dieser Kategorie werden endlich der Vollständigkeit halber noch alle die Arten aufgeführt, welchen im gewöhnlichen Lebensablauf jede Voraussetzung zur vegetativen Fortpflanzung fehlt. Sämtlichen hier zugeteilten Spezies fehlt denn normalerweise auch jegliche sproßbürtige Wurzelbildung.

Wenn Arten der vorliegenden Gruppe in der Ausbildung niederliegender Sproßsysteme auch größere Flächen zu bedecken vermögen, indem sie vielleicht Hunderte von plagiotrop wachsenden Trieben erzeugen, so ist doch deren Lebenstätigkeit mit dem Tod der Hauptwurzel abgeschlossen.

Um abschließend auch über die hier aufgezählten Arten eine gewisse Übersicht zu erhalten, seien sie einer wenn auch weiter nicht bedeutsamen Gruppierung unterzogen, der Lebensdauer und Wuchsform zugrunde liegen.

C. I. Ausdauernde (perennierende Arten). Die einzelnen Typen können nach Belieben weiter unterteilt werden in Arten mit pfahlartiger Hauptwurzel und solche, deren Hauptwurzel faserartig aufgeteilt ist.

C. I. 1. Blattrosetten: Der Rosettencharakter kommt allein durch die Blattanordnung zustande als eine Folge unterbleibender Internodienstreckung. Auch die Halbrosettenpflanzen sind dieser Gruppe unterzuordnen.

Taraxacum officinale Weber *ssp. alpinum* Chenev. (2).

C. I. 2. Sproßrosetten: Die rosettige Anordnung beruht auf der \pm radial von einem Punkt ausstrahlenden Anlage von Zweigen, welche — je nach Wuchsort — seltener auch im Substrat verlaufen. Die einzelnen Teilsprosse sind entweder bis zum Blütenstand unverzweigt, oder sie gliedern sich weiter in Seitenzweige auf.

Oxytropis campestris (L.) DC. (3)

Oxytropis montana (L.) DC (3)

Silene rupestris L. (3)

Trifolium alpinum L. (3)

C. I. 3. Sproßverbandsrosetten: Der Rosettencharakter ist gegeben durch eine entsprechende Anlage ganzer Triebssysteme. Die Sproßverbände lösen sich oft in reicher Verzweigung gegen die Peripherie auf; meist ist dann die eigentliche Rosettenform verwischt.

Anthyllis vulneraria L. var. *alpestris* Kit. (2)

Arenaria ciliata L.

Gypsophila repens L. (4), B. III. 1.

Hedysarum Hedysaroides (L.) Sch. u. Thell. (2)

Linaria alpina (L.) Miller

Minuartia verna (L.) Hiern

Oxytropis lapponica (Wahlenb.) Gay

Papaver alpinum L.

p *Papaver suaveolens* Lapeyr.

Thlaspi rotundifolium (L.) Gaudin (2)

p *Reseda glauca* L.

Silene Cucubalus Wibel *ssp. alpina* (Lam.) (2)

Trifolium ochroleucum Hudson

Trifolium Thalii Vill. (2).

C. I. 4. Sproßsysteme (Sproßverbandsrosetten), welche polsterartig dicht wachsen oder echte Polster bilden.

Dianthus glacialis Hänke

Draba aizoides L.

Draba dubia Suter
Draba fladnizensis Wulfen
Draba tomentosa Clairv.
Eritrichium nanum (All.) Schrader

C. I. 5. Spaliersträucher ohne Adventivwurzelbildung!

C. I. 6. Zwergsträucher ohne Adventivwurzelbildung!

C. II. Annuelle und Bisannuelle. Eventuell weitere Unterteilung nach Folgesprossen und Wurzelform entsprechend C. I. 1. bis C. I. 4.

Euphrasia minima Jacq.
Gentiana tenella Rottb.
Gentiana campestris L.
p *Iberis sphathulata* Bergeret
Sedum atratum L.

Generelle Aussagen über die Wirksamkeit der vegetativen Fortpflanzung und Vermehrung für die einzelnen Typen sind höchstens sehr oberflächlich berechtigt. Eine genauere Abklärung dieser Frage verlangt sehr zahlreiche Beobachtungen der für die Klassifizierung berücksichtigten Arten in verschiedenem abiotischem und biotischem Milieu. Aber auch dann sind die quantitativen Unterschiede innerhalb eines Typus meist so groß, daß die Intensität vegetativer Propagation trotz gleicher Organisation recht verschieden sein kann.

Eine sehr wirksame vegetative Vermehrung ist im allgemeinen folgenden Typen beschieden: insbesondere den Brutknospen erzeugenden Arten (B. II. 3) sowie den Pflanzen, welche jeweils mehrere Tochterzwiebeln und Knollen ausbilden (B. II. 1, B. II. 2, B. III. 2). Hinsichtlich der Intensität sind auch die regelmäßig Ableger und echte Ausläufer bildenden Arten (B. I. 5, B. I. 6) hier anzuschließen. Sodann steht den Spezies mit homorhiz bewurzelten Kriechsprossen (A. 1, A. 2) im allgemeinen eine intensive vegetative Propagation in Aussicht. Bei den Arten mit homorhiz bewurzelten Erdstämmen (A. 5) ist eine höhere Wirksamkeit vor allem auf jene mit ausgedehntem, verzweigtem, mehr oder weniger horizontal verlaufendem Achsensystem beschränkt. Bei Polsterrasen bilden-

den Arten (A. 3) und echten H o r s t e n (A. 4. b) sind für deren horizontale Ausbreitungsmöglichkeiten besonders innere Faktoren maßgebend (vgl. *Saxifraga Seguieri* und *S. androsacea*, *Elyna myosuroides* und *Trisetum spicatum*).

Von größerer Bedeutung sind vegetative Fortpflanzungs- und Vermehrungsvorgänge bei den Horstpflanzen mit verlängerten Kriechsprossen (A. 4. a). Die Kammhorste (A. 3) dürften demnach diesbezüglich eine Mittelstellung einnehmen zwischen den letzteren und den echten Horsten.

A u ß e n f a k t o r e n erlangen ausschlaggebende Bedeutung für das Auslösen vegetativer Fortpflanzungsvorgänge besonders bei Arten mit allorhiz bewurzelten Kriechsprossen und Erdstämmen verschiedenster Ausbildung (B. I. 1—B. I. 4), wobei solchen mit reichlicher sproßbürtiger Wurzelbildung (a¹) in dieser Hinsicht eine größere Chance zukommt. Im Hinblick auf die vegetative Propagation und Ausbreitung sind ferner besonders die Pflanzen im Vorteil mit verlängerten Sproßachsen und einer Konsistenz, welche Verwitterungsprozessen möglichst Vorschub leistet. In der Ausbildung von Adventivwurzeln bestehen kontinuierliche Übergänge zwischen Arten mit kräftigen und zahlreich entwickelten Adventivwurzeln und solchen, welche jeglicher sproßbürtiger Wurzeln entbehren (C. I). Erdstammpflanzen, polsterartig wachsende und echte Polsterpflanzen, die nur in sehr bescheidenem Ausmaß Adventivwurzeln hervorbringen, dürften wohl höchstens in seltenen Ausnahmefällen den Weg der vegetativen Reproduktion beschreiten.

Den zahlreichen Skizzen zu den Beschreibungen der Arten im Text sei noch folgender Hinweis vorausgeschickt:

Ohne besondern Vermerk soll mit den jeweils s c h r a f f i e r t e n S p r o ß o r g a n e n zum Ausdruck gebracht werden, daß dieselben älter als ein Jahr sind. Wurzelorgane sind durchwegs s c h w a r z gehalten, sofern nicht eine entsprechende Erklärung eine andere Darstellung rechtfertigt. Mit einer kurzen u n t e r b r o c h e n e n L i n i e quer zum Verlauf der Sproß- und Wurzelteile ist die wichtige Grenzlinie der Erdoberfläche (zwischen Substrat und Luft) markiert.

d. Analyse einzelner Arten.

1. *Trisetum distichophyllum* (Vil.) Pal.

Typus: A. l. a. b¹.

Allgemeine Angaben über Standorte: Schutthalden, Kiesgeröll kalkreicher Gesteinsunterlagen, wenig feuchtes Kalkgeröll bevorzugt; in der Höhenstufe des Carex-Elyna-Gürtels hauptsächlich an den Standorten von *Thlaspi rotundifolium*.

Wuchsform: Ob ausläuferartige Kriechtriebe bereits im 1. Jahr zur Ausbildung gelangen, hängt offenbar weitgehend von äußeren Bedingungen ab. Infolge nur sehr oberflächlicher, geringer Schuttbedeckung hat sich eine extravaginal angelegte Erneuerungsknospe der abgebildeten zweijährigen Pflanze (s. Abb. 2) durch Austreiben und Internodienstreckung bereits im zweiten Jahr ausläuferartig entwickelt. Aus den an jedem Knoten angelegten Knospen treiben so gleich orthotrop orientierte Assimilationssprosse aus. Die ersten sproßbürtigen Wurzeln durchbrechen die grundständigen Scheiden schon einjähriger Pflänzchen kurz nach dem Keimstadium, sind in der Folge an den ausläuferartigen Trieben aber wohl ausschließlich auf die Stellen der Nodien beschränkt.

Abb. 1 *Trisetum distichophyllum*

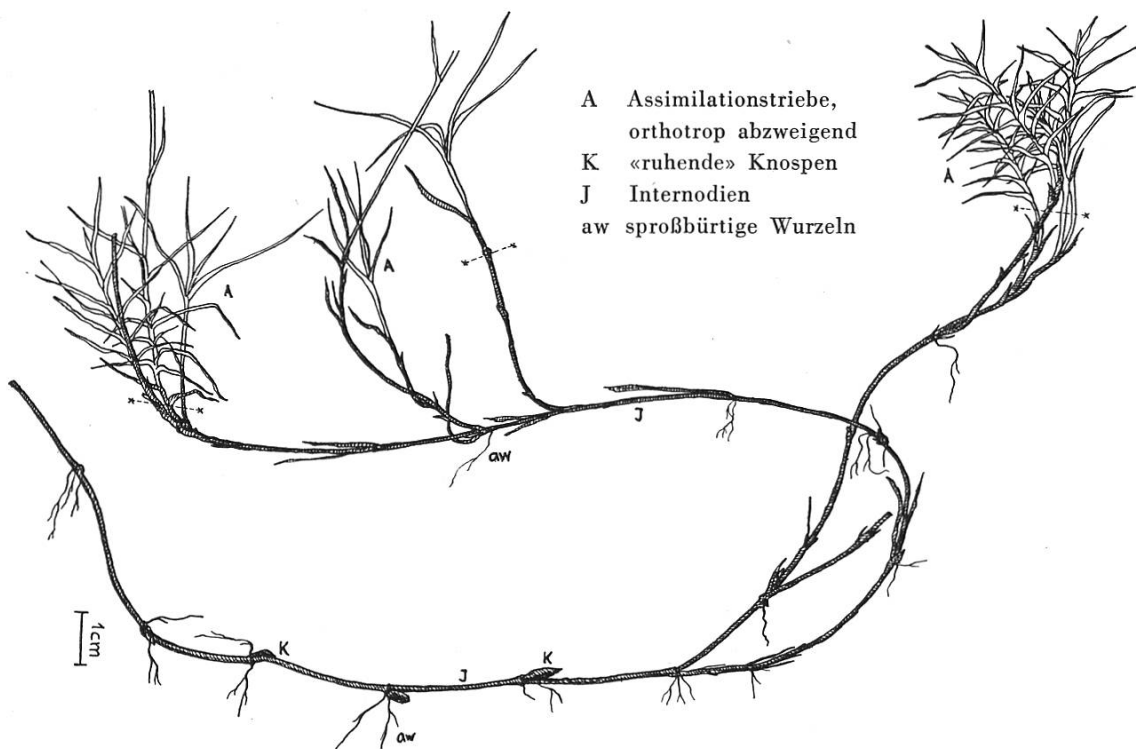
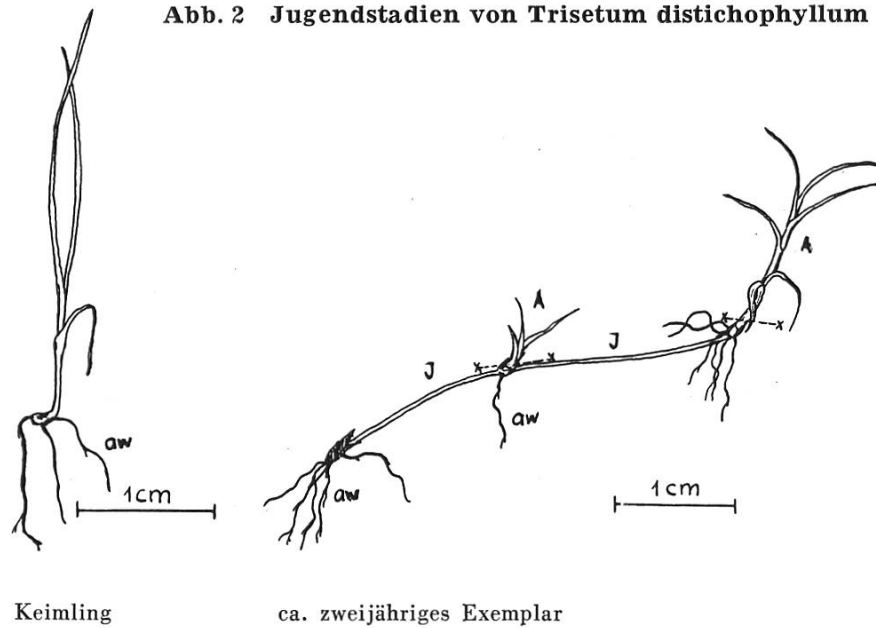


Abb. 2 Jugendstadien von *Trisetum distichophyllum*



Die an den unterirdisch kriechenden Achsen angelegten Knospen älterer Sproßsysteme verharren oft längere Zeit (oft einige Jahre) als Dauerknospen. Früher oder später daraus hervorgehende Triebe durchwachsen das Substrat rasch, so daß es an Stellen, wo ältere Achsensysteme bereits größere Flächen bedecken, unmöglich scheint, ein Individuum, das sich in einen ausgedehnten lockeren Rasen ausgebreitet hat, vollständig auszugraben. In der Nähe der Oberfläche richtet sich der Kriechtrieb — wohl unter Lichteinfluß — bald auf und erzeugt Assimilations- oder gar Infloreszenzorgane. Die Internodienlänge der im Schuttmaterial verlaufenden Sprosse variiert etwa zwischen 1–4 cm, während die eigentlichen Assimilationssprosse an der Oberfläche eine Internodienverkürzung erfahren. Außer dem Licht wird die Länge der Internodien stark beeinflußt durch die physikalische Beschaffenheit der Unterlage. In relativ kompakter Feinerde ist ein äußerst dichtes Gewirr unterirdisch kriechender, reich bewurzelter Achsenteile charakteristisch. Infolge der kürzeren Internodien stehen die Achsenverzweigungen viel gedrängter, und die an der Oberfläche wachsenden Triebe stehen auf einer bestimmten Fläche viel dichter als bei Pflanzen in lockerem Kalkgeröll. Während im kompakten Boden zusammenhängende Sprosse bis zu 35 cm Länge nur unter Schwierigkeiten ausgegraben wurden, konnten solche bis zu 1 m Länge in lockerem Schiefergeröll mit Leichtigkeit isoliert werden.

Ein Vergleich der durchschnittlichen Internodienlänge je 10 verschiedener plagiotroper Kriechsprosse ergab folgendes Resultat: die durchschnittliche Länge der Internodien relativ robuster Achsen im Feingeröll wurde mit 2,2 cm bestimmt, während für die Internodien der grazileren Triebe in kompakter Feinerde nur 1 cm ermittelt wurde.

Die untersten Knospen der zu orthotropem Wachstum übergegangenen Triebe scheinen im allgemeinen häufiger auszutreiben, was sich in einer oberirdisch oft horstartigen Form des Zweigsystems auswirkt.

An ausgegrabenem Material ist gelegentlich ersichtlich, daß am Licht entstandene Sproßverbände, welche nachträglich von Schutt bedeckt wurden, ebenfalls zu plagiotropen Kriechtrieben auswachsen.

Die Bildung sproßbürtiger Wurzeln beschränkt sich auf die unterirdischen Kriechsprosse. Normalerweise sterben die oberirdischen sterilen und fertilen Zweige im Winter ab. JENNY-LIPS (1930) zählt die Art mit *Carex rupestris* und *Poa cenisia* zu den fakultativen Geophyten, welche unter günstigen Bedingungen doch mit grünen Trieben zu überwintern vermögen.

Vegetative Fortpflanzung: Mindestens lokal scheint die vegetative Fortpflanzung und Vermehrung für die Erhaltung der Art von großer Bedeutung.

In der Regel wird die Verbindung jüngerer Triebe mit der Mutterpflanze wohl über Jahre hinaus nicht unterbrochen, wobei aber eine \pm zufällige Aufteilung in typischen Schutt- und Geröllhalden relativ häufig eintreten dürfte. Seltener sind an den im lockeren Geröll meterlang zusammenhängenden Triebssystemen, die durch nachträgliche Verschüttungen oft bis 0,5 m tief verlaufen, halb oder ganz abgestorbene Achsenteile zu beobachten. Solche Stellen werden durch den fortschreitenden Verwesungsprozeß oder durch die geringste mechanische Einwirkung von außen (z. B. Schuttbewegung) zum Ausgangspunkt für eine Isolierung von Tochterindividuen.

Generative Fortpflanzung: Keimlinge und Jungpflanzen sind in der Regel selten zu beobachten. Auch einzelstehende Triebe erweisen sich meist als auf vegetativem Weg entstanden, da sie noch durch oft meterlange unterirdische Kriechtriebe mit älteren Sprossen in Verbindung gebracht werden können. Wo Früchte zur Reifung gelangen, erfolgt deren Ausbreitung durch den Wind (häutige Spelzen als Flügel).

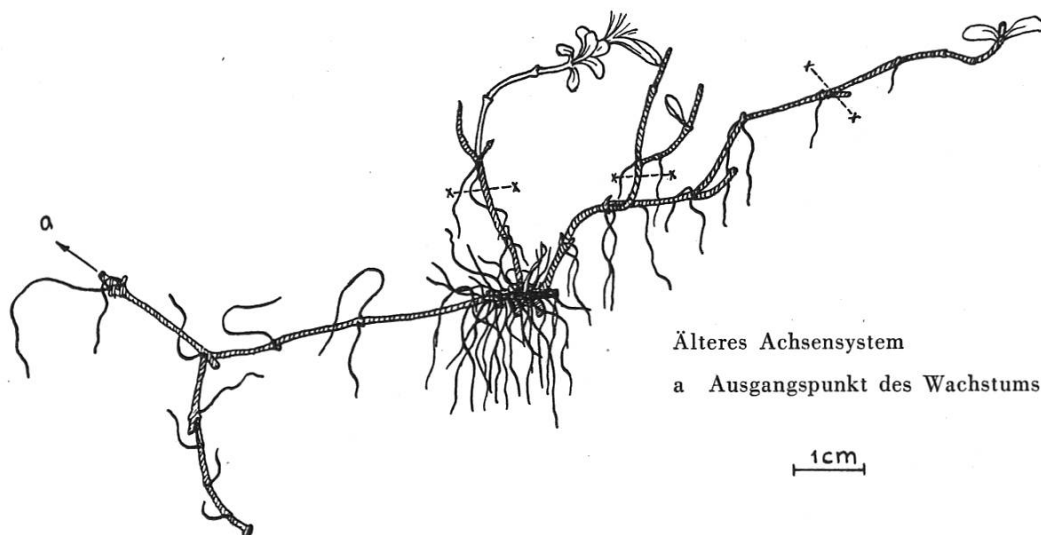
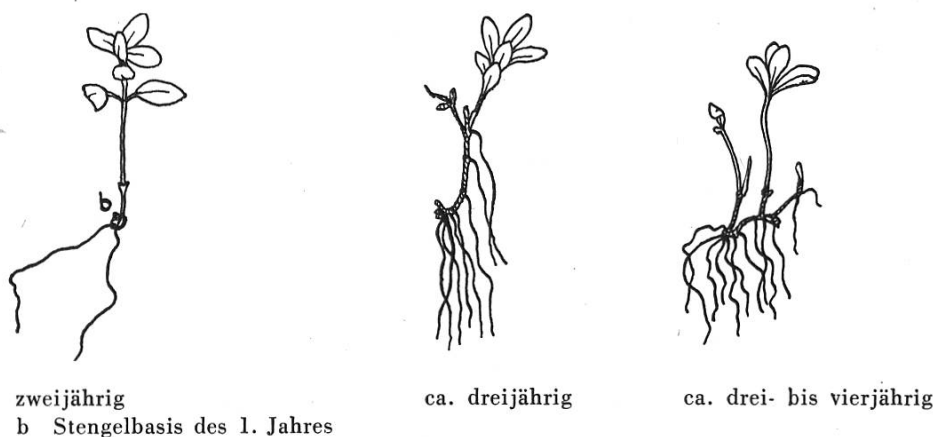
2. *Veronica alpina* L.

Typus: A. l. a. a¹.

Allgemeine Standorte: Feinschutt, alpine Rasen, Lagerplätze der Schafe. Nach BRAUN-BLANQUET (1932–1935) Konstante und Charakterpflanze des Schneetälchens. In Beständen von *Oxyria digyna*, im *Luzula spadicea*-Rasen und im *Hygrocurvuletum*.

Wuchsform: Die Primärwurzel ist in der Regel bereits im 2. Jahr vollständig zurückgebildet. Wie auch aus der Sproßerneuerung des abgebildeten zweijährigen Individuums (s. Abb. 3) hervorgeht, sterben die jeweils oberirdischen Jahrestriebe oft bis gegen den Grund ab, wobei das Sproßsystem durch das Austreiben grundständiger Knospen sympodial fortgesetzt wird. HESS (1909) hat die Art denn auch als typische Stengelbasisperenne beschrieben. Nach seinen Ausführungen schlagen nur die wenig über oder unter der Erdoberfläche

Abb. 3 *Veronica alpina*



gelegenen Knospen aus, oft aber in großer Zahl. Da zudem die Internodienlänge — im Vergleich etwa zu *Trisetum distichophyllum* — im allgemeinen von eher geringem Ausmaß ist und im Durchschnitt nur einige mm beträgt, stehen auch die orthotropen Assimilations- und Infloreszenztriebe relativ nahe zusammengedrängt. Dort, wo die Art optimale Entwicklung genießt, tritt sie deshalb meist in Form kleiner Rasen (5–10 cm größter Länge) in Erscheinung.

Seltener brechen sproßbürtige Wurzeln schon aus den Knoten diesjähriger Triebe; zweijährige Sproßteile sind aber fast regelmäßig bewurzelt, vorausgesetzt, daß die betreffenden Stengelteile unmittelbar am oder im Boden verlaufen. Die Achsenstellen intensivster Verzweigung auf kleinstem Raume sind auch die Orte reichster sproßbürtiger Bewurzelung.

Wie der Abbildung 3 zu entnehmen ist, verläuft das Wachstum auf den ersten Entwicklungsstadien in der Natur eher langsam. Blühreife wird wohl erst nach mehreren Jahren erreicht. Bei etwas älteren Achsensystemen ist eine genauere Altersbestimmung nicht mehr möglich. Eine Hauptwurzel fehlt, und die älteren Sproßteile zerfallen und verwesen langsam.

Die Wuchsform von *Veronica alpina* erfährt auf den verschiedenen, im allgemeinen nicht sehr unterschiedlichen Standorten keine oder höchstens eine geringe quantitative Abwandlung. Im feuchten, dichten Schneetälchenrasen sowie an Quellfluren, wo die ausläuferartigen Kriechtriebe gelegentlich sogar in abgestorbenen Grashorsten beobachtet wurden, verlaufen die plagiotropen Sproßteile meist unmittelbar an der Erdoberfläche. An Standorten mit bereits etwas gefestigtem, aber durchfeuchtetem Untergrund von Schutt und Gras wie auch in spärlichem Schneetälchenrasen bildet die Art oft dichte und ausgedehnte niedere Rasen, deren ausläuferartige Sproßabschnitte fast durchwegs im Substrat verlaufen. An solchen Standorten, besonders mit schwacher Andeutung einer Humusbildung zwischen Arten des *Hygrocurvuletums* und in Beständen von *Salix herbacea* fand ich *Veronica alpina* in optimaler Entwicklung. Es wurden zusammenhängende Rasen bis zu 50 cm Länge gemessen. Dennoch ist diese Art mit anderen Pionier-Begleitarten nicht imstande, eine geschlossene Vegetationsdecke zu bilden.

Vegetative Fortpflanzung: Die Möglichkeit zur vegetativen Fortpflanzung ist bereits durch die Wuchsform im Zusammenhang mit

dem normalen Ablauf des vegetativen Wachstums gegeben. An Orten, die regelmäßig von Weidetieren begangen werden, ist eine vegetative Propagation für die einzelnen Pflanzen durch den Viehtritt zuweilen stark erhöht, kommt aber immer nur für kleine, lokale Flächen in Frage.

Generative Fortpflanzung: Obwohl an den verschiedenen Standorten Keimlinge meist nicht in großer Zahl gefunden wurden, läßt das häufige, zerstreute Auftreten sowie eine reichliche Samenproduktion (Ausbreitung durch den Wind!) und die von BRAUN (1913) festgestellte hohe Keimfähigkeit (80 % an der Diavolezza, 2700 m) doch auf eine hohe Wirksamkeit der Reproduktion durch Samen schließen.

Ähnliche Keimungsergebnisse liegen auch von SÖYRINKI (1939) aus Finnland vor.

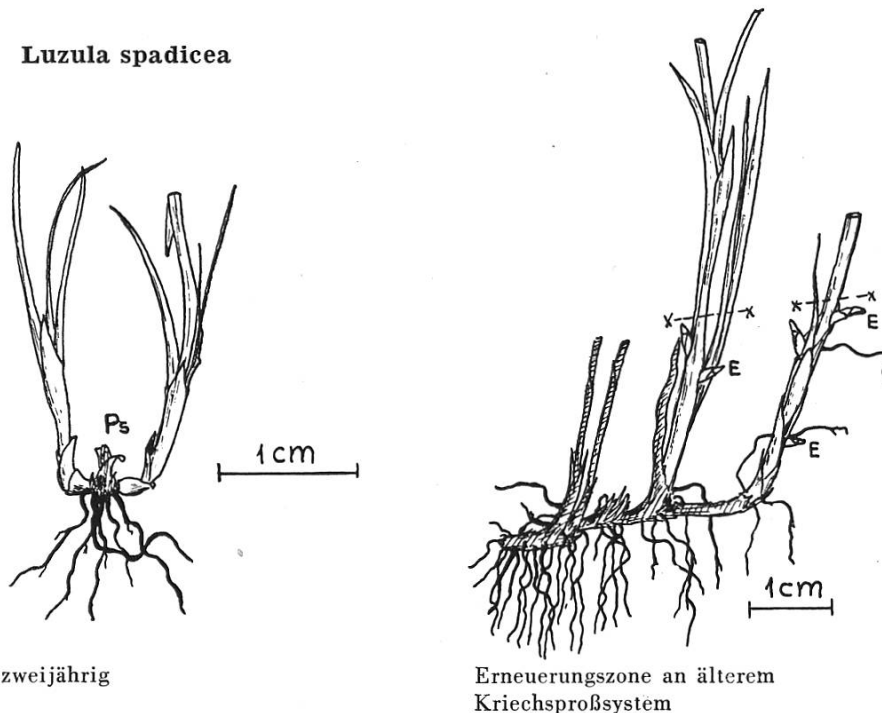
3. *Luzula spadicea* (All.) Lam. u. DC.

Typus: A. l. b.

Allgemeine Standorte: Runsen, Schutt- und Geröllhalden, feuchter Rasen; entspricht oft Schneetälchenstandorten als Höhenfazies in tieferen Lagen.

Wuchsform: Die Internodien der plagiotropen Kriechsprosse erscheinen bei dieser Art im allgemeinen noch weiter verkürzt, so daß die oberirdischen orthotropen Triebe meist geschlossene dichte Rasen bilden.

Abb. 4 *Luzula spadicea*

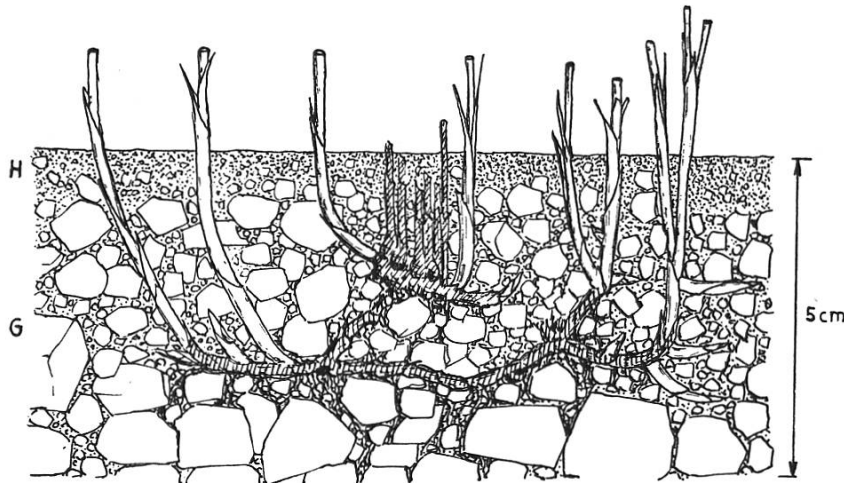


Ps Primärsproß (1. Jahr)

E durchbrechende Erneuerungsknospen; werden zu Erneuerungstrieben der folgenden Vegetationsperiode

Das Jugendstadium zeichnet sich meist durch \pm typische Horstform aus, weil die Erneuerungstriebe, welche \pm rechtwinklig die Scheiden des vorjährigen Triebes durchbrechen (s. Abb. 4), so gleich in orthotrope Richtung umbiegen.

Abb. 5 Achsensystem aus einem lockeren *Luzula spadicea*-Rasen
(nach Natur vereinfacht)



H geringe Humusanreicherung in der obersten Zone
G Feingeröll mit Schutt, von den Kriechsprossen durchwoben

Später ist für viele Assimilationssprosse eine \pm typische plagiotrope Wachstumsphase charakteristisch — im Durchschnitt etwa 0,5 bis 2 cm (s. Abb. 4 und 5). Die oberirdischen Sprosse sterben über den Winter normalerweise ab und werden in der folgenden Vegetationsperiode durch austreibende, grundständige Knospen sympodial fortgesetzt. Nach HESS (1909) entwickelt sich in der Regel nur die oberste und kräftigste der Knospen, welche an den Knoten der verdickten Niederblattregion sitzen, zu einem fruchtbaren Sproß; aus den unteren entstehen die sterilen Kurztriebe, welche vermutlich nur eine Ableitung der ursprünglichen fruchtbaren Stengelform darstellen. Durch diesen fortgesetzten Wachstums- und Verzweigungsmodus wächst im Substrat allmählich ein sparriges, Stengelwerk heran (s. Abb. 5). Die sproßbürtige Bewurzelung setzt in der Regel im zweiten Jahr ein.

In mit Schutt ausgefüllten Gesteinsklüften wurde das Wurzelwerk bis in eine Tiefe von 15 cm gemessen, während auf \pm nackter Gesteinsunterlage Sproß- und Wurzelsystem nur eine Gesamtmächtigkeit

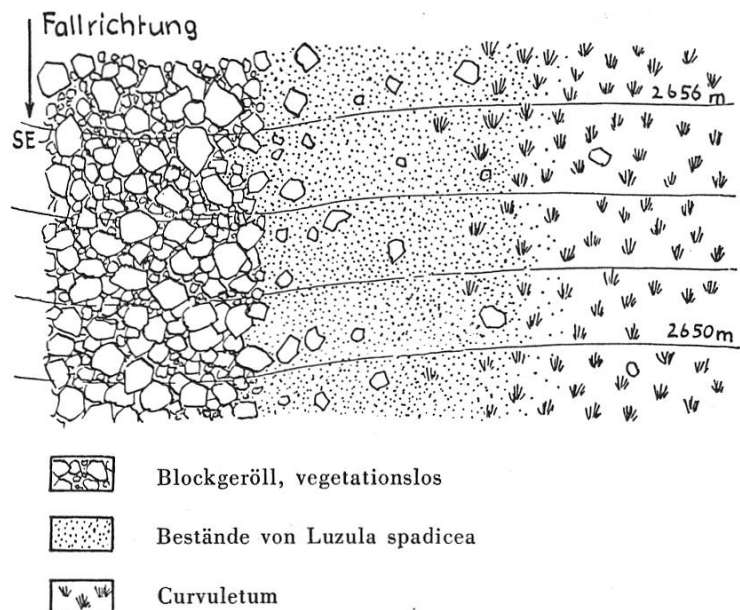
keit von etwa 1–2 cm aufwiesen. Der Hauptanteil des unterirdischen Achsensystems verläuft meist in der obersten Bodenschicht von zirka 3 cm. An Standorten, welche *Luzula spadicea* optimale Entwicklungsmöglichkeiten gewähren, bilden die Kriechsprosse sehr dichte Flechtwerke von $1/2 \text{ m}^2$ und mehr.

Im Keschgebiet (ca. 2700 m) wurden bis meterlange zusammenhängende Kriechtriebsysteme ausgegraben. Solche bis zu 2 m^2 ausgedehnten Sproßsysteme im Vereinagebiet (ca. 2500 m) bildeten ein außerordentlich dichtes, bis 5 cm dickes, geradezu hartes Geflecht. Es ist in solchen Fällen natürlich aussichtslos, nachweisen zu wollen, ob das Sproßgewirr von einem oder von mehreren Individuen her stammt.

Vegetative Fortpflanzung: Ein bestimmtes Ausmaß vegetativer Propagation ist allein gegeben durch die fortschreitende Entwicklung des Achsensystems im Zusammenhang mit dem Absterben älterer Grundachsenteile. Mit dieser vegetativen Fortpflanzungsform ist die Art – besonders auch vegetationbildend – von Bedeutung, kann man doch öfters größere Bestände ohne jegliche Infloreszenzbildung beobachten. Eine erhöhte vegetative Aufteilung der Sproßsysteme durch äußere mechanische Einwirkungen ist – den Standorten und der Wuchsform entsprechend – für die Art wohl nur von sehr untergeordneter Bedeutung.

Vermehrung durch Samen: Keimpflanzen und Einjährige sind meist nur selten aufzufinden. Endozoische Ausbreitung der Samen ist möglich. In einer Analyse vom Kot des Schneehasen zählte P. MÜLLER (1949) 110 Samen (Oktober 1943), von welchen 8 im nächsten Frühjahr keimten.

Abb. 6 Schema der Lokalisierung von *Luzula spadicea*-Beständen am Piz Forun, ca. 2650 m (Keschgebiet)



Vegetationsbildung: An den verschiedenen Standorten wurde immer wieder beobachtet, wie die intensiv verzweigten Kriechsprosse von *Luzula spadicea* oft sandige Böden, leicht beweglichen Schutt und Kies überwachsen und so in starkem Maße bodenfestigend wirken, was für eine weitere Vegetationsentwicklung Voraussetzung ist.

In der *Carex-Elyna*-Vegetationsstufe bilden reich entwickelte *Luzula spadicea*-Bestände sehr oft eine Art Übergangsvegetation von geschlossenen Rasen, z. B. Curvuletum, zu unbewachsenem Block-Geröll (s. Abb. 6), genügend Feuchtigkeit vorausgesetzt, sowie Kies oder Geröll mit Feinmaterial als Unterlage. Während die zusammenhängenden Kriechtriebsysteme gegen den geschlossenen Curvuletum-Rasen hin eine rasche Auflockerung erfahren, da sie offenbar unter den mikroklimatisch und edaphisch anderen Bedingungen der Konkurrenz dominierender Grashorste nicht mehr gewachsen sind, scheint *Luzula spadicea* oft gegen die unbewachsene Seite hin \pm deutlich, wenn auch nur langsam an Boden zu gewinnen. Die Tatsache, daß auch später in den *Luzula*-Rasen eindringendes Schuttmateriale vom Achsensystem umschlossen und damit in hohem Maße gefestigt wird, sowie die Möglichkeit, daß innerhalb dieser Rasen — besonders an bereits abgestorbenen Stellen — verschiedene andere Arten (z. B. *Veronica alpina*, *Gnaphalium supinum*, *Sibbaldia procumbens*, *Chrysanthemum alpinum*, *Avena versicolor*, *Carex curvula* u. a.) sich anzusiedeln vermögen, lassen an solchen Standorten auf eine Sukzession im Sinne der Weiterentwicklung gegen die Bestände von *Carex curvula* schließen.

4. *Carex firma* Host.

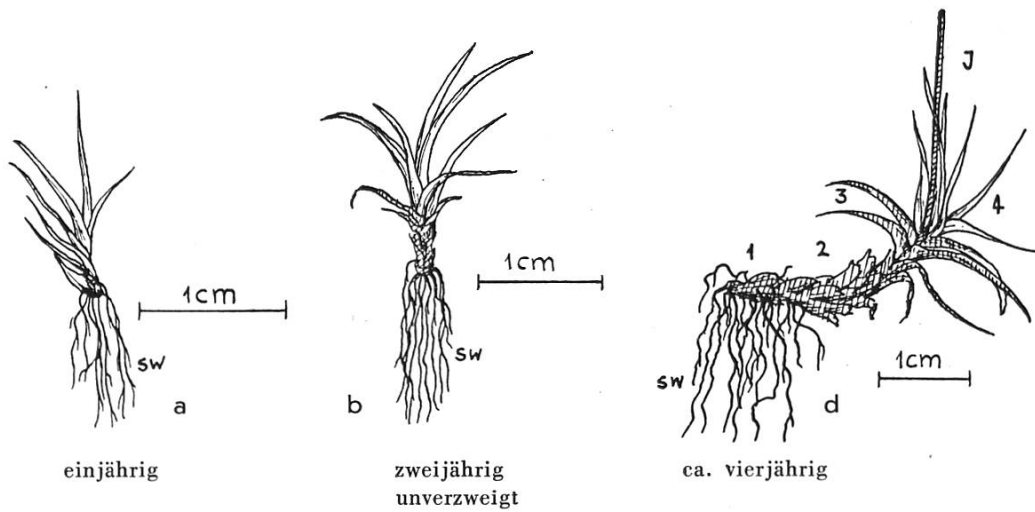
Typus: A. 2.

Allgemeine Standorte: kalkstet auf magerem steinigem Boden, berieselte Felsen, windoffene, schneefreie Gräte, Steinschlagrinnen, Heiden. Dominierend in den Beständen des Firmetums.

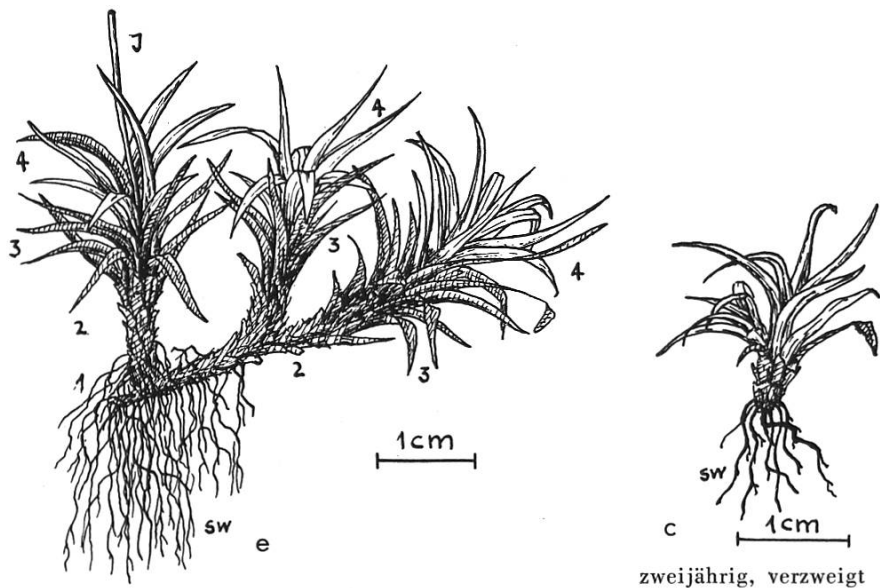
Wuchsform: Da *Carex firma* von verschiedenen Autoren genauer beschrieben wurde (HESS 1909, SCHRÖTER 1926, RAUH 1939), sei hier nur zusammenfassend auf die Wuchsform eingegangen.

Als Ganzes ist die Pflanze von sympodialelem Aufbau, deren einzelne Zweige allerdings so lange ihr monopodiales Spitzenwachstum beibehalten, als sie unverzweigt und im vegetativen Zustand verbleiben. Zahlreiche sproßbürtige Wurzeln ersetzen die schwache Hauptwurzel bereits im einjährigen Stadium (s. Abb. 7). Im allgemeinen setzt schon nach kurzer Zeit Verzweigung ein, so daß bereits 2- oder 3jährige Pflänzchen kleine Pölsterchen darstellen. Mit der Ausbildung einer Infloreszenz wird der Trieb von austreibenden Knospen der obersten Laubblattachseln sympodial fortgeführt. Damit wird nach RAUH (1939) der eigentliche radialstrahlige, polsterförmige Auf-

Abb. 7 *Carex firma*



- a, b und c alleinstehend
d und e unverzweigter und verzweigter Trieb aus der Peripherie eines Flachpolsters
sw sproßbürtige Wurzeln
J Infloreszenz
1 Wurzelzone: Blätter meist ganz verwittert und abgefallen
2 Blattscheiden meist noch deutlich erhalten
3 ganze Blätter \pm erhalten, aber abgestorben
4 assimilierende Laubblätter



bau eingeleitet, der je nach dem intensiven Rand- oder Oberflächenwachstum zur Ausbildung einer mehr gewölbten oder flacheren Polsterform führt. SCHRÖTER (1926) hat bereits darauf hingewiesen, daß an den lebenden Trieben \pm deutlich vier Zonen unterschieden werden können, die jeweils vier Jahresperioden entsprechen (s. Abb. 7d und e).

Vegetative Fortpflanzung: In dem Maße, wie die Sprosse an der Spitze fortwachsen, setzt an deren Basis ein allmähliches Absterben ein. Notwendigerweise muß diese Entwicklung schon nach relativ

kurzer Zeit zur Isolierung der jüngeren peripheren Sproßverbände führen.

Wenn auch der äußere Zusammenhang der Polster trotz Absterbens seiner ältesten Teile in der Regel erhalten bleibt, handelt es sich doch um einen deutlichen vegetativen Fortpflanzungsvorgang, da die hierbei entstehenden «Tochterindividuen» — mindestens physiologisch — auf die eigenen sproßbürtigen Wurzeln angewiesen sind, weil der Zusammenhang mit den älteren Polsterteilen ja unterbrochen ist.

Für eine weitere vegetative Vermehrung und Ausbreitung kommt der mechanischen Wirkung von Lawinen und Steinschlag an den entsprechenden Standorten einige Bedeutung zu.

Auf schmelzendem Lawinenschnee sowie am Fuße von Steinschlagrinnen sind oft zahlreiche abgerissene Polster zu sehen, die aber oft infolge des von ihnen selbst geschaffenen Substrates leicht fortzuleben vermögen, bis der Schnee abgeschmolzen ist, um sich dann mittels der kräftigen Wurzeln dem Boden anzuheften.

Aus *S a m e n* hervorgegangene Jungpflanzen sind teils zahlreich, an anderen Orten seltener zu beobachten.

Vegetationsbildung: Die Polstersegge ist schon mehrfach als starker Schuttstauer und damit als wichtiger Rasenbildner in der alpinen Stufe der Kalkgebirge beschrieben worden. Optimale Entwicklungsmöglichkeiten erreicht die Art im typischen *F i r m e t u m*, wo sie sehr oft den Hauptbestandteil der Vegetationsdecke liefert. Am Übergang auf vegetationslose Kalkgesteinsunterlage nehmen sehr oft Teppiche von *Dryas octopetala* die größte Fläche ein. In diesen *D r y a s - S p a l i e r e n* dehnen sich aber im Laufe der weiteren Entwicklung immer mehr die *Carex firma*-Polster auf deren Kosten aus.

Im Firmetum im Scesaplanagebiet (ca. 2300 m) wurden zusammenhängende Flachpolster bis zu 40 cm gemessen. Diese Polster liegen oft direkt dem nackten Gestein auf. Das dichte Wurzelwerk durchzieht vor allem den eigenen angesammelten Humus, in dem sich im Laufe der Zeit auch anorganische Partikel anreichern. *Carex firma* ist deshalb als guter Humusbildner bekannt, in dem auf diese Weise auch andere Pflanzen sich bald anzusiedeln vermögen. Durch das Absterben zentraler Polsterteile können oft hexenringartige Bildungen beobachtet werden. Besonders in diesen zu Humus zerfallenen Polsterpartien siedeln bald weitere Arten.

An Standorten, wo *Carex firma*-reiche Bestände übergehen in einen \pm geschlossenen Rasen, z. B. vom Typus eines *S e s l e r i e t o - S e m p e r v i r e t u m s*, lösen sich die Flachpolster immer mehr auf

und verschwinden schließlich ganz, da mit den sich ändernden Boden- und Klimabedingungen konkurrenzkräftigere Wuchsformen auftreten.

5. *Saxifraga Seguieri* Spreng.

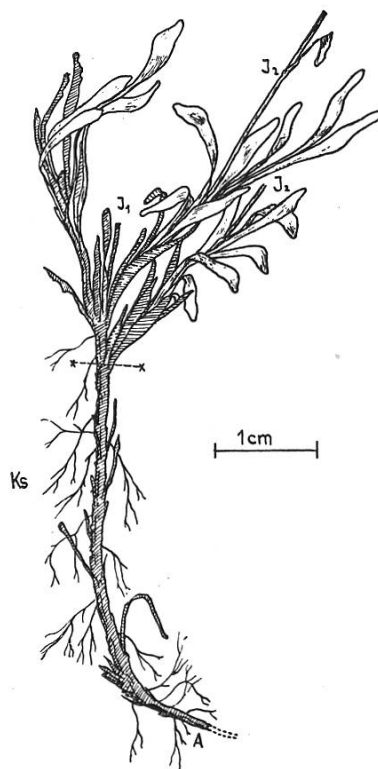
Typus: A. 2.

Allgemeine Standorte: Schuttfluren, Gletschermoränen, feuchter Grus, Felsritzen, humose Abhänge. In Beständen von *Luzula spadicea*, *Oxyria digyna* und *Androsace alpina*.

Wuchsform: Die Wuchsform von *Saxifraga Seguieri* entspricht ganz derjenigen von *Saxifraga androsacea*, welche von RAUH (1939, p. 395) genau beschrieben wurde. Im Prinzip bestehen in der Organisation auch keine Unterschiede zu den Rasenpolstern von *Carex firma*. Die schwache Hauptwurzel wird in gleicher Weise bereits im 1. Jahr durch zahlreiche sproßbürtige Wurzeln ersetzt. Die orthotropen oder am Polsterrande plagiotropen Sprosse schließen ihr Längenwachstum jeweils mit der Ausbildung eines Blütenstandes ab, wobei das Sproßsystem durch austreibende Knospen der obersten Blattachsen fortgeführt wird. Der Jahreszuwachs der einzelnen Triebe in kompakten Polstern beträgt nur wenige mm, kann aber z. B. bei peripheren Zweigen an Standorten auf Grus ein Vielfaches der letzteren betragen (Abb. 8). An Wuchsorten, die beste Entwicklungsmöglichkeiten gestatten, sind Flachpolster mit 30 cm Durchmesser keine Seltenheit.

Vegetative Fortpflanzung: Wenn im Laufe der Entwicklung für die jüngeren Sproßgenerationen hinsichtlich vegetativer Fortpflanzungsvorgänge auch das selbe gilt, was für *Carex firma* ausgeführt wurde, so ist für die Flachpolster von *Saxifraga Seguieri* eine natürliche Aufteilung noch weniger wahrscheinlich als für die Polstersegge. Hingegen kann an

Abb. 8 *Saxifraga Seguieri*



peripherer Rasenpolster-Trieb

- A abgestorbener Achsenteil
- J₁ Infloreszenz des Vorjahres
- J₂ diesjährige Infloreszenzen
- Ks verlängerter Kriechsproß
(durch intensiveres
Randwachstum)

älteren Polstern etwa die Beobachtung gemacht werden, wie infolge Absterbens gewisser «Bezirke» innerhalb derselben eine Aufteilung in einzelne lebende «Pölsterchen» erfolgt, die aber ohne äußere mechanische Einwirkungen wohl dauernd miteinander und mit den abgestorbenen Teilen in Zusammenhang bleiben. Außerdem sind oft gerade die periphersten Triebe der plagiotrop etwas ausgedehnten Sproßteile relativ schwächer mit Wurzeln besetzt.

Für die Vermehrung und eine wirksame Ausbreitung der Art kommt den kleinen, vom Wind verbreiteten Samen die größte Bedeutung zu.

Vegetationsbildung: Durch das vegetative Wachstum in der Ausbildung der Flachpolster trägt die Art manchenorts bei zur Berasung kalkarmer Schuttböden, verlangt aber für ihre Weiterentwicklung ausgiebige winterliche Schneebedeckung. Die Bedeutung als starker Humusbildner tritt besonders an vegetationslosen Standorten, wie ruhendem Schutt, Grus und überrieselten Felsspalten, hervor.

In Rasenpolstern von ca. 30 cm Durchmesser wurde bereits eine Humusschicht bis zu 8 cm Mächtigkeit gemessen. Auf einer ausgedehnteren, alten Moränenfläche am Fuß des Piz Müsella (Keschgebiet, ca. 2650 m) bedeckte *Saxifraga Seguieri* — was wohl nicht oft zu beobachten sein wird — in größeren, bis meterlangen zusammenhängenden Teppichen eine ansehnliche Fläche (ca. 300 m²) des im übrigen vegetationsarmen Bodens. *Saxifraga Seguieri* bildete dort zu jenem Zeitpunkt (August 1952) mit einigen Begleitarten gleichsam ein Übergangsstadium von einem Initialstadium (mit *Arabis coerulea*, *Veronica alpina*, *Epilobium alpinum*, *Cerastium pedunculatum*, *Sagina saginoides*, *Saxifraga aspera* ssp. *bryoides* u. a.) zu einem geschlossenen Rasen mit vorwiegend *Luzula spadicea*.

In den ungewohnt ausgedehnten *Saxifraga*-Rasen hatten sich verschiedene andere Arten angesiedelt, von welchen vorderhand allein *Salix herbacea* in der weiteren Vermehrung Erfolg zu haben schien.

In der eigentlichen Übergangszone zum *Luzula spadicea*-Rasen dominierte bereits die Krautweide auf Kosten des Steinbrechs. Dessen ehemals zusammenhängende Polster waren z. T. noch als solche in verrottetem Zustand unter und zwischen den Kriechsprossen von *Salix herbacea* zu erkennen.

Dieses Vegetationsbild im kleinen bot sich dem Betrachter im August 1952. Heute (September 1954) dominiert an der gleichen Übergangsstelle von der offenen Schuttvegetation zum geschlossenen *Luzula spadicea*-Rasen bereits nicht mehr *Saxifraga Seguieri*. Dort, wo noch vor kurzer Zeit der Steinbrech breite Teppiche bildete, wuchern nun — dominierend — in der dadurch humusreicheren Unterlage die ausgedehnten Kriechtriebe von *Salix herbacea*.

Es ist dies ein Beispiel, wie sich das Verhältnis der dominierenden Arten unstabiler Vegetationsstadien oft in sehr kurzer Zeit ändert.

6. *Juncus trifidus* L.

Typus: A. 3.

Allgemeine Standorte: Humusreiche Rasen, windoffene Rasenpolster, sonnige, trockene und steinige Halden, gelegentlich als Pionier auf Geröll und Fels. In der Carex-Elyna-Stufe in *Festuca Halleri*-reichen Beständen sowie im Curvuletum.

Wuchsform: Zum Unterschied der eigentlichen Horste ist — trotz oft sehr reicher Verzweigung und Seitenastbildung — eine Hauptwuchsrichtung \pm stark betont. Ist die Weiterentwicklung der jeweils angelegten Seitensprosse gegenüber der Entwicklungsrichtung der relativen Hauptachse im Verhältnis stark gehemmt, so resultiert aus diesem Wachstum die typische Kammhorstform (Abb. 9). So charakteristisch allerdings, wie diese Wuchsform beispielsweise am Achsensystem von *Scirpus Holoschoenus* (bes. in Sanddünen) oder dem spanischen *Lygaeum Spartum* verwirklicht ist, kann die Ausbildung bei *Juncus trifidus* wohl nur selten und ausnahmsweise beobachtet werden. Bei den soeben erwähnten außeralpinen Arten ist die kräftige Hauptachse eigentlich eine Folge zahlreicher, kurzer, plagiotroper Abschnitte, die stets \pm gleiche Wuchsrichtung beibehalten. In einem Jahr werden in der gleichen Richtung hintereinander mehrere Triebe ausgebildet, deren jeder nach einer ganz kurzen plagiotropen Phase (ca. 0,5 cm) in einem orthotropen Assimilations- oder Infloreszenzspieß endet. Noch bevor der orthotrope Spieß ausgewachsen ist, hat bereits der nächste, davor angelegte Erneuerungstrieb die Knospenhülle der Niederblattscheiden durchbrochen, so daß nach relativ kurzer Zeit zahlreiche Triebe vom kräftigeren plagiotropen Kriechspießabschnitt in einer Linie rechtwinklig abzweigen, was dem Achsensystem die charakteristische Kammform verleiht!

Die Entwicklung des Sproßsystems von *Juncus trifidus* verläuft nun im Prinzip nach demselben soeben beschriebenen Plan.

Unsere alpine Art unterscheidet sich aber im gesamten durch eine viel intensivere Verzweigung sowie dadurch, daß die Erneue-

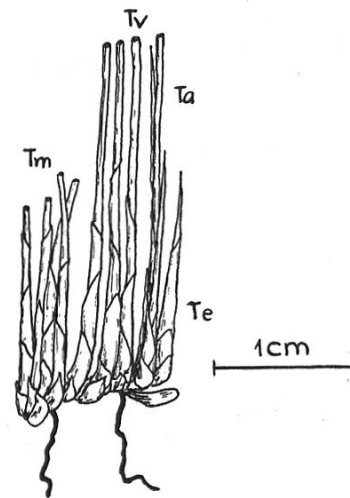
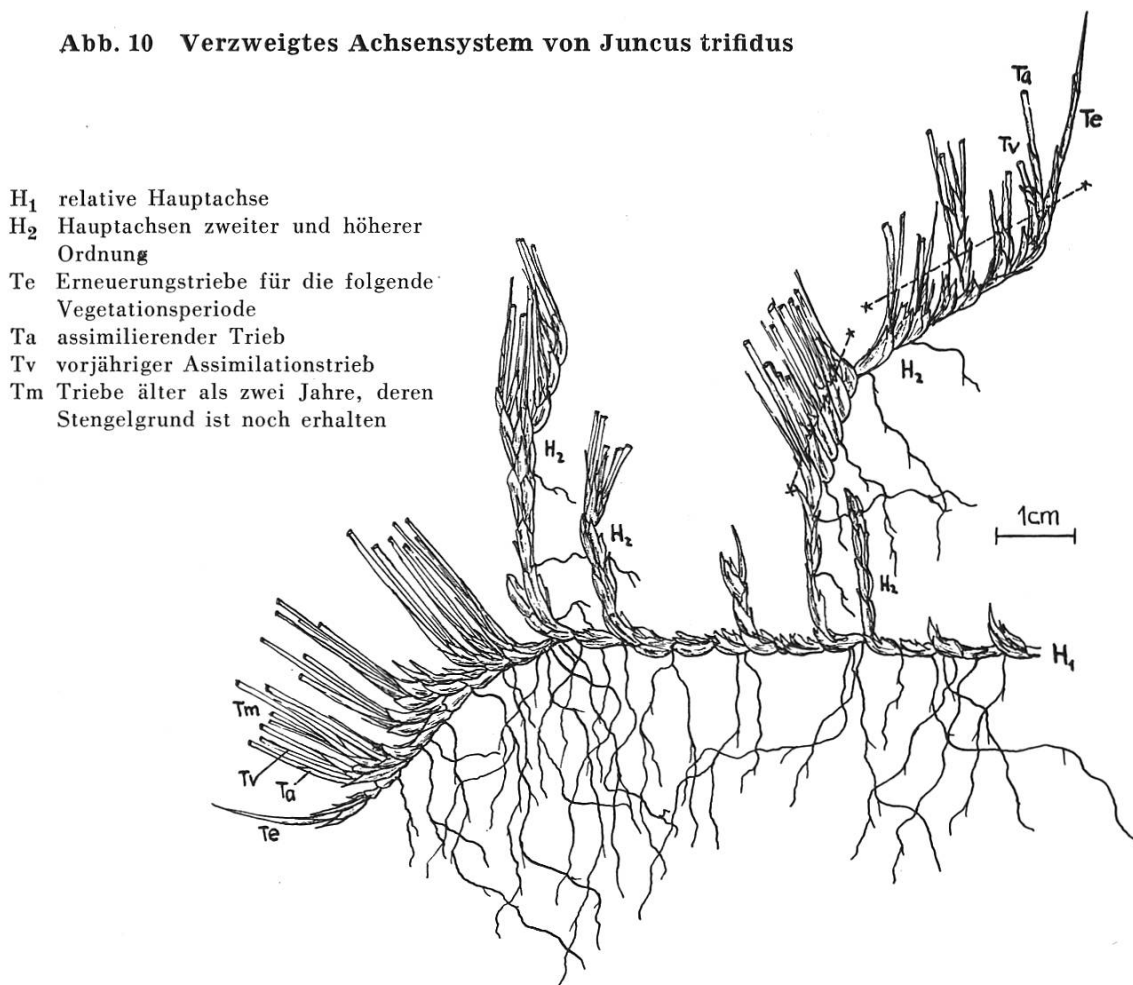


Abb. 9 *Juncus trifidus*

Spitzenregion aus einem
Kammhorstspieß

rungszone an Haupt- und Nebenachsen auf eine oder wenige Erneuerungsknospen beschränkt bleibt. Im allgemeinen lassen sich an sämtlichen lebenden Sproßspitzen drei Triebperioden deutlich unterscheiden (s. Abb. 9 und 10). Unmittelbar neben dem grünen Assimilations- oder Infloreszenztrieb ist meist in der äußeren Form auch der des letzten Jahres noch erhalten, wenngleich physiologisch nicht mehr tätig. Aus dessen Niederblattachsel hat sich der diesjährige, grüne Trieb entwickelt. Derselbe trägt am Grunde bereits 1 bis 2 (seltener mehr) Erneuerungstriebe, die in der nächsten Vegetationsperiode das Achsensystem sympodial fortführen und zu Assimilations- oder Infloreszenzsprossen werden. Auch die Stengelbasen der orthotropen, mehr als zweijährigen Halme bleiben meist noch einige Jahre in Form der röhrenförmigen Niederblattscheiden erhalten. Die noch älteren Sproßgenerationen sind dann meist nur noch durch die kurzen plagiotropen Abschnitte gekennzeichnet.

Abb. 10 Verzweigtes Achsensystem von *Juncus trifidus*



Sproßbürtige Wurzeln werden in der Regel schon im ersten Jahr erzeugt. Deren Anzahl scheint an einer bestimmten Stelle später oft noch eine Zunahme zu erfahren.

Die älteren plagiotropen Grundachsenteile vermögen offenbar noch längere Zeit u. a. auch Funktionen als Leitungsorgane zu erfüllen.

Die **Gesamtwuchsform** wird wahrscheinlich durch die Entwicklungsbedingungen am Standort etwas beeinflußt. SÖYRINKI (1939) beschreibt aus Finnland eine gewöhnlich ringförmige Ausbreitung vom Zentrum nach außen. *Juncus trifidus* soll übrigens in Skandinavien, wo diese Art auf Gebirgsebenen und in breiten Tälern, auf ebenem und sehr trockenem Boden große Flächen bedeckt, in der Vegetationsentwicklung eine bedeutende Rolle spielen.

Sämtliche ausgegrabenen Exemplare von Felsbändern am Piz Forun — zirka 2700 m (in Begleitung von *Empetrum nigrum*, *Loiseleuria procumbens*, *Carex curvula*, *Avena versicolor*, *Agrostis rupestris*, *Senecio incanus* ssp. *carniolicus* u. a.) — zeichneten sich durch bandartige, dicht gedrängte Achsensysteme aus. In mit Humus angefüllten Felsspalten ist diese bandförmige, in einer Richtung betonte Wuchsrichtung natürlich noch ausgeprägter. An solchen Standorten konnten zusammenhängende Kammhorstkomplexe von über 1 m Länge gemessen werden. Zu einem 35 cm langen und 1 cm breiten, zusammenhängenden Sproßsystem gehörten ca. 400 Triebe! Die Tiefenlage der unterirdischen Teile beträgt stets etwa 2–3 cm.

In Beständen von *Festuca Halleri* (Keschgebiet, ca. 2700 m) schien *Juncus trifidus* eher horstähnliche Formen anzunehmen. Aus den oben genannten Gründen soll die Wuchsform von *Juncus trifidus* in diesem Zusammenhang aber nicht als Horst bezeichnet werden. Die untersuchte Art nähert sich hierin aber den Horstpflanzen mit extravaginalem Trieberneuerung und nimmt in gewissem Sinne eine Mittelstellung ein zwischen typischer Horst- und Kammhorstform.

Nachträglich sei noch darauf hingewiesen, daß die normalerweise \pm plagiotrop wachsenden Haupt- und Nebenachsen zuweilen ihre Wuchsrichtung bis zur orthotropen ändern (s. Abb. 10); dies eventuell aus Raumangel an Entwicklungsmöglichkeiten.

Vegetative Fortpflanzung: Wie aus der Entwicklung des Sproßsystems hervorgeht, dauert das Wachstum wohl lange Zeit fort, bis durch den natürlichen Lebensablauf eine vegetative Vermehrung einsetzt. Auch nach dem Absterben älterer Teile scheint der äußere Zusammenhang jüngerer Sproßgenerationen nicht sogleich unterbrochen zu werden. Die vegetative Fortpflanzung ist für die Art lokal sicher von großer Bedeutung.

Vermehrung durch Samen: Die oft reichlich entwickelten, kleinen feilspanförmigen Samen werden durch den Wind ausgebreitet. Nach den eigenen

Beobachtungen in der Natur sind Keimlinge sehr selten. SÖYRINKI (1939) erzielte in Finnland nach Frostbehandlung 1% Keimung, ohne Frosteinwirkung 22 %. Er selbst gibt Keimlingsfunde — wenn anscheinend auch spärlich — an den charakteristischen Standorten an. KOTUNIEMI (1932) dagegen hat auf seinen Probestellen in den subalpinen Birkenwäldern Finnlands keine Samenkeimlinge beobachtet.

7. *Avena versicolor* Vill.

Typus: A. 4. b.

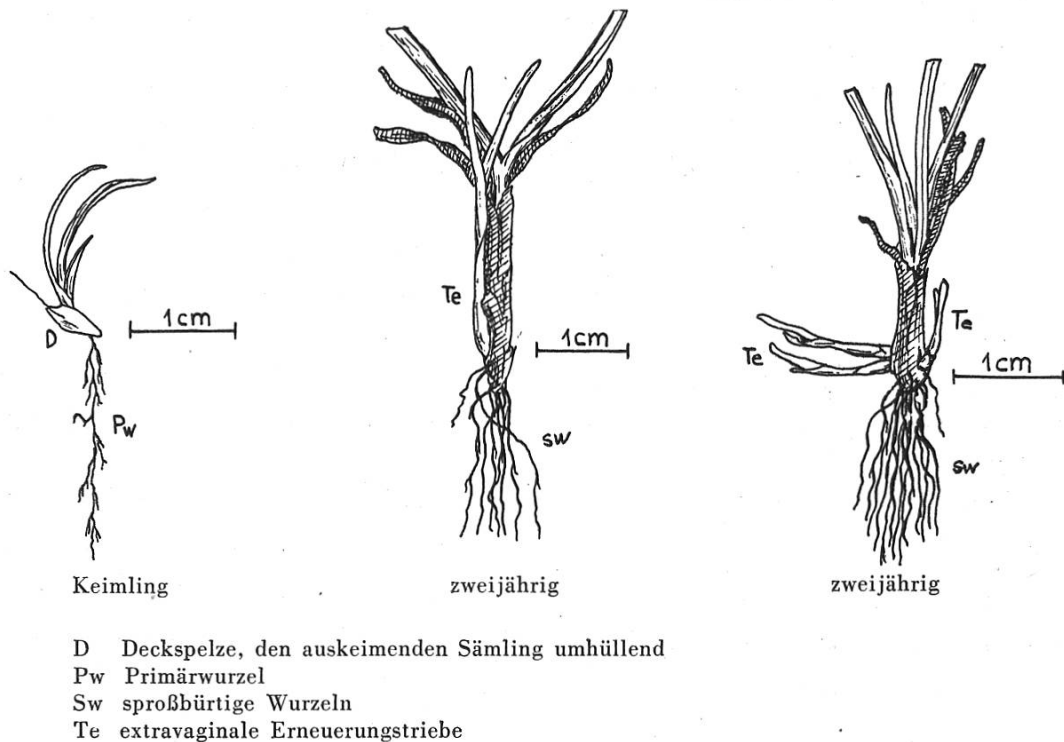
Allgemeine Standorte: kurzrasige Alpwiesen, besonders in *Carex curvula*- und Zwergstrauchbeständen; nach BRAUN-BLANQUET (1932–1935) eine der allgemeinsten Charakterpflanzen des nivalen Curvuletums.

Wuchsform: Denken wir uns die plagiotropen Abschnitte der Kammhorste weiter verkürzt sowie einen Verzweigungsmodus, bei dem nicht mehr eine bestimmte Wuchsrichtung gefördert erscheint, so ergibt sich das Verhalten der Horstpflanzen mit *extravaginalen* Erneuerungssprossen. Die Trieberneuerung bei *Avena versicolor* ist nicht in jedem Fall typisch extravaginal. Weil die in der Regel hinfälligen äußersten Blattscheidenhüllen gelegentlich längere Zeit erhalten bleiben und die austreibenden Knospen sehr früh im Wachstum orthotrop gerichtet sind, kommen die Jungtriebe eng an die aufrechten Stengelbasen des Vorjahres zu liegen, so daß dieses Verhalten einen Übergang darstellt zu dem der Horstpflanzen mit typisch intravaginal entwickelten Erneuerungstrieben.

Die Erneuerungszone wird vor allem gebildet von den dicht zusammengedrängten basalen Knoten (*Bestockungsknoten*). Zuweilen entspringen auch den etwas entfernten, jedoch noch innerhalb der Scheiden liegenden Nodien Tochttersprosse. Der über den grundständigen Blattscheiden entwickelte Halm besteht normalerweise aus einem einzigen Internodium.

Die am Keimling deutlich ausgebildete *Primärwurzel* (s. Abb. 11) wird im Verlaufe des ersten Jahres durch sproßbürtige Wurzeln ersetzt. Wenn in der folgenden Vegetationsperiode ein oder mehrere Erneuerungstriebe die Scheiden durchbrechen (Abb. 11), so werden oft wenig später auch schon die ersten sproßbürtigen Wurzeln erzeugt, wodurch der junge Assimilationstrieb früh sich selbständig zu ernähren vermag, indessen er aber morphologisch mit den älteren Horstteilen in Verbindung bleibt. Die Zahl der Erneuerungstriebe pro Sproß und Jahr ist normalerweise auf einen bis wenige beschränkt. Ältere Horste mit zahlreichen Sproßachsen sind meist so

Abb. 11 *Avena versicolor*



dicht gedrängt, daß die am Grunde neugebildeten Triebe zuerst \pm deutlich plagiotrop an den Rand des Horstes hinauswachsen, ehe sie in orthotrope Richtung umbiegen. In diesem Fall sind die Internodien der waagrechten Scheidenregion etwas verlängert; deren Knoten entspringen ebenfalls Wurzeln. Die Grundachsenteile der Horste verlaufen ca. 2 cm tief im Substrat. Dadurch ist besonders die basale Region für Neubildungen mechanischen und Frostschädigungen weitgehend entzogen.

Avena versicolor bildet Horste von relativ geringer räumlicher Ausdehnung.

Vegetationbildend tritt diese Art meist nicht besonders hervor. Im Curvuletum-Rasen wie auch in geschlossenen Beständen mit *Carex sempervirens* und *Festuca pumila* ist *Avena versicolor* gelegentlich als Dominante anzutreffen.

Vegetative Fortpflanzung: Eine wirksame vegetative Propagation kommt — der Wuchsform entsprechend — nicht in Frage. Wohl können immer wieder Verselbständigungen einzelner Triebe oder Sproßverbände beobachtet werden, jeweils aber nur auf sehr beschränkter Fläche, da ja auch die horizontale Ausbreitung der Horste eine sehr geringe bleibt.

Generative Fortpflanzung: Keimlinge und Jungpflanzen jeden Alters an den verschiedenen Standorten lassen auf eine wirksame Vermehrung mittels Samen bzw. Früchten schließen. Die großen häutigen Deckspelzen wirken bei der Ausbreitung durch den Wind als Flugorgane und umhüllen den Sämling oft noch im Stadium der Keimung (s. Abb. 11). BRAUN (1913) erzielte mit Samen aus dem Berninagebiet (2200 m) eine Keimfähigkeit von 19 %.

8. *Agrostis alpina* L.

Typus: A. 4. b.

Allgemeine Standorte: bevorzugt humose Rasen, Weiden, Magermatten, Wildheuplätze, seltener auf Fels, oft an windoffenen, wintersüber schneefreien Stellen; im Curvuletum.

Wuchsform: Anlage und Weiterentwicklung der Jungtriebe erfolgen bei dieser Art nach dem für die Horstpflanzen mit charakteristisch intravaginaler Trieberneuerung zugrundeliegenden Modus. Die basalen Scheidenhüllen dauern nicht sehr lange aus, so daß die jüngeren Sproßgenerationen bald in einzelnen, von jüngeren Blattscheiden umhüllten Triebbündeln sichtbar werden.

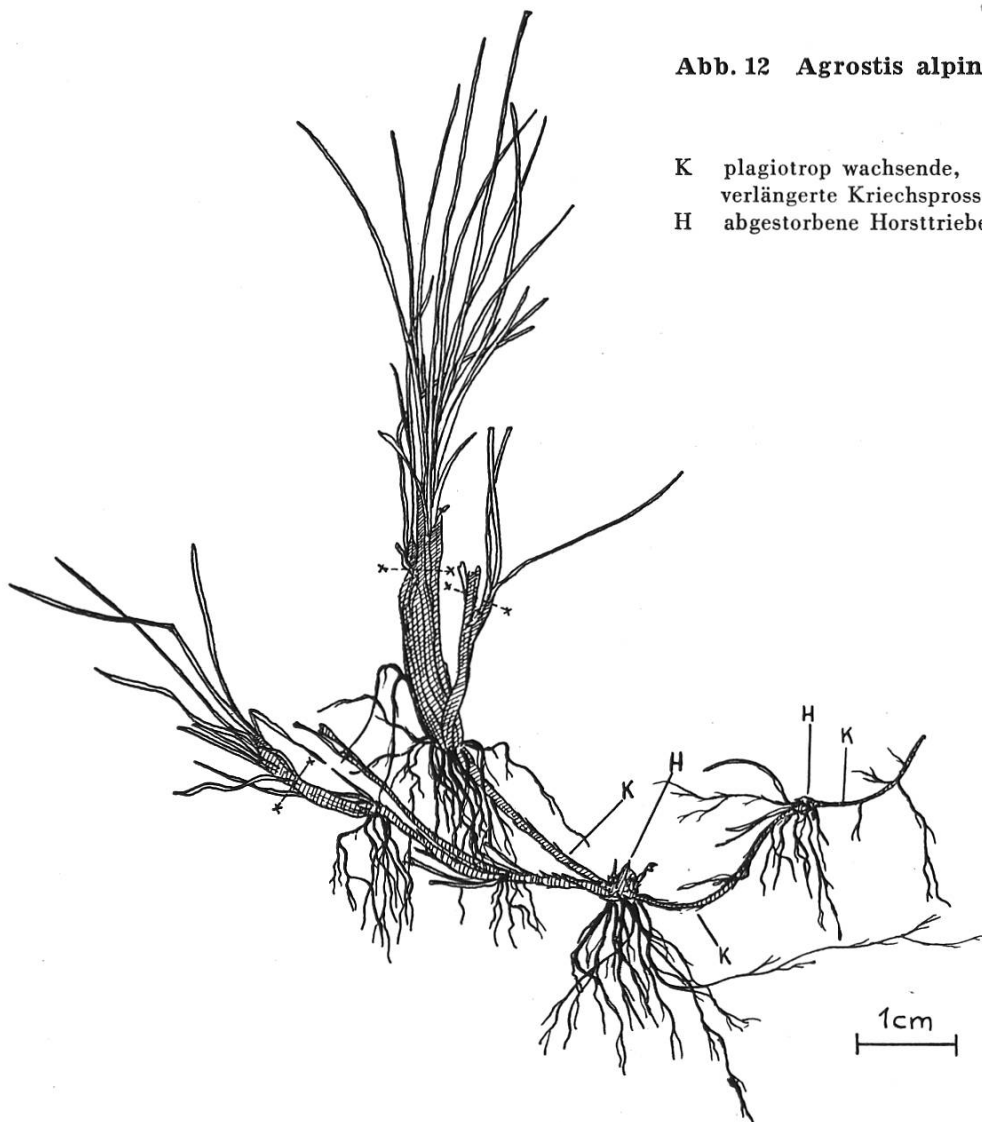
Vergleiche verschiedenaltiger Jugendstadien lassen auf eine späte Blühreife in der Natur schließen, die erst nach einigen Jahren erreicht wird. Obwohl die Keimpflanzen meist schon im ersten Jahr neue Triebe ausbilden, ist das gesamte Wachstum der Horste doch als langsam zu bezeichnen.

Im Gegensatz zu *Agrostis alpina* und *A. rupestris* werden die Grundachsen von *Agrostis tenuis* auch im natürlichen Verhalten als kriechend angegeben (z. B. SCHRÖTER 1926).

Bei den meisten horstbildenden Arten, die außer den Standorten in geschlossenen Rasen auch auf Schutt und Geröll wachsen, ist für jene Wuchsorte mit leicht beweglicher Unterlage die \pm ausgeprägte Bildung pseudorepenter Triebe charakteristisch (s. *Festuca pumila*). Bei *Agrostis alpina* treten ausläuferartige Kriechsprosse — wenn anscheinend auch nur sehr vereinzelt — zuweilen selbst in humosem Substrat auf.

Innerhalb eines größeren Polsters (ca. 70 cm Länge) von *Silene acaulis* (Vernelatal im Vereinagebiet, ca. 2300 m) wuchsen unter den zahlreichen Arten als «Polsterepiphyten» besonders reichlich Sprosse oder bereits kleine Horste von *Agrostis alpina*. Deren scheinbar alleinstehende Triebe erwiesen sich meist als durch unterirdisch verlängerte Kriechsprosse miteinander in Verbindung stehend. Die verlängerten Kriechsprosse durchwucherten vor allem den oberen, bereits verwitterten, lockeren Teil des *Silene*-Polsters und wurden mit Längen bis zu 10 cm gemessen (s. Abb. 12).

Abb. 12 *Agrostis alpina*



Diese plagiotropen Abschnitte gehen offensichtlich durch Internodienstreckung und Umstimmung der Wachstumsrichtung aus gewöhnlichen basalen Achsenpartien hervor. Den Knoten der verlängerten Internodien entspringen ebenso kräftige sproßbürtige Wurzeln; zuweilen treten Verzweigungen auf. In der Nähe der Oberfläche gehen die Kriechsprosse zur Bildung neuer Horste über. Was für Faktoren die normalerweise dichten Horste zur Ausbildung von Kriechtrieben veranlassen, bleibt weiteren Untersuchungen vorbehalten.

Vegetative Fortpflanzung: Mit der Entwicklung ausläuferartiger Kriechsprosse nach der beschriebenen Weise liegt vegetative Fortpflanzung für *Agrostis alpina* eindeutig vor, scheint aber besser als Ausnahme bewertet zu werden. Auch im Curvuletum-Rasen wurde

die Beobachtung gemacht, wie ältere *Agrostis*-Horste infolge Absterbens zentraler Partien eine Aufteilung in periphere «Tochterhorste» erfahren können, welche höchstens morphologisch in gewissem Sinne noch miteinander in Beziehung stehen.

Von größerer und vorherrschender Wirksamkeit — besonders auch im Hinblick auf die weitere Ausbreitung — ist zweifellos auch für diese Art die **Reproduktion durch Samen**.

9. *Festuca pumila* Chaix.

Typus: A. 4. b.

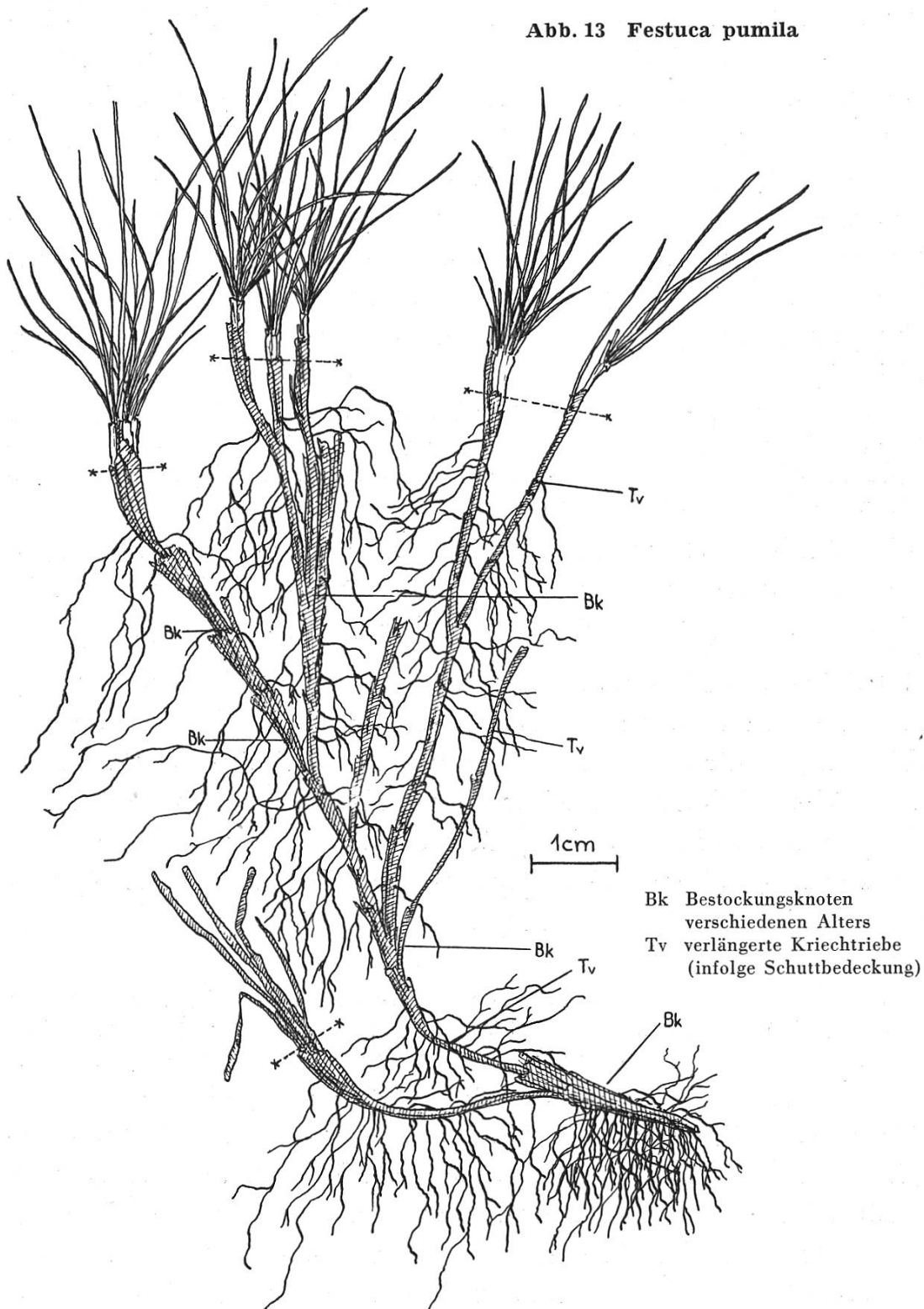
Allgemeine Standorte: Alpwiesen, Wildheuplätze, Felsen, Felsspalten, Felsschutt, besonders auf kalkreicher Unterlage; eingestreut in *Elyna*- und *Sesleria coerulea*-Rasen.

Wuchsform: An Standorten mit stabiler Bodenunterlage bildet *Festuca pumila* stets dichte Horste, deren Triebe alle umscheidet sind. Nach den Beschreibungen von HESS (1909, p. 64) wachsen die Zweige vorerst 2–3 cm weit innerhalb der Blattscheiden. Aus den ersten zwei bis drei kurzen, offenen Scheiden folgen 1 bis 2 geschlossene, welche die Länge der die Muttertriebe umhüllenden erreichen. Erst jetzt dringen die Blattspreiten des jungen Sprosses aus der vielfachen Hülle hervor, während der Stengel zu diesem Zeitpunkt nur aus einer Region gehäufte Knoten besteht. In dieser Form sollen die sterilen Triebe mehrmals zu überwintern vermögen. Die ausgebildeten Blätter und Scheiden sterben aber jeweils ab. Da die Scheiden stehen bleiben, erfährt die ganze Scheidenröhre alljährlich eine Verstärkung. Diese Hüllen verwitern erst nach einer gewissen Zeit und reißen dann allmählich auf.

Bei der Ausbildung eines Blütenstandes bilden (nach HESS) die Scheiden der 2 bis 4 jüngsten Blätter eine starke Röhre, in welcher der noch schwache Halm emporwächst. Gleichzeitig entspringen den darunterliegenden Insertionen letztjähriger Blätter Seitenzweige. Auf diesem Stadium entstehen oft bereits sproßbürtige Wurzeln. Zuweilen soll ein solcher junger Trieb auch schon selber wieder einen neuen Zweig bilden.

An steinigten Hängen, auf Schutt- und Geröllhalden lösen sich die dichten Horste oft in ein lockerer verzweigtes Achsensystem auf (s. Abb. 13).

Abb. 13 *Festuca pumila*



Die Horste wirken stark schuttstauend. Durch die Masse des aufgehaltenen, angesammelten Materials biegen sich die Zweige an ihrer Basis nach der unteren freien Seite um und verlaufen \pm weit dem Boden anliegend und sproßbürtige Wurzeln erzeugend. Infolge Licht-

mangels verlängern sich meist zudem die grundständigen Internodien. In erhöhtem Maße ereignet sich dieser Vorgang dann, wenn ganze Horste von Schutt zugedeckt werden. Normalerweise stehen die *Bestockungsknoten*, welchen die jungen Triebe entspringen, dicht gedrängt. Durch Verschüttung tritt Internodienstreckung ein. Gelangen die verlängerten Kriechtriebe früher oder später wieder an die Oberfläche, so beginnt von neuem eine horstartige Entwicklung. Dieser Vorgang kann sich mehrmals wiederholen. Die Bestockungsknoten sind jeweils die Stellen intensivster Wurzelbildung (s. Abb. 13).

In Kalkgeröllhalden der Sulzfluh wurden Individuen beobachtet, deren jüngste periphere Sprosse in einer Entfernung bis zu ca. 20 cm von dem noch erhaltenen Ausgangshorst wuchsen und nur durch fädige Kriechsprosse mit demselben in Verbindung standen.

Eine ähnliche, aber z. T. mehr orthotrop gerichtete Verlängerung von Basalgliedern ist weiter an den Horsten nachzuweisen, die in Klüften zwischen größeren Gesteinsblöcken wurzeln.

Vegetative Fortpflanzung: Die Scheiden der unterirdisch gestreckten Internodien verwesen nach wenigen Jahren, so daß die ältesten Verbindungen nur noch mittels dünner Sproßteile aufrechterhalten bleiben. Mit zunehmendem Alter nimmt aber deren Hinfälligkeit zu und führt nach einer gewissen Zeit zur Auflösung und damit zu einer Isolierung jüngerer Zweigsysteme. Durch mechanische Einwirkungen infolge von Substratbewegungen können solche Vorgänge beschleunigt werden.

Generative Fortpflanzung: Das überall zahlreiche Auftreten von Jungpflanzen jeden Alters läßt eine wirksame Fortpflanzung der durch den Wind ausgebreiteten Früchte vermuten, welche allein für eine Ausbreitung und Vermehrung der Individuenzahl doch stark im Vordergrund stehen dürfte.

Vegetationsbildung: *Festuca pumila* vermag einerseits direkt nackten Boden zu besiedeln und wirkt somit vor allem als Schuttstauer und deshalb auch als Pionier für eine weitere Vegetationsentwicklung. Andererseits sind es oft die kompakten *Festuca*-Horste, welche an besonders exponierten Standorten, z. B. der vereinten Wirkung von Wind und Viehtritt, welche zu einem allmählichen lokalen Abbau der Vegetationsdecke führen kann, am längsten zu widerstehen vermögen. Außerdem ist *Festuca pumila* oft eine wichtige aufbauende Komponente des Firmetums, Elynetums und Seslerieto-Semperviretums bzw. deren Initial- und Übergangsstadien.

10. *Carex curvula* All.

Typus: A. 4. b.

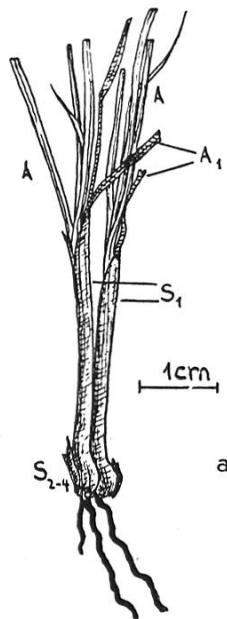
Allgemeine Standorte: Humusböden, Felsritzen, seltener im offenen Felsschutt, auf kristallinem Gesteinsuntergrund, Bündnerschiefer.

Wuchsform: *Carex curvula* vertritt ganz ausgesprochen den Typus von Horstpflanzen mit intravaginaler Trieberneuerung. Alle lebenden Assimilations- und Infloreszenztriebe älterer Horste sind von einer vielfachen Hülle von Blattscheiden umgeben. Die als «Strohtunika» bezeichnete Scheidenröhre ist durch eine hohe Resistenz gegen Verwitterung ausgezeichnet. Diese zähen Scheidenresten, oft bis zu 5 cm hoch, stecken zum größeren Teil im humosen Substrat und bleiben meist mehrere Jahre erhalten. Das Wachstum der Horste verläuft an den natürlichen Stand-

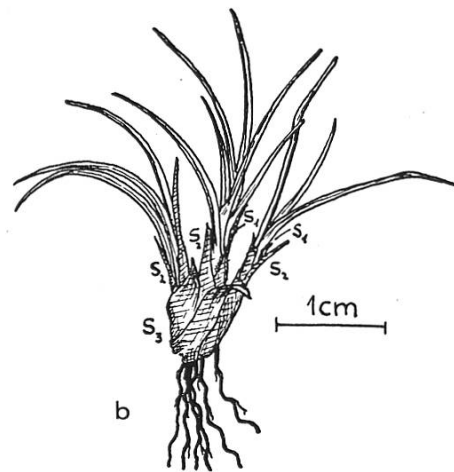
orten sehr langsam. Die jungen Horste verharren wohl etliche Jahre im vegetativen Zustand, bis sie zur Blühreife gelangen. Qualitative Unterschiede in bezug auf Wachstum und Verzweigung etwa zum Verhalten von *Festuca pumila* bestehen nicht. In

Abb. 14 b ist ein ca. fünfjähriges Exemplar mit vier je drei-blättrigen Assimilationstrieben dargestellt. Die beiden

seitlichen Sprosse haben in der letzten Vegetationsperiode keine Erneuerungstriebe ausgebildet. Die zwei mittleren, durch Verzweigung in der letzten Vegetationsperiode entstandenen Triebe sind nun jeder einzeln von S_1 -, beide zusammen von S_2 -Scheiden umhüllt. Die Er-



2 Erneuerungstriebe eines vieljährigen Horstes nach Entfernen der gemeinsamen älteren Blattscheidenhüllen



ca. fünfjähriger Horst

- A Assimilierende Blattspreiten
- A₁ Blattspreiten des letzten Jahres
- S₁ Blattscheiden des letzten Jahres, diesjährige Triebe umhüllend
- S₂ Blattscheiden, letztjährige Triebe (S₁) umhüllend
- S₃ Blattscheiden, S₂ umhüllend

neuerungstriebe werden meist nur in geringer Zahl, sehr oft nur einzeln angelegt.

Den Standorten entsprechend, ist für die Krummsegge im allgemeinen eine Bildung ausläuferartiger Kriechsprosse durch die Wirkung irgendwelcher Milieueinflüsse nicht anzunehmen.

Vegetative Fortpflanzung: Daß mit der Entwicklung und dem natürlichen Lebensablauf der Horste ein gewisses Ausmaß vegetativer Fortpflanzung einhergeht, steht wohl außer Zweifel. Inwieweit von einer wirksamen vegetativen Vermehrung gesprochen werden kann, ist nicht so einfach zu entscheiden, da für natürliche Isolierungen von Tochtertrieben bzw. Horsten größere Zeiträume zu berücksichtigen sind. Außerdem hält es auch an alten, ausgedehnten Horsten schwer an, klar zu entscheiden, ob die durch das dichte Wurzelwerk sowie die lange erhalten bleibenden Blattscheiden zu dichten Verbänden zusammengedrängten Horsttriebe physiologisch und morphologisch isoliert seien oder nicht.

An manchen Standorten wurden keine **Keimpflanzen** beobachtet. Sind trotz völligen Fehlens von Blüten- und Fruchtständen neben einer relativ geringen Zahl von Jungpflanzen größere Flächen von *Carex curvula* bedeckt und berücksichtigen wir den aufbauenden Wert und die Stabilität der Krummsegge in den nach dieser Art benannten Beständen, so kommt doch an solchen Stellen mindestens die Bedeutung des vegetativen Wachstums von *Carex curvula* zum Ausdruck.

Vegetationsbildung: Wohl mit Recht ist die Krummsegge als die wichtigste Rasenpflanze des alpinen Curvuletums bezeichnet worden. Selber stark humusbildend, ist *Carex curvula* auf Schutt jedoch anderen Arten in der Konkurrenzfähigkeit nicht gewachsen (s. *Chrysanthemum alpinum*). Dieser Klimaxrasen in der alpinen Stufe der Zentralalpen stellt sich erst auf stark versauerten, humusreichen Böden ein.

11. *Doronicum grandiflorum* Lam.

Typus: A. 5. a.

Allgemeine Standorte: In ruhendem und beweglichem Kalkschutt, Kalkgeröll, seltener auf steinigen Rasen oder in Felsspalten.

Wuchsform: *Doronicum grandiflorum* ist ein charakteristisches Beispiel für den Typus, welcher Arten mit verzweigten homorhizen Erdstämmen zusammenfaßt.

Die Primärwurzel ist nur kurze Zeit in Funktion und wird bereits im ersten oder spätestens im zweiten Jahr durch kräftige sproßbürtige Wurzeln ersetzt (s. Abb. 15). Der in der folgenden Zeit ständig sich verlängernde Erd-

stamm verläuft — je nach Standort — \pm plagiotrop und ist von sympodialelem Aufbau. Jedes Jahr gelangen orthotrop orientierte Blatt- und Blütenstände tragende Triebe zur Ausbildung, die am Ende der Vegetationsperiode jeweils absterben. Sie hinterlassen lediglich an der Insertionsstelle am Rhizom einen Wulst. Diese persistierenden Überreste verleihen älteren Rhizomen die geringelte Oberfläche (Abb. 16). Durch das Austreiben von Knospen der Niederblattachsen jeweiliger Jahrestriebe wird der Erdstamm im folgenden Jahr sympodial fortgeführt. Mit der Weiterentwicklung der Grundachse werden auch zahlreiche lange und kräftige sproßbürtige Wurzeln gebildet, die nach JENNY-LIPS (1930) den Erdstamm durch kontraktile Tätigkeit in seiner Lage festhalten.

Das Achsensystem verläuft — je nach Mächtigkeit des Lockergerölls — verschieden tief, im feineren, etwas gefestigten Schutt-Geröll jedoch höchstens ca. 5 cm tief. Oft entstehen noch an den im gleichen Jahr entwickelten Rhizomteilen sproßbürtige Wurzeln. Der jährliche Zuwachs des Erdstammes beträgt im Mittel etwa 0,5 cm, kann aber auch 1 cm erreichen. — Nach HESS (1909, p. 161) sterben die sproßbürtigen Wurzeln mit den dazugehörigen Stengelteilen in einem Alter von 10–20 Jahren ab.

Nach dem gleichen Autor sollen — mit Ausnahme der regelmäßigen sympodialen Erneuerung — die Achselknospen sehr selten aus schlagen, wodurch der Erdstamm meist unverzweigt bleibe. Die eigenen Untersuchungen durch sorgfältiges und möglichst vollständiges Ausgraben älterer Erdstammkomplexe schienen — wenigstens an den

Abb. 15 *Doronicum grandiflorum*

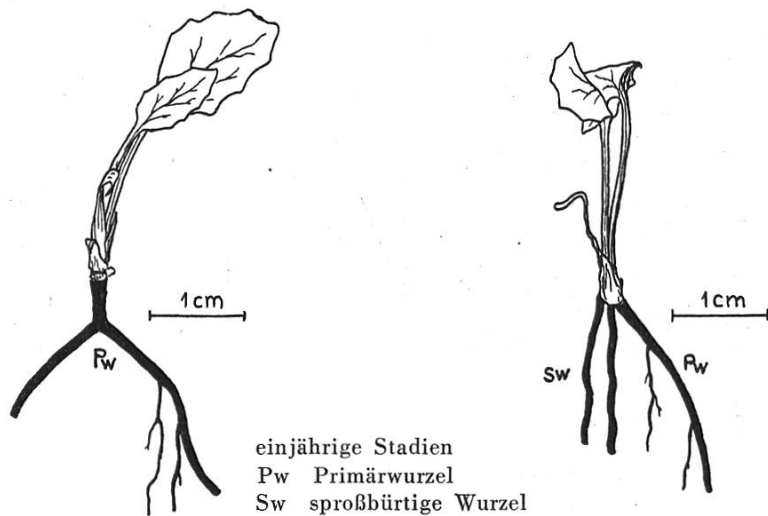
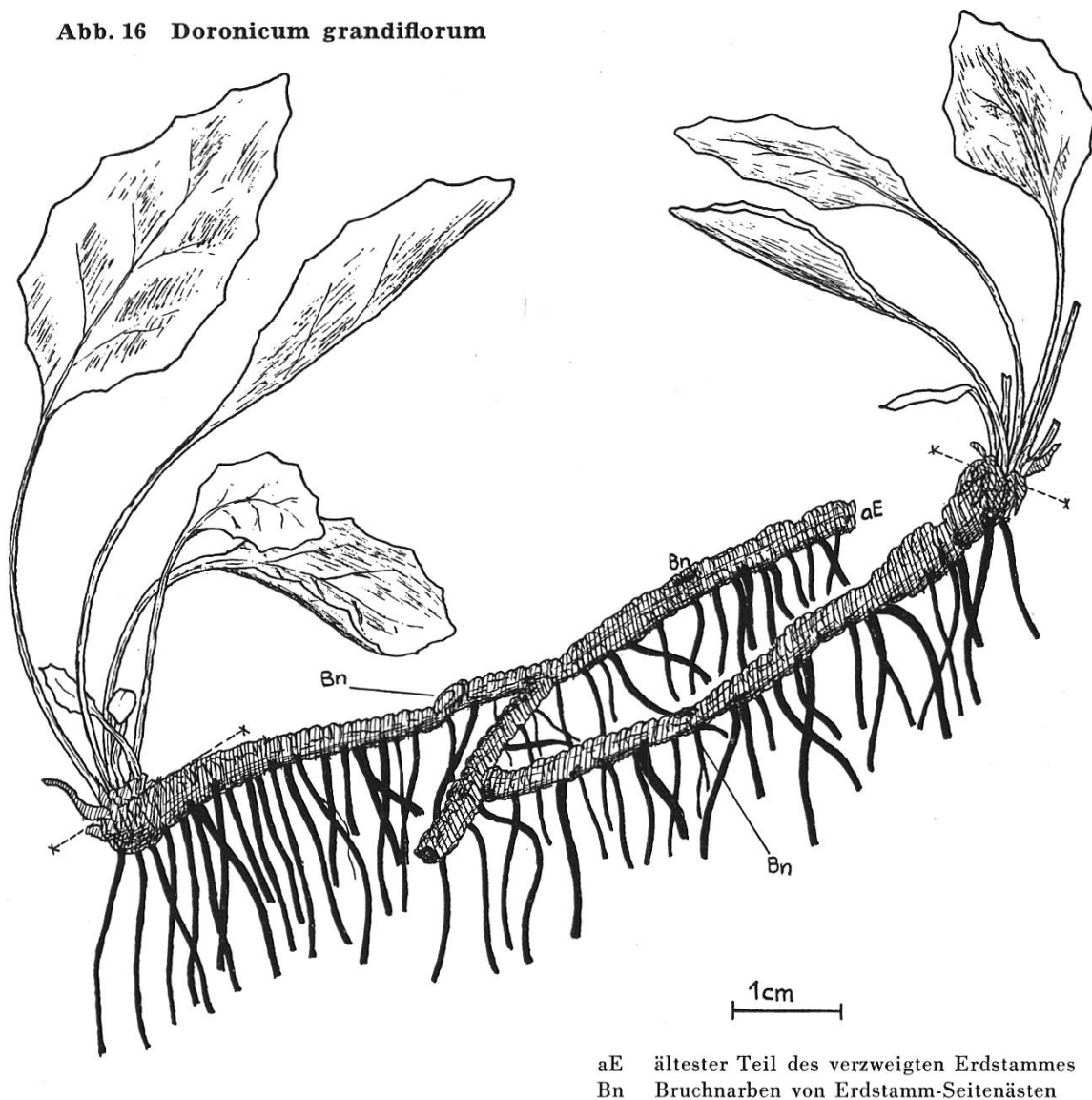


Abb. 16 *Doronicum grandiflorum*



aE ältester Teil des verzweigten Erdstammes
Bn Bruchnarben von Erdstamm-Seitenästen

Standorten im Scesaplanagebiet, im Vereinatal und am Calanda — eher das Gegenteil zu beweisen. Mindestens die Hälfte der ausgegrabenen Rhizome ließ deutliche Verzweigungsbildungen erkennen. Hierbei wurden zusammenhängende, reichverzweigte Erdstammsysteme mit bis zu 30 cm Ausdehnung und 15 deutlich verlängerten Erdstammästen ausgegraben. An solchen Individuen mit Verzweigungen, deren Achsen \pm gleichstark entwickelt sind, kann gar nicht mehr in Haupt- und Nebenachsen unterschieden werden.

Den gleichen Verzweigungsmodus neben morphologisch gleicher Organisation hält auch das Rhizomsystem von *Doronicum Clusii* ein.

Vegetative Fortpflanzung: Durch den Lebensablauf typisch homorhizer Rhizome, die in dem Maße am hinteren Ende absterben, wie

sie an der Spitze fortwachsen, besteht schon für unverzweigte Erdstämme die Möglichkeit der Arterhaltung auf vegetativem Wege, sofern dies Boden- und Raumverhältnisse gestatten. Zeichnen sich die Erdstämme außerdem durch \pm intensive Verzweigungsbildungen aus, so muß die gleiche Entwicklung früher oder später zu vegetativen Vermehrungsvorgängen führen.

Unter Einbeziehung der Standorte im lockeren, beweglichen Kalkgeröll kann die Vermehrungsrate durch äußere mechanische Kräfte (Schuttbewegungen, Steinschlag usw.) erhöht werden. — Meist sind gerade die Stellen am labilsten, wo der Erdstamm sich aufzweigt. Bruchnarben können später noch auf den ehemaligen Zusammenhang nun isolierter Individuen hinweisen. — Daß die beschriebenen Vorgänge nicht nur als seltene Ausnahmen zu bewerten sind, kann durch das vollständige Ausgraben ganzer Achsensysteme leicht nachgewiesen werden.

An einmal besiedelten Standorten sind vegetative Fortpflanzung und Vermehrung deshalb von nicht zu unterschätzender Bedeutung für die Art.

Generative Fortpflanzung: Die Ausbreitung durch Früchte ist besonders über größere Distanzen von Wichtigkeit sowie für die Neubesiedlung von Geröll- und Schutthängen. Mit Früchten vom Aroser Weißhorn (2655 m) erzielte BRAUN (1913) eine Keimfähigkeit von 71 %. Zahlreiches Auftreten von Keimlingen, dagegen relativ weniger Jungpflanzen läßt wohl in erster Linie Vernichtung eines großen Teiles auf frühen Entwicklungsstadien vermuten (durch ungünstige Wachstumsbedingungen, Schuttbewegungen, ablaufendes Wasser usw.).

12. *Chrysanthemum alpinum* L.

Typus: A. 5. a.

Allgemeine Standorte: Schutt, feuchter Grus, Geröll, Alluvionen, Moränen, Felsgräte, auch in geschlossenen Rasen des Curvuletums und der Schneetälchen.

Wuchsform: Die Ausbildung des Erdstammsystems ist im Prinzip der Wuchsform von *Doronicum grandiflorum* sehr ähnlich; die Verzweigungsbildungen sind an älteren Exemplaren aber noch intensiver. Auch die schwache Primärwurzel wird bald nach der Keimung durch leistungsfähigere sproßbürtige Wurzeln ersetzt. Das junge, vorerst unverzweigte Erdstämmchen verläuft zunächst meist deutlich orthotrop und wird erst später, mit der Ausbildung von Verzweigungen, in der Wuchsrichtung \pm horizontal umgestimmt. Wuchsrich-

tung und besonders die quantitativen Gestaltungsmöglichkeiten des Achsensystems werden weitgehend durch die an den verschiedenen Standorten recht unterschiedliche Bodenbeschaffenheit beeinflußt.

In bezug auf die vegetativen Fortpflanzungsmöglichkeiten ergeben sich auf Grund der Ähnlichkeit mit der Wuchsform von *Doronicum grandiflorum* entsprechende Folgerungen. Vegetatives Wachstum und vegetative Fortpflanzung sind nur dort — auch vegetationbildend — von Bedeutung, wo die Boden- und biotischen Verhältnisse eine optimale Entwicklung des verzweigten, homorhiz bewurzelten Erdstammsystems gestatten.

Vom idiobiologischen Gesichtspunkt aus steht wohl im allgemeinen die Ausbreitung und Vermehrung durch Früchte im Vordergrund. Keimlinge und verschiedenaltige Jungpflanzen waren überall — oft in großer Zahl — aufzufinden.

Auf Grund vergleichender Betrachtungen an möglichst verschiedenen Wuchsorten scheint *Chrysanthemum alpinum* überall dort beste Entwicklungsmöglichkeiten zu haben, wo auf saurer Bodenunterlage durchfeuchteter Grus und Schutt das Nährsubstrat bilden.

Auf lockerem Moränen-Grus im Einzugsgebiet des Keschgletschers ist *Chrysanthemum alpinum* sehr oft unter den ersten Ansiedlern. An solchen Standorten wurden ältere, stark verzweigte Erdstammsysteme bis zu 20 cm Länge gemessen. Ein Individuum von 18 cm größter Länge hatte beispielsweise bereits 144 Assimilationstriebe ausgebildet.

Selbst in Felsrinnen, auf Schutt und Grus windexponierter Stellen der Keschadelfurka (ca. 3100 m) waren Individuen mit 15 und 20 cm Ausdehnung an der Bodenoberfläche nicht selten. Lebende Erdstämme von ca. 8 cm Länge waren häufig.

Beim Übergang vom Schneetälchenrasen mit *Polytrichum sexangulare* als Dominante zum Curvuletum-Rasen ist *Chrysanthemum alpinum* in den eigentlichen Übergangszonen am besten entwickelt (s. p. 148). Auf dem durchwegs gefestigten Boden erlangen die Individuen nirgends die Ausdehnung wie im lockeren Substrat. Auch in den Beständen von *Salix herbacea* erreicht die Krautweide — im Vergleich zu den Grashorsten — trotz dichter Entfaltung des Sproßsystems niemals deren kompakten Grad. Deshalb sind an jenen Stellen größere «Flachpolster» von *Chrysanthemum alpinum* keine Seltenheit. Noch bessere Entwicklungsbedingungen kommen der Art in der Fazies zu, wo *Gnaphalium supinum* als Dominante an Stelle von *Salix herbacea* auftritt.

Wo die Vegetationsbildung von unzusammenhängenden Pionier-rasenflecken (mit *Oxyria digyna*, *Veronica alpina*, *Poa alpina*, *Cerastium uniflorum* u. a.) in die dichten, geschlossenen Bestände von *Luzula spadicea* übergeht, ist eine rasche Abnahme in der Zahl und besonders der Üppigkeit des Sproßsystems von *Chrysanthemum alpinum* auffällig.

Ganz unterentwickelt erscheinen auch die oft zahlreich aus Früchten hervorgegangenen *Chrysanthemum*-Pflänzchen im geschlossenen *Curvuletum*. Die Rhizome verlaufen nur 1 bis 1,5 cm tief und scheinen in ihrer Ausdehnung sehr gehemmt. Nur an Stellen, wo aus irgendwelchen Gründen offener Humus oder die nackte Bodenunterlage zutage tritt, breiten sich die Sprosse in größeren Flächen aus.

Aufschlußreich sind Studien über die Vegetationsentwicklung bzw. über Möglichkeiten und Grenzen der Wirkung einzelner Komponenten oft dort, wo auch nur im kleinen durch plötzliche Änderungen (wie der Bodenverhältnisse, des Mikroklimas, des biotischen Milieus u. a.) z. B. kleinere Teilstücke einer scheinbar stabilen Vegetationsdecke nachträglich unter andere Außenbedingungen geraten.

Ein solches Beispiel aus dem Gebiet des Vereinapasses (ca. 2600 m) sei in Abb. 17 und 18 schematisch dargestellt. Es handelt sich um ein kleines Teilstück eines *Curvuletum*-Rasens, das infolge regressiver Erosion eine steile Schutthalde

Abb. 17 Allochthones Rasenstück (*Curvuletum*) in einer Schutthalde (Vereinapass)

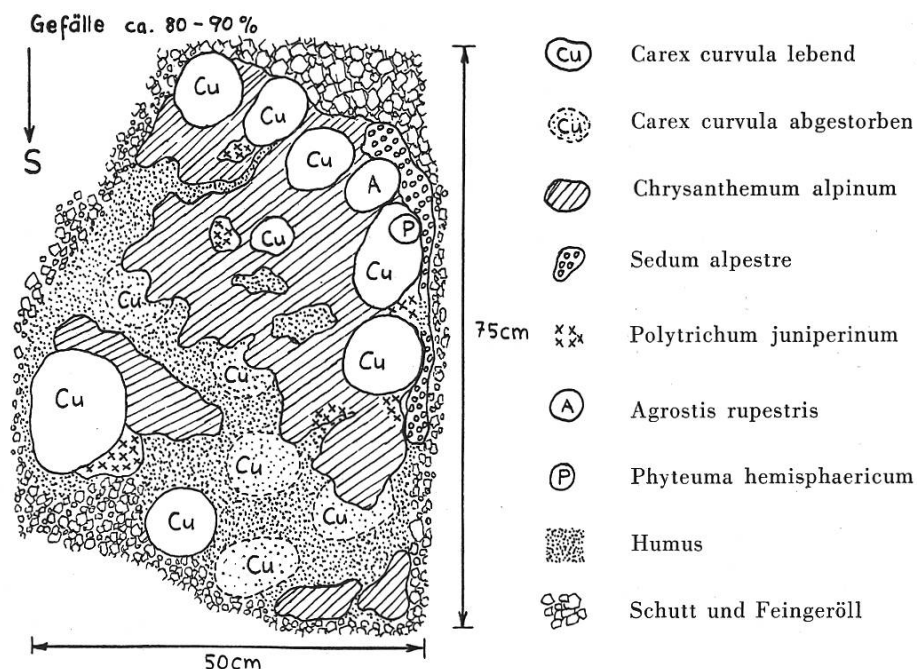
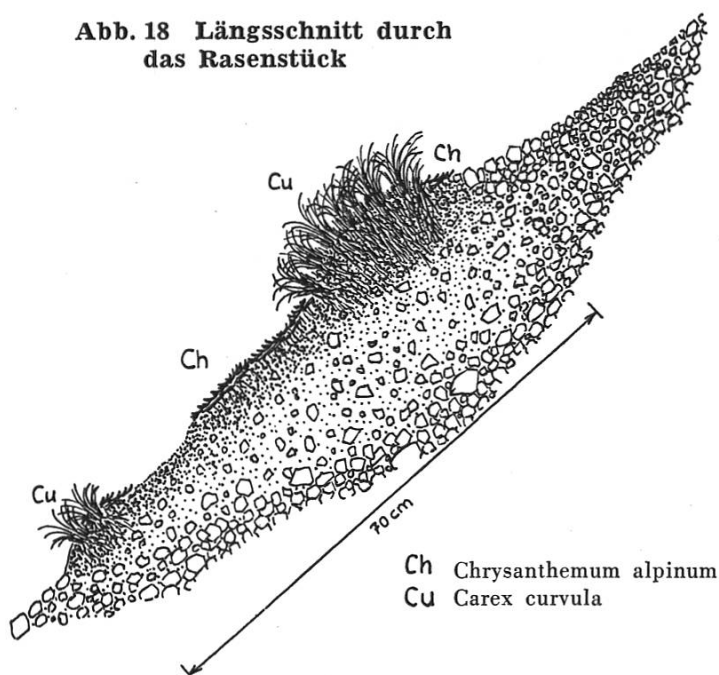


Abb. 18 Längsschnitt durch
das Rasenstück



ca. 15 bis 20 m heruntergerutscht ist. Dieses allochthone «Miniaturcurvuletum» liegt schätzungsweise seit 2 bis 3 Jahren inmitten der unbewachsenen Schutthalde. Am oberen Abrißrande beginnt sogleich das typische Curvuletum in einer zusammenhängenden Vegetationsdecke. Zusammen mit der Rasendecke ist sozusagen die ganze Humusschicht (ca. 12 cm dick) mitgerissen worden, zur Zeit der Aufnahme aber teilweise bereits aus- und in tiefere Zonen der Schuttdecke gewaschen worden (bis ca. 25 cm). Weil die

Rasenhörste mit den Begleitarten ganz von Schuttmateriale umgeben sind und auch zwischen den Hörsten im Wurzelbereich der Humusanteil allmählich reduziert wird auf Kosten der Zunahme des anorganischen Substrates, ist infolgedessen eine Änderung in der Konkurrenz der beteiligten Arten eingetreten. Während *Carex curvula* zu einem größeren Teil abgestorben und z. T. auch schon verwittert ist, haben sich die vorher kümmerlichen Exemplare von *Chrysanthemum alpinum* kräftig entwickelt und bedecken mit ihrem Sproßsystem bereits eine größere Fläche zwischen den Grashörsten, von hier aus sich auch schon auf den nackten Schutt ausbreitend.

Ebenfalls gesteigert erscheint das vegetative Wachstum für *Sedum alpestre*. Der Horst von *Agrostis rupestris* hat keine wesentliche Änderung erfahren, indes von *Phyteuma hemisphaericum* nur noch ein Individuum lebt. An Fläche eingebüßt hat auch *Polytrichum juniperinum*. Durch Vergleiche mit weiteren, schon längere Zeit in der Schutthalde liegenden Curvuletum-Stücken ist wohl auch für die untersuchte Fläche in kurzer Zeit ein vollständiger Abbau des Krummseggenrasens zu erwarten sowie eine Weiterentwicklung derjenigen Arten, die im neu-geschaffenen Milieu ihre optimalen Entwicklungsbedingungen haben.

13. *Leontodon helveticus* Mérat em. Widder

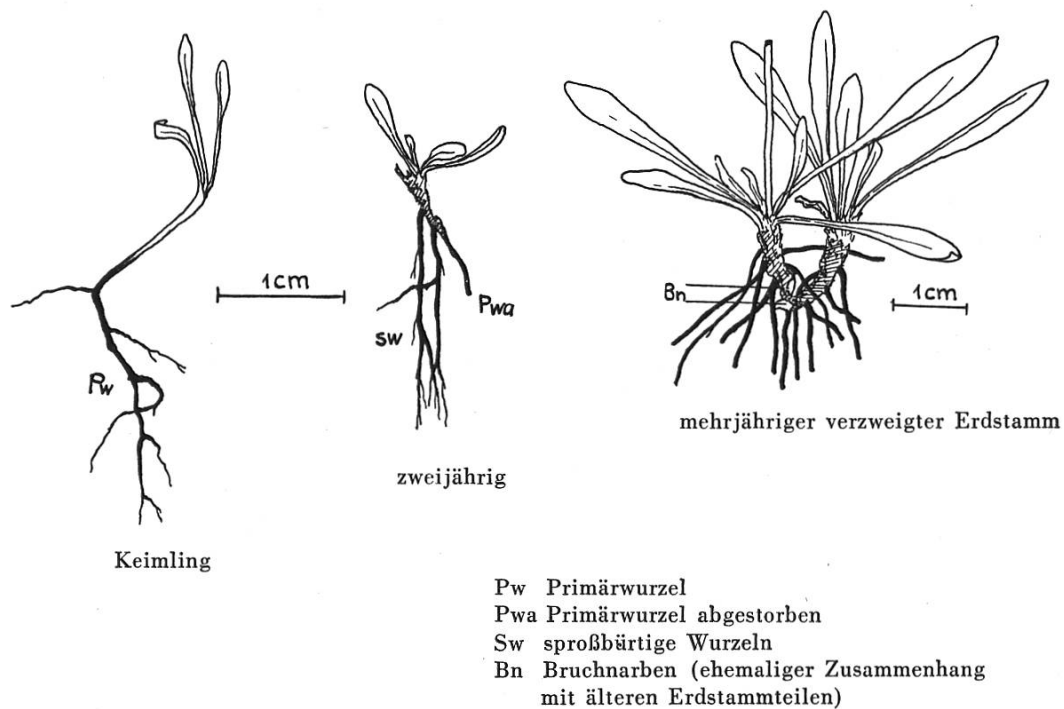
Typus: A. 5. a.

Allgemeine Standorte: Humose Weiden, steinige Hänge, auch auf Felsschutt; in der nivalen Stufe auf das Curvuletum beschränkt.

Wuchsform: Noch mehr als *Doronicum grandiflorum* täuscht oft *Leontodon helveticus* ein unverzweigtes, \pm vertikal oder schräg gerichtetes Rhizom vor. Vergleiche verschiedener Jugendstadien haben ergeben, daß sich das Erdstämmchen bereits im zweiten Jahr in zwei gleichwertigen Zweigen fortsetzen kann. Der Ausbildung einer In-

floreszenz geht auch bei dieser Art eine mehrjährige Erstarkung der vegetativen Teile voraus. Die Primärwurzel ist nur an Keimlingen nachzuweisen; im zweiten Jahr ist sie meist schon abgestorben und durch sproßbürtige Wurzeln in der für die homorhizen Erdstämme charakteristischen Weise ersetzt (s. Abb. 19). Infolge des langsamen Wachstums der Erdstämme und da dieselben bald absterben und zu Humus zerfallen, werden sie selten länger als 2 cm. Dementsprechend schwankt auch die Tiefenlage der Grundachsen im Boden zwischen 1 und seltener 2 cm. Der relativ frühe Absterbeprozess der Rhizome führt folglich zu einer verhältnismäßig zeitigen Auflösung der verbindenden Teile an Verzweigungen, was mit ein Grund sein dürfte, daß mehrstämmige Erdstämme nur seltener in ihrem Zusammenhang erhalten werden können. Es ist allerdings beizufügen, daß Verzweigungsbildungen im allgemeinen auch nie so intensiv auftreten wie etwa bei *Chrysanthemum alpinum*.

Abb. 19 *Leontodon helveticus*



Durch sorgfältiges Ausgraben, was im humosen Boden eines kompakten Curvuletum-Rasens entsprechend schwieriger ist als im lockeren Schutt und Geröll, besteht zuweilen die Möglichkeit, ein Erdstammsystem mit mehreren Ästen zu isolieren. In den meisten Fällen ist aber zwischen den freigelegten Erdstammzweigen die physio-

logische Beziehung unterbrochen. Die ältesten, in diesem Fall noch sichtbaren Rhizomteile, welche allein auf den gemeinsamen vegetativen Ursprung der Assimilations- und Infloreszenztriebe hinweisen, sind oft schon derart verwittert und meist in einen braunschwarzen Humus umgewandelt worden, daß sie nur noch in der äußeren Form einem Erdstamm etwas ähnlich sind und durch leichteste Berührung zerfallen.

In einem Fall wurden 5 lebende Sprosse, von einem verrotteten Erdstamm ausgehend, nachgewiesen.

Im Curvuletum bei den Jöriseen (Vereinagebiet, ca. 2500 m) zählte ich in einem Quadrat von 20 cm Seite 56 Einzelpflanzen, deren sämtliche Rhizome auf noch bestehende oder frühere Verbindungen mit anderen Sprossen hinwiesen.

Die **vegetative Fortpflanzung** ist natürlich auf kleinen Flächen bis zu einem gewissen Grade wirksam. Im Hinblick auf die reine Vermehrung der Individuenzahl und im Vergleich zur **generativen Reproduktion** ist dieselbe aber wohl nur von untergeordneter Bedeutung. Keimlinge und Jungpflanzen sind gewöhnlich an allen Standorten, oft in großer Zahl aufzufinden. BRAUN (1913) erhielt von Früchten am Diavolezzagrat (2700 m) eine Keimung von 62 %.

14. *Primula integrifolia* L.

Typus: A. 5. a.

Allgemeine Standorte: Besonders auf etwas tonigen, humosen, wassergetränkten Böden; im Elynetum und Curvuletum; häufig am Rande von Schneetälchen.

Wuchsform: Im Gegensatz zu *Leontodon helveticus* können die Erdstammsysteme von *Primula integrifolia* viel ausgedehnteren Wuchs annehmen und erscheinen — wohl deshalb — auch reicher verzweigt. Wurzelbildung und Jugendstadien entsprechen denjenigen der bereits beschriebenen Arten dieses Typus. Durch Vergleiche von Jungpflanzen verschiedener Altersstadien muß ebenfalls auf ein mehrjähriges vegetatives Wachstum geschlossen werden, ehe die Pflanze zur Ausbildung eines Blütenstandes gelangt. Nach erfolgter Blütenbildung wird das Wachstum ohne Richtungsänderung von einer Achselknospe aus fortgesetzt. Mit der Ausbildung von zwei Knospen tritt Verzweigung ein. Zuweilen treiben «Dauerknospen» auch erst später aus. Sproßbürtige Wurzelbildung setzt früh ein, oft schon in der folgenden Vegetationsperiode.

An Wuchsorten mit optimalen Entwicklungsbedingungen vermögen die sonst eher kleinen und wenig verzweigten Erdstämme rasenpolsterartige Komplexe mit über hundert einzelnen Sprossen zu bilden, die dann oft kreisförmige Flächen mit einem Durchmesser bis zu 20 und 25 cm bedecken. An einem ausgegrabenen, an manchen Stellen aber zerbrochenen Erdstammsystem von 18 cm Durchmesser wurden 118 Assimilationstriebe gezählt, davon 20 mit Infloreszenzen.

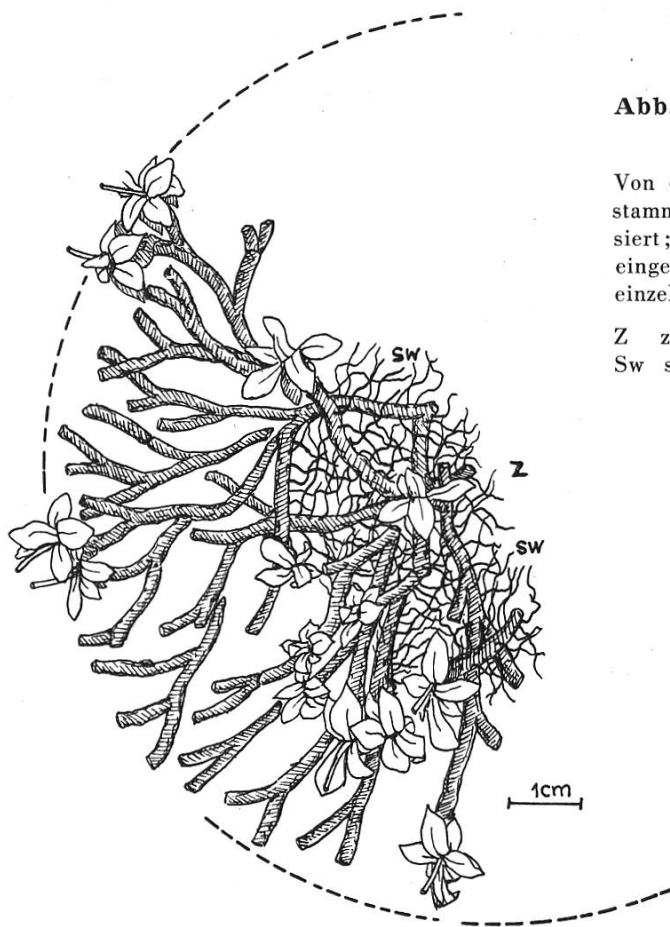


Abb. 20 *Primula integrifolia*

Von einem Punkt radial ausstrahlendes Erdstammsystem (nach Natur etwas schematisiert; sproßbürtige Wurzeln nur im Zentrum eingezeichnet; Assimilationstriebe nur vereinzelt eingetragen).

Z zentraler Ausgangspunkt der Entwicklung
Sw sproßbürtige Wurzeln

In Abb. 20 ist ein ähnliches Beispiel aus einer Schneetälchen-Fazies (Keschgebiet, ca. 2600 m) vereinfacht und nach der Natur etwas schematisiert dargestellt. Mit dem angedeuteten Kreisbogen sei auf eine allseitige, \pm gleichförmige Ausdehnung des Sproßsystems hingewiesen, dessen sproßbürtige Wurzeln in der Skizze nur im Zentrum angedeutet sind. Um Verzweigung und Ausbreitung der Rhizome deutlicher hervorzuheben, sind nur einige wenige Blattrosetten eingezeichnet. Da die teilweise recht ausgedehnten Erdstämme überall Brüche aufweisen, welche die ehemaligen Verbindungen oft nicht mehr zu rekonstruieren erlauben, vermag deren kreisförmige Ausbreitung allein nicht unbedingt die Herkunft von einer einzigen Keimpflanze zu beweisen. Die Weiterentwicklung auskeimender Samen in einem späteren Zeitpunkt zwischen älteren Rhizomästen ist

wohl auch in Betracht zu ziehen. Eine ungestörte Fortentwicklung solcher «Sekundär-Keimpflanzen» ist aber vor allem deshalb nicht sehr wahrscheinlich, weil durch das dichte Geflecht von Wurzeln, Erdstämmen und der zahlreichen Blattrosetten annähernd die ganze davon eingenommene Fläche bedeckt ist.

Vegetative Fortpflanzung: Das soeben beschriebene gesellige Auftreten von *Primula integrifolia* ist eine Folge günstigen vegetativen Wachstums, verbunden mit Verzweigungsbildung. Weil durch die vorherrschend transversal geotrope Wuchsrichtung selbst ältere Rhizomteile in die Nähe oder unmittelbar an die Erdoberfläche zu liegen kommen, sind dieselben in erhöhtem Maße äußeren mechanischen Einflüssen ausgesetzt, z. B. der Wirkung von Regen und Schnee oder dem Tritt von Weidetieren. Die Erdstämme solcher flächig entwickelter Sproßsysteme wurden manchenorts fast regelmäßig zu einem großen Teil \pm entblößt vorgefunden. Besonders die zentraleren Partien waren meist durchwegs zerbrochen und teilweise verwittert, so daß die direkten Sproß-Verbindungen mit jüngeren Trieben in solchen Fällen nur ungefähr nachgewiesen werden können.

Die vegetative Propagation kann somit auf einer einmal besiedelten Fläche einen ebenso hohen Grad erreichen wie die Reproduktion durch Samen. In bezug auf eine allgemeine Wirksamkeit steht wohl auch für *Primula integrifolia* die Vermehrung und Ausbreitung durch Samen im Vordergrund.

Nach P. MÜLLER (mündlich) ist die Art ausbreitungsbiologisch wie andere *Primula*-Arten ein Windstreuer.

15. *Saxifraga oppositifolia* L.

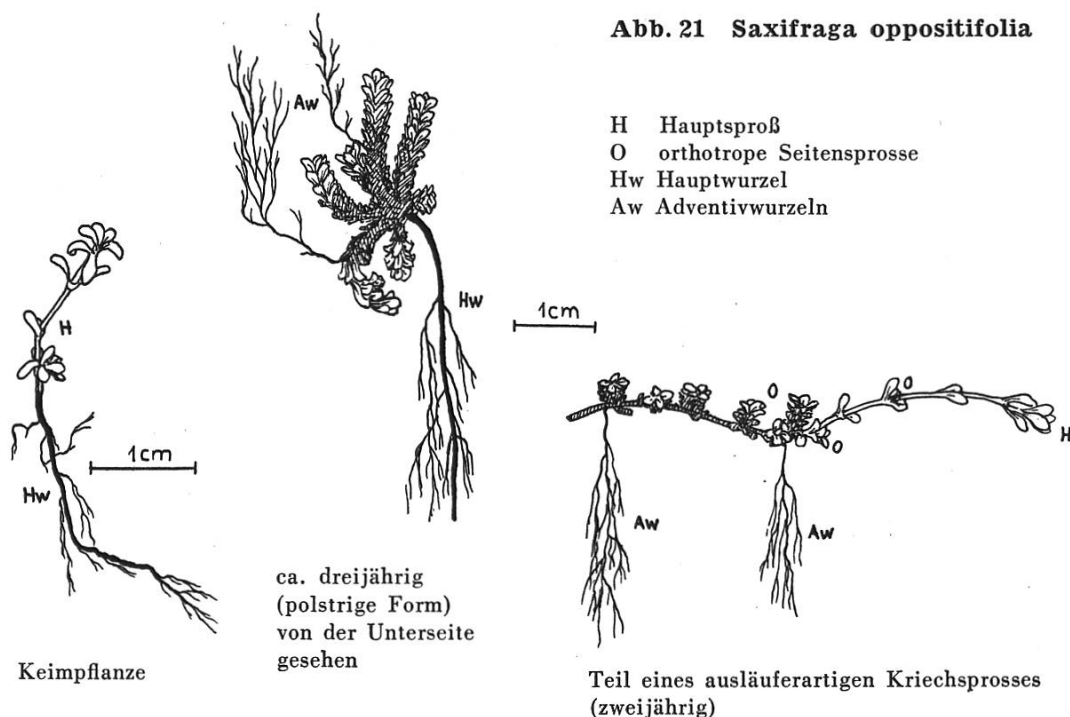
Typus: B. I. l. a. a¹.

Allgemeine Standorte: Sozusagen auf jeder Unterlage, besonders aber an vegetationslosen Stellen, wie Felsen und Gesteinsschutt der Alpen.

Wuchsform: Als Vertreter der Kriechsproß-Pflanzen mit allorhizem Wurzelsystem bleibt eine Hauptwurzel zeitlebens oder doch sehr lange erhalten.

Nach RAUH (1939) werden die Polster von *Saxifraga oppositifolia* lange Zeit nur von einer kräftigen Hauptwurzel versorgt; erst später entstehen auf der Unterseite der Kriechsprosse feine sproßbürtige Wurzeln. Nach HESS (1909) sind mehr als vierjährige Zweige ohne Wurzeln nicht häufig. Nach diesem Autor können Adventivwurzeln an Zweigen aller Art schon im zweiten Jahr entstehen.

Was die eigenen diesbezüglichen Feststellungen anbelangt, so stimmen die auf Kalkgesteinsunterlage (Sulzfluh, ca. 2800 m) gesammelten Exemplare eher mit den Angaben von RAUH überein, während die Individuen von Standorten auf kristallinem Substrat auffällig zahlreiche Adventivwurzelbildung schon im zweiten Jahr erkennen lassen. (Das gesammelte Material besteht allerdings vorwiegend aus Exemplaren mit ausläuferartig verlängerten Kriechsprossen.) Ob es



sich hierbei lediglich um zufällige Unterschiede handelt oder nicht, bleibt möglichst zahlreichen weiteren Vergleichen zwischen Pflanzen verschiedener Standorte vorbehalten. RAUH (1939, p. 376) beschreibt die Jugendform als echte Kriechpflanze, in deren weiterem Entwicklungsverlauf oberseitige Knospen der Kriechsprosse orthotrope Kolumellen ohne Internodienbildung abgeben. Der Primärspieß der Keimpflanze (s. Abb. 21) krümmt sich aber erst nach anfänglich orthotropem Wachstum und Internodienverlängerung an die Bodenoberfläche um. Zum Unterschied der Kolumellen wachsen die Kriechsprosse kontinuierlich monopodial fort und erzeugen in den Achseln oberseitiger und seitlicher Blätter Seitenäste.

Gelangt der Kriechspieß zur Blütenbildung, so wird er durch das Austreiben unterseitiger Knospen sympodial fortgeführt. In der äußeren Erscheinungsform ist *Saxifraga oppositifolia* sehr variabel.

Es sind alle Übergänge möglich von der dichten, halbkugeligen Polsterform bis zu jener mit nur wenigen, aber stark verlängerten ausläuferartigen Kriechtrieben. RAUH (1939) führt die Fähigkeit des Sproßsystems, in verschiedenen Wuchsformen aufzutreten, auf quantitative Abwandlungsunterschiede eines Flachpolsters mit ausläuferartigen Randsprossen zurück. Je nachdem, ob Internodienverlängerung oder Internodienstauchung vorliegt, gelangen durch intensives Randwachstum \pm typische ausläuferartige Kriechsprosse zur Ausbildung, an welchen die orthotrop wachsenden Kolumellen relativ weit voneinander entfernt stehen, während im anderen Fall eine Hemmung der Kriechsproßbildung und damit ein intensiveres Oberflächenwachstum der dicht stehenden Kolumellen eintritt. Weitgehend scheint die Wuchsform durch die unmittelbar wirkenden Milieu-Faktoren an den verschiedenen Standorten beeinflußt zu werden.

In Grobgeröll werden meist nur an geschützteren Stellen — sofern es die Raumverhältnisse erlauben — zusammenhängende Polster gebildet. Auf dem Feinschutt zwischen größeren Gesteinsblöcken wie auch in Schutthalden und Felsrinnen werden die Äste in der Richtung des Gefälles zu ausläuferartigem Wuchs veranlaßt. Diese bewurzeln sich an günstigen Stellen und werden somit oft zum Ausgangspunkt eines sekundären Entwicklungszentrums. Ähnlich wie *Saxifraga bryoides* umwachsen oder überwachsen die Kriechtriebe bei Gelegenheit kleinere Hindernisse, wie Steine oder kleine Felsabsätze.

Auf unstabiler Schutt- und Geröllunterlage im Gebiet der Keschgletschermoränen wurden Kriechsprosse bis zu 70 cm gemessen. Nach HESS (1909, p. 123) können auch imbricate Polsterzweige infolge von Veränderungen der äußeren Verhältnisse (Verschüttung, Versandung, Beschattung, Bewässerung) mit langen Internodien weiterwachsen. Nach dem gleichen Autor sind die Lebensbedingungen für *Saxifraga oppositifolia* nicht auf Geröll am ungünstigsten, sondern in seinem Untersuchungsgebiet am Albulapaß auf Zellendolomit und Gips, wo der Boden sich rasch zersetzt und umlagert. «In beiden Fällen liegen alle Stengelgebilde der Pflanze nackt auf dem Boden; die Äste bleiben kurz, die Blätter dicht gestellt und klein (Trockenheitsform).» — «Die ganze Pflanze besteht oft nur aus einigen schnurförmigen hängenden Ausbreitungstrieben mit wenigen imbrikatlaubigen Assimilations- und Blütenästchen. Die primäre Wurzel wird oft auf größere Strecken hin (10 cm) entblößt, stirbt auch zuweilen ab. Dann sind manchmal einige Adventivwurzeln imstande, den Dienst derselben auf sich zu nehmen» (p. 122).

Vegetative Fortpflanzung: Die sproßbürtigen Wurzeln ermöglichen den entsprechenden Pflanzenteilen — falls solche durch Lawinen,

Steinschlag, Tiere usw. vom Hauptwurzelsystem abgetrennt werden, zu neuen Polstern heranzuwachsen. In der Natur können solche durch äußere Einwirkungen eingeleitete vegetative Vermehrungsvorgänge immer wieder beobachtet werden. Natürliche Isolierungen von Teilen der Mutterpflanze sind normalerweise nicht anzunehmen, da das ganze Sproßsystem wohl zeitlebens oder mindestens sehr lange von der Hauptwurzel abhängig bleibt. Einzig dann, wenn das Hauptwurzelsystem aus irgendwelchen Gründen vorzeitig zugrunde geht, ergeben sich für die Weiterentwicklung der lebenden Sprosse ähnliche Voraussetzungen wie für die homorhizen Kriechpflanzen der Hauptkategorie A.

Reproduktion durch Samen: Selbst in ungünstigen Sommern gelangen die Früchte noch in den höchsten Lagen zur Reife. Da die Blütenanlagen schon im Spätherbst weit vorgeschritten sind, öffnet *Saxifraga oppositifolia* ihre Blüten unter den Arten der obersten Vegetationsstufe als eine der allerersten.

Die Ausbreitung der leichten Samen erfolgt durch den Wind. BRAUN (1913) erzielte mit einer Samenprobe (Parpaner Schwarzhorn) überhaupt keine Keimung, mit Samen einer zweiten Probe vom gleichen Ort nur zu 1 %. Nach Untersuchungen von KINZEL (1913, p. 30) lassen sich diese negativen Ergebnisse einigermmaßen erklären, da der Lichtwirkung für den Keimungsverlauf entscheidende Bedeutung zukommt. Diese kann teilweise durch Frostwirkung ersetzt werden. Im übrigen ist den Experimenten von KINZEL zu entnehmen, daß ein gleichmäßig langsamer Keimfortschritt charakteristisch ist, wobei eine Keimung sich über 10 Jahre hinziehen kann.

16. *Campanula cenisia* L.

Typus: B. I. l. c. a¹.

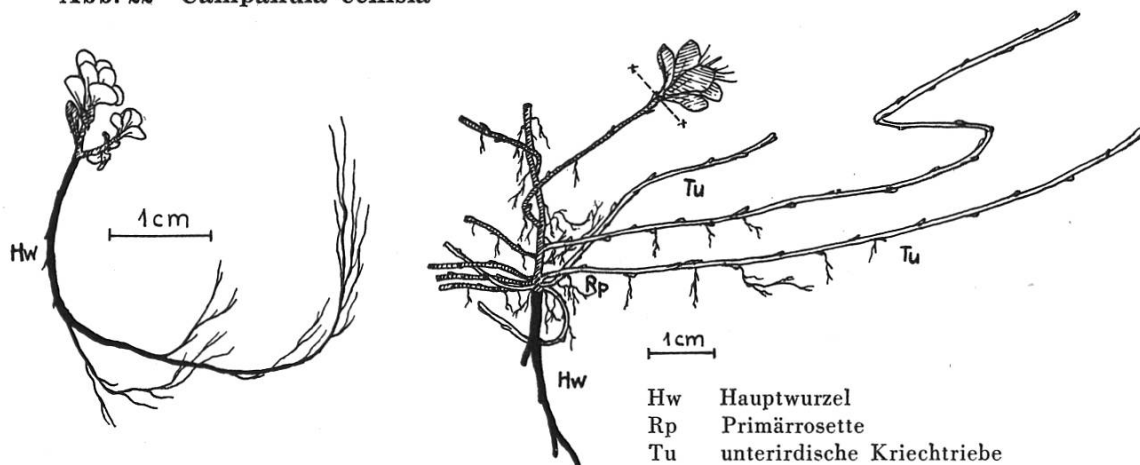
Allgemeine Standorte: Geröllhalden, Felsschutt, Moränengrus; kalkreiche Schiefer als Unterlage bevorzugt.

Wuchsform: Sehr oft lebt die Keimpflanze während der ersten Vegetationsperiode in Form einer Rosette, aus deren Blattachsen aber schon im ersten Jahr Zweige ihren Ursprung nehmen können. Wird diese erste Blattrosette früher oder später von Schutt bedeckt, so verhält sie sich sehr oft als ein primäres Zentrum ausläuferartiger Kriechsprosse und tritt auch später noch als solches in Erscheinung (Abb. 22).

In dem Maße, wie das Sproßsystem sich weiter ausdehnt, erstarkt auch die Hauptwurzel; diese bleibt in der Regel dauernd erhalten.

Den Beschreibungen von HESS (1909, p. 156) entnehmen wir, daß die Rosettenachse selbst unbegrenzt monopodial fortwächst. Dieses Monopodium trägt jeweils in den Achseln der letztjährigen, verwelkten Laubblätter seine Infloreszenzen. Solchen Blattachselknospen entspringen auch Erneuerungstriebe, welche zunächst mit gestreckten Internodien bis zu 2 cm am Boden anliegend wachsen, um dann unter Aufrichtung in Rosetten überzugehen. Das jährliche Längenwachstum solcher Rosettentriebe beträgt etwa 7 bis 10 mm; diese Länge kann aber unter Lichtabschluß von einem Internodium erreicht werden.

Abb. 22 *Campanula cenisia*



Die Ausbildung der Sproßform wird vor allem beeinflußt durch die physikalische Bodenbeschaffenheit. An der Oberfläche, dem Licht ausgesetzt, entstehen Blattrosetten. Im lockeren Grobgeröll, wo noch etwas Licht Zutritt hat, wachsen wenig ergrünte, aber verlängerte Triebe, die an der Oberfläche ebenfalls in Rosetten übergehen. Aus nachträglich verschütteten oder unterirdisch angelegten Knospen gehen vergeilte und bewurzelte ausläuferähnliche Kriechsprosse hervor. Die in den Niederblattachseln angelegten Dauerknospen treiben nach HESS (1909) selten oder nur dann aus, wenn die Sproßspitze zerstört wird. Solche ausläuferartig verlängerte Kriechtriebe können eine Länge bis zu 30 cm erreichen, ehe sie ihr Wachstum an der Oberfläche mit der Ausbildung einer Rosette abschließen. Auch hier ist die Internodienlänge bis zu einem gewissen Grad von der physikalischen Bodenunterlage abhängig.

So wurden beispielsweise in lockerem Moränenmaterial des oberen Val Ponteglias maximale, in einem Jahr erfolgte Längenzunahmen vergeilter Kriechtriebe bis zu 25 cm gemessen, während solche in kompakterer Unterlage von Kalkschiefer im Scesaplanagebiet höchstens 8 cm erreichten.

Vegetative Fortpflanzung: Obwohl im natürlichen Lebensablauf der Pflanze vegetative Fortpflanzungsvorgänge normalerweise nicht zu erwarten sind, können doch äußere, mechanische Einwirkungen an den typischen Standorten dazu den Anstoß geben. Die oft reichlich entwickelten Adventivwurzeln vermögen abgetrennte Sproßteile am Leben zu erhalten. Es wurden öfters jüngere Tochterrosetten angetroffen, deren Adventivwurzeln sich zu eigentlichen sekundären Hauptwurzeln umgebildet hatten. Wenn sich im Laufe der Zeit an der Stelle des primären Verzweigungszentrums, das sich von der ersten Blattrosette ableiten läßt, zuviel Schutt anhäuft, so werden keine neuen Triebe erzeugt; im Gegenteil, dieses Erneuerungszentrum verarmt, wie die alten Triebe absterben. Eine oder mehrere jüngere Rosetten können zu sekundären Mittelpunkten werden. Unter der Einwirkung leichter Schuttbewegungen erlangen in solchen Stadien oft gleichzeitig jüngere Sprosse mit den entsprechenden Rosetten ihre Selbständigkeit.

Reproduktion durch Samen: In ungünstigen Sommern kann die Samenbildung unterbleiben. Im regenreichen Sommer 1954 war noch am 20. August an einem individuenreichen Standort an der Scesaplana (ca. 2600 m, S-Exp.) keine einzige Blüte zu beobachten; die Blütenknospen schienen in der Entwicklung noch weit zurück!

Werden Samen ausgebildet, so können sie infolge ihrer Kleinheit und der flachen Form leicht durch den Wind ausgebreitet werden. Nach KINZEL (1913, p. 106) erfolgt die Keimung aber sehr langsam, läßt sich durch Frostwirkung jedoch erheblich beschleunigen.

17. *Valeriana supina* Ard.

Typus: B. I. l. c. a¹.

Allgemeine Standorte: feiner Kalkschutt und Geröll, zerklüftete Kalkfelsen; besonders in den lockeren Beständen von *Thlaspi rotundifolium*.

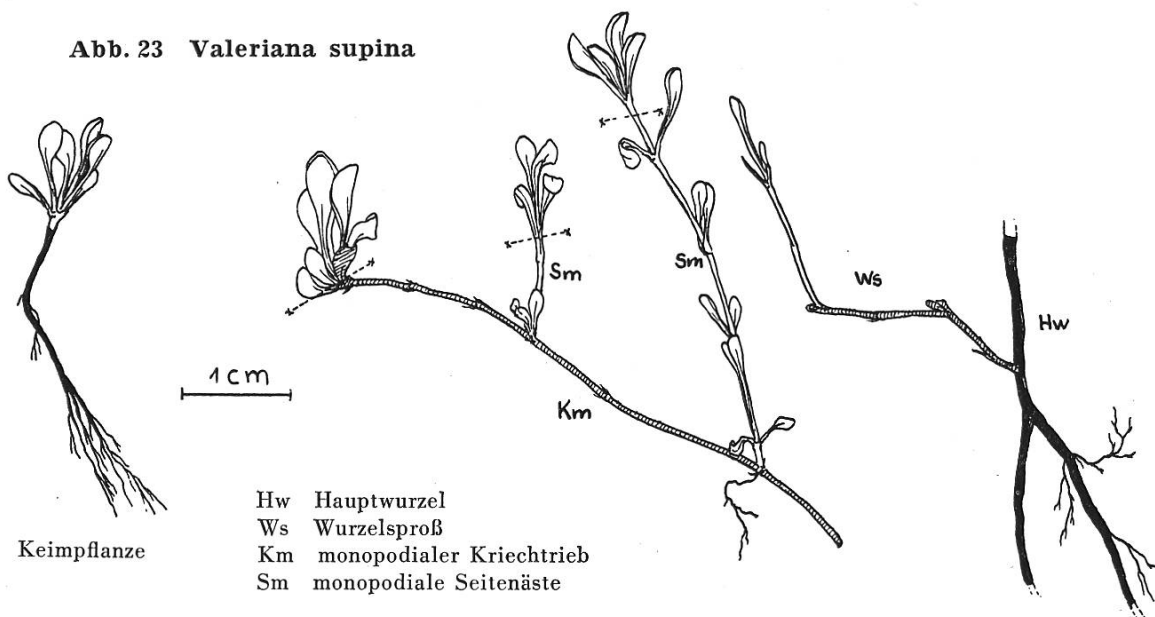
Wuchsform: Auf den ersten Entwicklungsstadien sind Sproß- und Wurzelsystem von *Valeriana supina* denjenigen von *Campanula cenisia* sehr ähnlich. Auch die Intensität der sproßbürtigen Wurzelbildung ist weitgehend abhängig vom physikalischen Zustand des

unmittelbaren Milieus. Im lockeren Feinschutt ist die Adventivwurzelbildung reichlicher als in Lockergeröll.

Im allgemeinen treten Adventivwurzeln kaum vor dem zweiten Lebensjahr auf.

Ähnlich den Primär-Rosetten von *Campanula cenisia* werden oft auch die primären Subrosetten von *Valeriana supina* zu einem ersten Verzweigungszentrum. Sekundäre Erneuerungszentren an jüngeren Subrosetten sind für ältere Individuen oft typisch. Je nach Art und Zustand des Substrates verlaufen die den Blattachsen entspringenden Kriechtriebe \pm weit im Boden. Die Internodienlänge, welche ebenfalls stark von der physikalischen Beschaffenheit des Untergrundes beeinflußt wird, variiert im Durchschnitt etwa zwischen 0,5 bis 2,5 cm. Die unterirdischen Kriechsprosse wachsen als Monopodien bis zur Ausbildung einer Infloreszenz und erfahren mit zunehmendem Alter eine Erstarkung und z. T. sogar Verholzung. An der Erdoberfläche gehen die im Geröll und Kalkschutt reich verzweigten Triebe zur Bildung von Subrosetten über.

Abb. 23 *Valeriana supina*



Knospen der unterirdischen, ausläuferartigen Kriechsprosse entwickeln sich z. T. sofort zu \pm orthotropen Seitenästen (Abb. 23) oder — tiefer in Feinschutt — ebenfalls zu Kriechtrieben. In beiden Fällen verhalten sich die Seitenäste in ihrer weiteren Entwicklung ebenfalls monopodial bis zur Subrosetten-Bildung. Oft treiben Knospen unterirdischer Kriechsprosse auch erst nach Jahren aus. Neben

den Sproßknospen entwickeln sich gelegentlich auch Wurzelknospen (s. Abb. 23), deren Triebe ebenfalls ausläuferartig im Substrat kriechen und sich im weitem gleich den aus Sproßknospen entstandenen verhalten. Diese Entwicklung führt nach einigen Jahren zu ausgedehnten, meist unterirdisch verlaufenden Kriechsproßverbänden.

Werden Teile des Achsensystems aus irgendwelchen Gründen vom Zentrum der Hauptwurzel abgetrennt, so bilden sich oft — besonders an reich verzweigten Achsenteilen — Adventivwurzeln zu einer «sekundären Hauptwurzel» aus.

Vegetationsbildung: Im vegetationslosen, leicht beweglichen Kalkgeröll bildet *Valeriana supina* ausgedehnte, lockere Teppiche. Das intensiv verzweigte Achsensystem ist vor allem in der Zone mit Grobgeröll ausgebreitet, während der Hauptanteil des Wurzelgeflechtes sich in der darunterliegenden Schicht mit gefestigterem Geröll und dazwischen angefülltem Kalkschutt ausdehnt. Im Scesaplanagebiet wurden zusammenhängende Sproßkomplexe bis zu 1 m Länge ausgegraben. Die Schicht mit Grobgeröll reichte dort ca. 15 cm tief. An solchen Standorten wirkt *Valeriana supina* deutlich substratstauend.

In Teppichen von *Dryas octopetala* (Scesaplanagebiet, ca. 2250 m) reichten die Achsen- und Wurzelteile von *Valeriana supina* im Mittel nur bis ca. 3,5 cm tief, während *Dryas* mit dem unterirdischen Achsen- und Wurzelsystem den Raum bis zum festen Gesteinsuntergrund (ca. 5 cm tief) ausfüllte. Die Kriechsprosse von *Valeriana*, welche an jenem Ort offensichtlich in die *Dryas*-Komplexe eingedrungen waren, machten den Eindruck einer weiteren vegetativen Ausbreitung im bereits zu Humus zerfallenen *Dryas*-Material.

Auch in Übergangsstadien von einer Kalkgeröllhalde zum \pm geschlossenen Rasen (Deckg. 60–70 %) vom Typus eines Sesleriето-Semperviretums (Scesaplana, ca. 2250 m) wurden zusammenhängende Rasen von *Valeriana supina* bis zu 45 cm Länge gemessen. Die Achsensysteme, welche dort bis 6 cm tief verliefen, wirkten in hohem Maße schuttfestigend.

Vegetative Fortpflanzung: Für diese allorhize Kriechpflanze ist natürlich der Faktor des unstabilen Untergrundes im Hinblick auf vegetative Vermehrungsvorgänge von größter Bedeutung. An Standorten mit mechanisch unstabilem Substrat ist mit einem gewissen Ausmaß zufälliger, durch äußere Einwirkungen eingeleiteter vegetativer Propagation zu rechnen.

Reproduktion durch Früchte: Mittels ihres Pappus werden die Früchte durch den Wind ausgebreitet.

Keimpflanzen wurden an verschiedenen Wuchsorten beobachtet, aber meist nur vereinzelt. Nach KINZEL (1913) erfolgt die Keimung der alpinen *Va-*

leriana-Arten viel langsamer und ausschließlich am Licht. So begannen beispielsweise Samen von *Valeriana supina* nach 4 Monaten mit Keimen, waren jedoch erst nach 2 Jahren zur größeren Hälfte ausgekeimt.

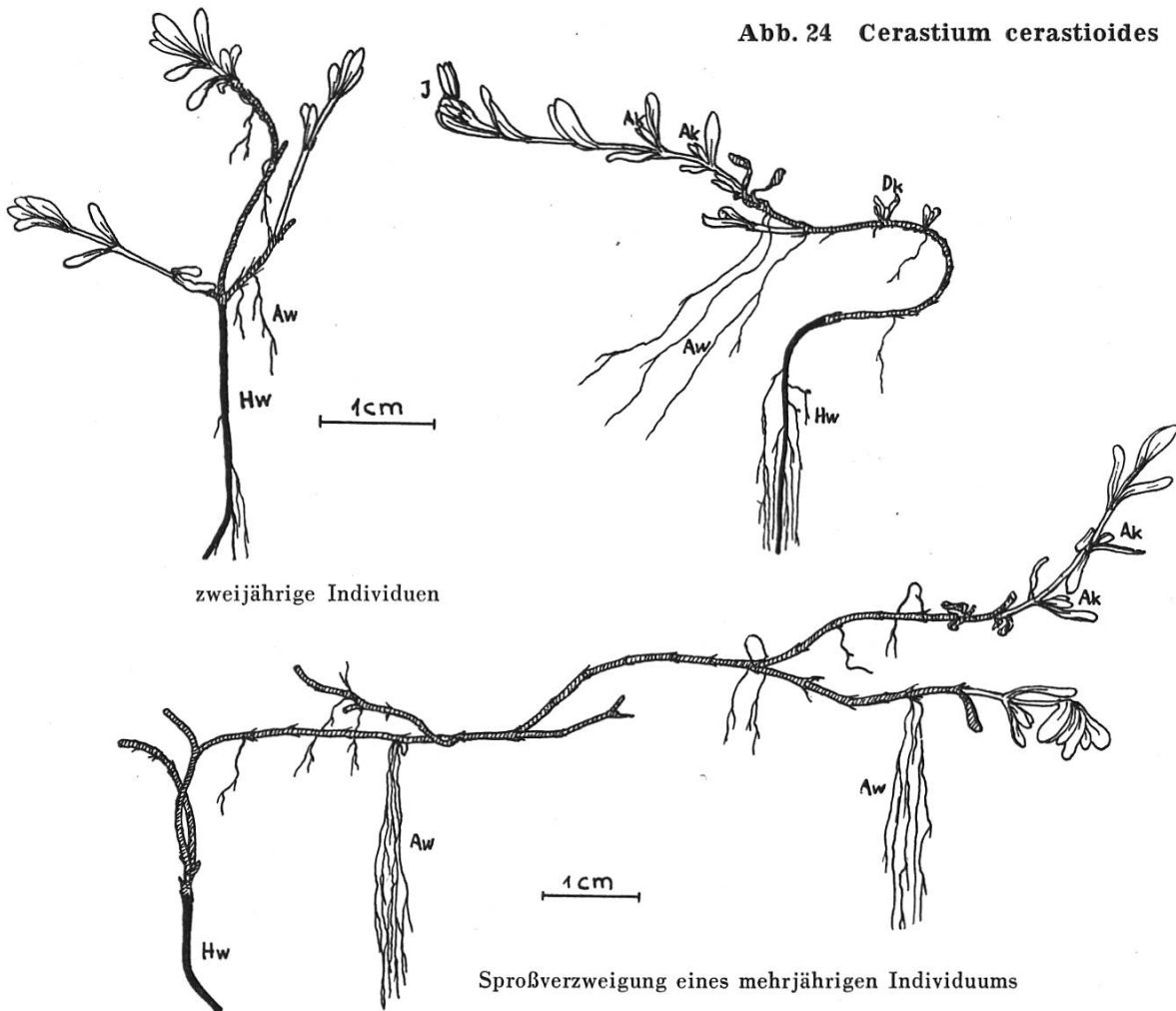
18. *Cerastium cerastioides* (L.) Britton

Typus: B.I.l.a.a¹.

Allgemeine Standorte: feuchte, düngerreiche Orte, humose Stellen, Quellfluren, steinige Orte; besonders in den Schneetälchengesellschaften.

Wuchsform: Die am Boden kriechenden, ausläuferartigen Kriechsproßsysteme erreichen auf günstiger Unterlage eine beachtliche Ausdehnung (Abb. 25).

Durch Anlage und Weiterentwicklung mehrerer Knospen bereits in den Blattachsen der Keimpflanze ist eine Verzweigung schon im



Hw Hauptwurzel
Aw Adventivwurzeln
Dk austreibende Dauerknospen
Ak austreibende Achselknospen
J Infloreszenz

ersten Jahr möglich (Abb. 24). Der Zuwachs jeweiliger Jahrestriebe beträgt an jungen Exemplaren meist nur wenige Zentimeter, kann aber in einem Jahr bis etwa 15 cm ausmachen. An einem Stengelknoten entsteht gewöhnlich nur eine Knospe, die in einen Seitenast austreibt. Die meisten Knospen schlagen noch im Jahr ihrer Anlage sowie in der folgenden Vegetationsperiode aus. Seltener verharren sie mehrere Jahre als Dauerknospen. Auffallend früh gehen Kriechsprosse oder deren Seitenäste zur Blütenbildung über, oft schon im zweiten Lebensjahr (s. Abb. 24)!

An den Knoten der ausläuferartigen Kriechsprosse brechen teilweise schon im ersten Jahr *Adventivwurzeln* hervor. Deren quantitative und qualitative Ausbildung hängt weitgehend von der Beschaffenheit des Wurzeluntergrundes ab. Obwohl die *Hauptwurzel* wahrscheinlich zeitlebens oder mindestens mehrere Jahre ausdauert, scheint sie im allgemeinen doch nicht so kräftig entwickelt wie bei anderen alpinen *Cerastium*-Arten. Eine starke Entwicklung der oft büschelweise angeordneten sproßbürtigen Wurzeln bis zu 15 cm Länge konnte mehrfach beobachtet werden.

Vegetative Fortpflanzung: Mit einem regelmäßigen Selbständigwerden von Einzeltrieben oder Sproßverbänden im natürlichen Lebensablauf ist wohl kaum zu rechnen. Für die Auslösung vegetativer Vermehrungsvorgänge kommt aber äußeren Einflüssen wieder entscheidende Bedeutung zu.

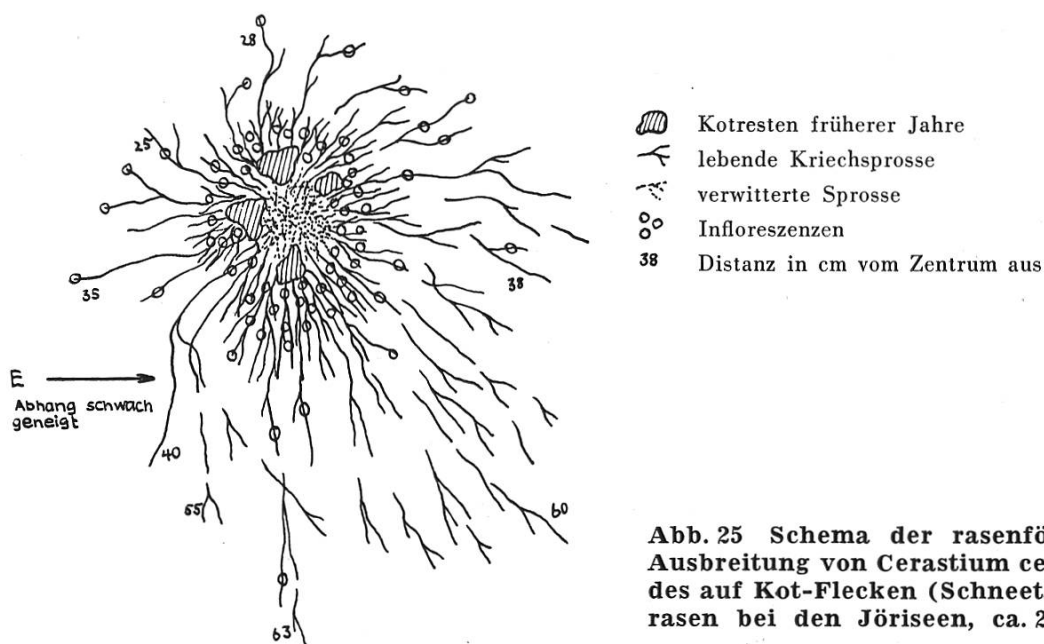


Abb. 25 Schema der rasenförmigen Ausbreitung von *Cerastium cerastoides* auf Kot-Flecken (Schneetälchenrasen bei den Jöriseen, ca. 2500 m)

Im Schneetälchenrasen mit vorwiegend *Polytrichum sexangulare* bei den Jöriseen (Vereinagebiet, ca. 2500 m) war ein besonders üppiges Wachstum von *Cerastium cerastioides* überall dort zu beobachten, wo Tierexkrementen (von Weidetieren) an den betreffenden Stellen ein lokales Verschwinden der Moosbestände bewirkt hatten. Möglicherweise schon endozoisch verbreitet, hatten sich überall von solchen Kotstellen aus kleine *Cerastium*-Rasen gebildet (Abb. 25). Die zentralen Partien älterer Individuen waren manchenorts vollständig verwittert, weshalb alle peripheren Einzeltriebe und Triebverbände als Tochter-Individuen weiterlebten. Außerdem war der Zusammenhang zahlreicher ausläuferartiger Kriechsprosse durch Bruch oder Stückausfall unterbrochen (s. Abb. 25). An solchen Standorten ist dem Viehtritt als eine auf mechanischem Wege wirkende Isolierung von Sproßteilen größte Bedeutung beizumessen. Im jüngeren Moränengebiet des Keschgletschers (ca. 2600 m) wuchsen die ausgedehntesten Sproßsysteme von *Cerastium cerastioides* besonders dort, wo auf \pm ebenem Boden durch langsam fließendes und an gewissen Stellen stagnierendes Wasser eine Oberflächenschicht von feinem Moränengrus angesammelt wird. In solch offener oder besonders auch auf durchfeuchteter Grunterlage mit einer dünnen Moosschicht (bes. von *Racomitrium canescens*) bedeckt, wurden verzweigte Kriechtriebe bis zu 0,5 m gemessen. Die Kriechsprosse der meisten älteren Individuen waren weiter in einzelne Tochterindividuen aufgeteilt, welchen mittels der kräftigen Adventivwurzeln eine selbständige Weiterentwicklung gewährleistet ist.

Infolge der starken Brüchigkeit erfahren die ursprünglich zusammenhängenden Sprosse vor allem durch die periodischen Überflutungen, in gewissem Ausmaß vielleicht auch durch den Tritt von Tieren, mit großer Wahrscheinlichkeit eine Aufteilung.

Ein ähnliches Bild bot *Cerastium cerastioides* auf gefestigtem, mit Wasser durchtränktem Geröllschutt im hinteren Avers (ca. 2700 m). Die fädigen, verzweigten, unmittelbar auf feuchtem Schuttuntergrund verlaufenden Kriechtriebe hatten — z. T. im Wasser stehend — reichlich sproßbürtige Wurzeln entwickelt. Die vegetativ entstandenen «Jungpflanzen» waren an jenem Standort westlich des Stallerberges gegenüber den aus Samen hervorgegangenen wesentlich in der Überzahl.

Reproduktion durch Samen: Wenn die vegetative Vermehrung lokal auch größere Wirksamkeit erreichen kann, so scheint — im großen betrachtet — vermutlich doch die Vermehrung mittels Samen von ausschlaggebender Bedeutung. Keim- und Jungpflanzen jeden Alters sind an den verschiedenen Standorten häufig. Die Hauptausbreitung der Samen erfolgt durch den Wind. Daneben ist auch endozoische Ausbreitung als sehr wahrscheinlich anzunehmen.

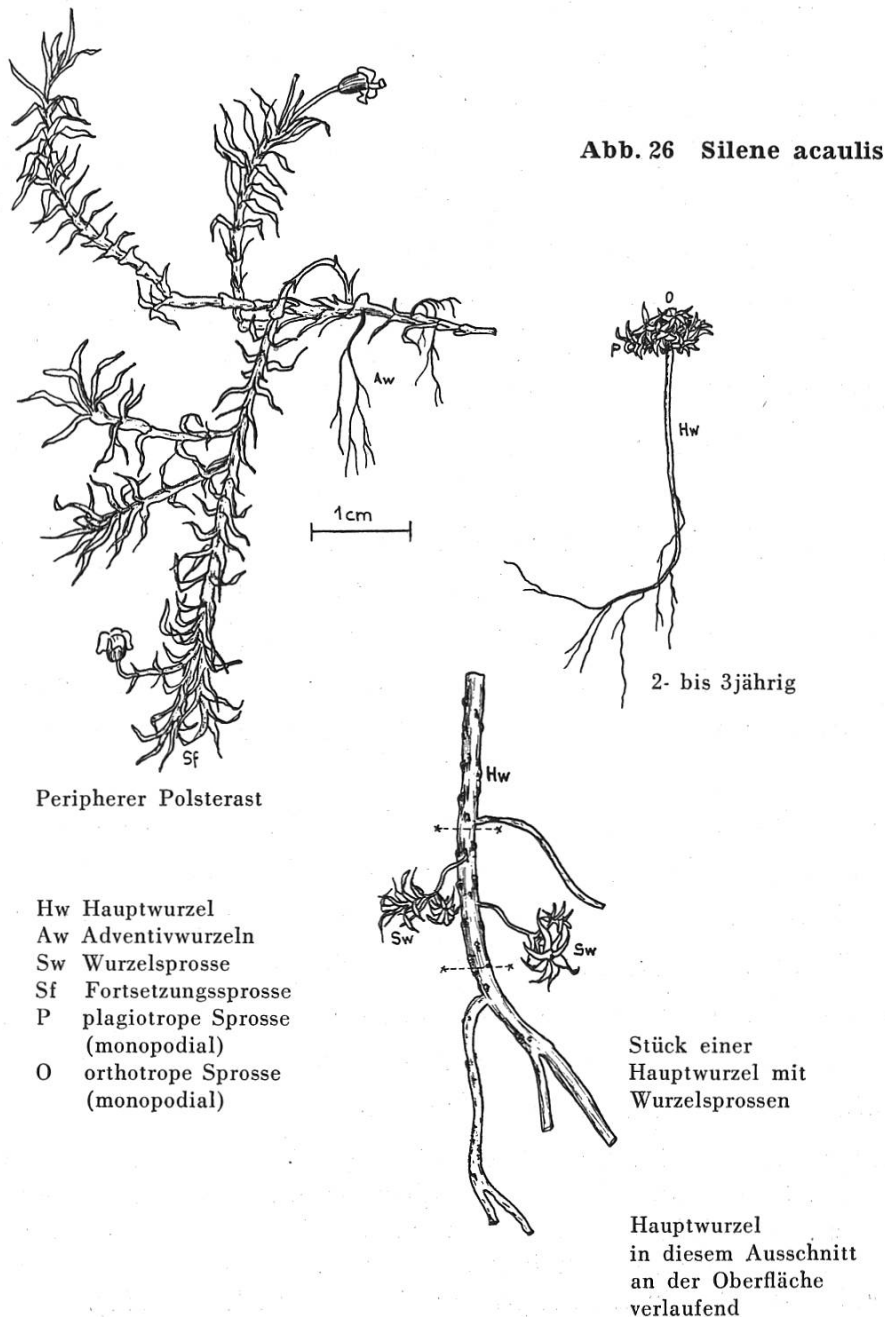
19. *Silene acaulis* (L.) Jacq.

Typus: B. I. l. b. b¹.

Allgemeine Standorte: steinige Weiden, felsige Hänge, Felsspalten, Schneeblößen; Formationsubiquist der alpinen Stufe.

Wuchsform: Das vegetative Wachstum dieser allorhizen Polsterpflanze führt zur Ausbildung dichter, deckenförmiger Flachpolster mit über 1 m im Durchmesser. Da W. RAUH (1939, p. 272) die Wuchsform von *Silene acaulis* als Beispiel eines Flachpolsters genau beschrieben hat, seien die Wuchsformverhältnisse in Anlehnung an diese Arbeit zusammenfassend dargestellt.

Das Wachstum in den Jugendstadien geht an den natürlichen Standorten nur langsam vor sich (s. Abb. 26). Der H a u p t s p r o ß bleibt zeitlebens reduziert. Mit der Entwicklung einer terminalen Blüte stellt sich dessen Wachstum schon nach wenigen Jahren ein,



so daß der Primärsproß von den bereits früher stark geförderten Seitensprossen übergipfelt wird.

Primäre Seitenäste gelangen meist schon im zweiten Jahr zur Ausbildung und wachsen plagiotrop nach außen, indem sie sich — je nach Unterlage — mit sproßbürtigen Wurzeln am Boden festheften. Aus den Knospen der primären Seitenäste gehen \pm orthotrope Triebe hervor, die mit den folgenden Seitenästen vor allem die zentralen Polsterteile liefern.

Nach RAUH wachsen zunächst alle Seitensprosse einige Jahre unverzweigt monopodial. Erst dann tritt Verzweigung ein, die sich in einer sog. Hypotonie äußert, d. h. die Zweige der Unterseite sind gegenüber denjenigen der Oberseite in der weiteren Entwicklung gefördert. Erlangt die Pflanze das Stadium der Blühreife, so findet das monopodiale Wachstum der betreffenden Triebe mit der Ausbildung einer terminalen Infloreszenz seinen Abschluß (Abb. 26). Die weitere Verzweigung erfolgt damit sympodial.

Wie im Stadium vor der Blütenbildung, sind die Fortsetzungssprosse in den zentralen Polsterteilen nach jeder Seite \pm gleich stark entwickelt, während an der Peripherie vorwiegend oder ausschließlich unterseitige, plagiotrope Fortsetzungssprosse zur Entwicklung gelangen.

Infolge der typisch allorhizen Bewurzelung sind die nicht besonders reich mit Adventivwurzeln ausgestatteten Äste weitgehend von der Hauptwurzel abhängig; letztere erstarkt schon auf den ersten Entwicklungsstadien. An einem Pölsterchen von 4 cm Durchmesser wurde z. B. eine Hauptwurzel von 55 cm Länge gemessen.

Die Wurzeln von *Silene acaulis* erzeugen außerdem Wurzelknospen (s. Abb. 26), welche unter bestimmten Voraussetzungen austreiben und damit zum Ausgangspunkt eines neuen Polsters werden können. Nach RAUH (1939) erfolgt die Bildung von Wurzelknospen erst dann, wenn die entsprechenden Wurzelteile in irgendeiner Weise dem Licht ausgesetzt werden. Die eigenen Beobachtungen können diese Angaben nur bestätigen.

An Standorten im Scesaplanagebiet (Tschingel, ca. 2300 m), wo die Oberfläche von Schutt und Schiefer offenbar periodischen Abschwemmungen unterliegt, waren an einigen Stellen die z. T. sehr langen Hauptwurzeln teilweise entblößt worden. Infolgedessen hatten sich mehrere Wurzelknospen durch ihr Austreiben bereits zu kleinen Pölsterchen weiterentwickelt (Abb. 26).

Vegetative Fortpflanzung: Die Voraussetzungen zu einer möglichen vegetativen Fortpflanzung sind ersichtlich aus den Gegebenheiten der Wuchsform. Allein im Sinne einer Vermehrung und Ausbreitung der Pflanze ist diese vegetative Fortpflanzungsform praktisch wohl nur von sehr bescheidener Wirksamkeit. Daß aber Polsterteile ohne Hauptwurzel sich am Leben zu erhalten und weiterzuentwickeln vermögen, beobachtete ich an Exemplaren in Kultur (Chur, zirka 600 m; seit 1951).

Am oben erwähnten Standort im Scesaplanagebiet waren aus Wurzelknospen hervorgegangene Pölsterchen — vermutlich durch die erodierende Wirkung des Wassers — samt einem Wurzelstück hangabwärts verfrachtet worden, wo sich zwei junge Pölsterchen zur Zeit der Beobachtung bereits festgewurzelt hatten.

Generative Fortpflanzung: Als Ursache für das häufige Vorkommen der Art steht eine wirksame Vermehrung durch Samen im Vordergrund. Reichliche Frucht- und Samenbildung war an den verschiedensten Wuchsorten immer wieder zu konstatieren. Auch Jungpflanzen sind im allgemeinen nicht selten anzutreffen. Nach BRAUN (1913) keimten Samen vom Piz Trovat (3000 m) zu 40 %, solche vom Parpaner Schwarzhorn (2640 m) sogar zu 82 % (Untersuchung 2 Jahre später).

Vegetationsbildung: Für die Besiedlung vegetationsloser, steiniger Böden, auch in exponierten Lagen, kommt den *Silene acaulis*-Polstern eine gewisse Bedeutung zu.

Die Untersuchung eines ansehnlichen Flachpolsters (ca. 1 m²) auf Gneisgeröll im Vernelatal (ca. 2300 m) ergab folgende Einzelheiten:

Die kräftige Hauptwurzel ist zwischen groben Gesteinsblöcken verankert, welche z. T. auch schon von der Polstermasse überdeckt sind. An den ältesten Polsterstellen in Gesteinslücken erreicht die organische Füllmasse eine Mächtigkeit bis zu 16 cm, während die ältesten Teile auf nackter Gesteinsoberfläche eine Tiefe von höchstens 5 cm nachweisen lassen. Im Durchschnitt ist das Blattmaterial in einer mit der Oberfläche \pm parallel verlaufenden Zone von ca. 2 bis 3 cm abgestorben. Mit zunehmender Tiefe gehen die abgestorbenen Polsterteile in einen dunkelbraunen \pm kompakten Humus über, der besonders in der oberen Schicht von Adventivwurzeln durchzogen ist. Die Randfläche des Polsters auf nacktem Gestein ist dagegen durchwegs ohne sproßbürtige Wurzelbildung. Nebst erhöhter Festigkeit wirkt die humose Füllmasse in hohem Maße als Wasserspeicher. Mittels der feinen Adventivwurzeln wird das Wasser aufgenommen und kommt somit auch den wurzellosen oder wurzelarmen Polsterteilen zugute.

Im Hinblick auf die Entwicklung einer Vegetationsdecke können *Silene*-Polster insofern Bedeutung erlangen, als dieselben für manche Arten, die in der weiteren Vegetationsentwicklung eine gewisse Rolle spielen, erste «Stützpunkte» darstellen. Im oben erwähnten Beispiel wurden folgende Arten als «Polsterepiphyten» notiert:

Pedicularis Kernerii, *Chrysanthemum alpinum*, *Alchemilla Hoppeana*, *Ligusticum Mutellina*, *Leontodon helveticus*, *Primula integrifolia*, *Sibbaldia procum-*

bens, *Campanula Scheuchzeri*, *Gnaphalium supinum*, *Agrostis alpina*, *Poa alpina* var. *vivipara*. Besonders die 5 letztgenannten Arten zeichneten sich bereits durch eine recht kräftige Ausbreitung aus auf Kosten von *Silene acaulis*.

20. *Saxifraga caesia* L.

Typus: B.I.1.b.a¹.

Allgemeine Standorte: auf Kalkschutt, in Felsspalten, oft als Pionier auf ruhendem Felsschutt und zwischen Spalierstrauch-Teppichen; besonders in Begleitung *Carex firma*-reicher Bestände.

Wuchsform: Zum Unterschied des Verhaltens von *Silene acaulis* geht der junge Hauptsproß von *Saxifraga caesia* nach anfänglich orthotropem Wuchs sehr bald zu plagiotropem über, wobei sich die Triebe mittels sproßbürtiger Wurzeln am Substrat festheften. Obwohl in der äußeren Erscheinungsform wie in der Organisation sehr typischer Polsterwuchs vorliegt, bestehen im Verzweigungsmodus geringe Abweichungen zu dem von *Silene acaulis*. Nach den Beschreibungen von RAUH (1939, p. 326) ist die Wuchsform wie folgt zusammenzufassen: Verzweigung setzt im zweiten, spätestens im dritten Jahr ein und führt durch das Austreiben oberseitiger, gelegentlich auch seitlicher Knospen zu orthotropen Seitenästen. Erst mit der weiteren Verzweigung der primären orthotropen Seitenäste setzt unter akrotoner Förderung die Entwicklung ein, welche bei Polsterpflanzen mit orthotropem Primärsproß (z. B. *Silene acaulis*) schon am Anfang erfolgt und zum Polsterwuchs führt. Nach genügender vegetativer Erstarkung wird mit der Ausbildung von Infloreszenzen das sympodiale Wachstum eingeleitet. Den Humus des Polsterinnern durchziehen zahlreiche Adventivwurzeln.

Der typische Polsterwuchs kann durch bestimmte äußere Einwirkungen eine Auflockerung erfahren. Auf offenen, beweglichen Schutthalden, besonders an Stellen, wo die Triebe regelmäßig von Schutt überlagert werden, geht das ganze Polster oder nur Teile davon in eine kriechende Schuttpflanze mit langgestreckten Sproßgliedern über. Das schon mehrfach beschriebene Vergeilungsphänomen infolge Schuttbedeckung wirkt sich in einer Internodienstreckung aus. In Kalkschutthalden wurden solch verlängerte Kriechsprosse (inklusive der polsterartigen Enden) bis zu 25 cm vom Wurzelhals aus gemessen.

In Übergangszonen einer Kalkgeröllhalde zum \pm geschlossenen Seslerieto Semperviretum-Rasen (Kleine Furka, ca. 2200 m) hatten die größeren, eher flachen

Polster eine Ausdehnung bis zu 18 cm. Das dichte Adventivwurzelgewirr reichte dort bis ca. 8 cm tief. Die in der Nähe, an stark geneigtem Hange ausgebildeten Firmeten (Gefälle ca. 90 %) enthielten nur sehr wenige Polster von *Saxifraga caesia* mit einem Durchmesser über 5 cm.

Vegetative Fortpflanzung: An Standorten, wo *Saxifraga caesia* Schuttbewegungen, Steinschlag oder niedergleitenden Lawinen ausgesetzt ist, können durch die mechanische Wirkung Polsterteile oder einzelne Sproßglieder aus ihrem Verband losgelöst werden. Weil auch die peripheren Sproßverbände oft genügend sproßbürtige Wurzeln ausgebildet haben, ist in manchen Fällen ein Fortleben isolierter Triebe an anderen geeigneten Wuchsorten gewährleistet. Natürliche Isolierungsvorgänge von Sproßteilen durch das Absterben und Verwittern der ältesten, verholzten Achsen konnte bis dahin nicht beobachtet werden, weshalb das Ausmaß vegetativer Fortpflanzung und Ausbreitung wohl ausschließlich von der Wahrscheinlichkeit äußerer mechanisch wirkender Faktoren abhängt.

Reproduktion durch Samen: Die kleinen, infolge Würzchen und Stacheln mit einer vergrößerten Angriffsfläche versehenen Samen sind der Ausbreitung durch den Wind angepaßt. Mit schönem Samenmaterial aus dem Val d'Arlas (2300 m) erzielte BRAUN (1913) überhaupt keine Keimung. Die Untersuchungen von KINZEL (1913) haben ergeben, daß eine solche ähnlich langsam wie bei *Saxifraga oppositifolia* und ausschließlich am Licht verläuft. Auch das zerstreute Vorkommen von Jungpflanzen jeden Alters weist darauf hin, daß eine wirksame und gesicherte Fortpflanzung nur durch Samen zu erwarten ist.

21. *Galium helveticum* Weig.

Typus: B. I. l. c. b¹.

Allgemeine Standorte: Felsschutt und Feingeröll der Kalkalpen.

Wuchsform: Der Primärsproß wächst in der Regel nur kurze Zeit unverzweigt. Neben dem Austreiben von Knospen, welche den Achseln der Blattquirle am Primärsproß entspringen, entwickeln sich oft schon im ersten Jahr fast gleichzeitig auch basale Triebe (Abb. 27). Wiederholt sich auch später eine Sproßerneuerung in dieser Zone, so ähnelt die hieraus resultierende Sproßform stark den «Schopftrieben» z. B. von *Thlaspi rotundifolium* oder *Linaria alpina*. Oft werden schon im zweiten Jahr zahlreiche Infloreszenzen ausgebildet. Eine sympodiale Sproßerneuerung nach der Fruchtreife als Fortsetzung des Achsensystems erfolgt sowohl an den jüngsten wie auch an älteren Stengelgliedern.

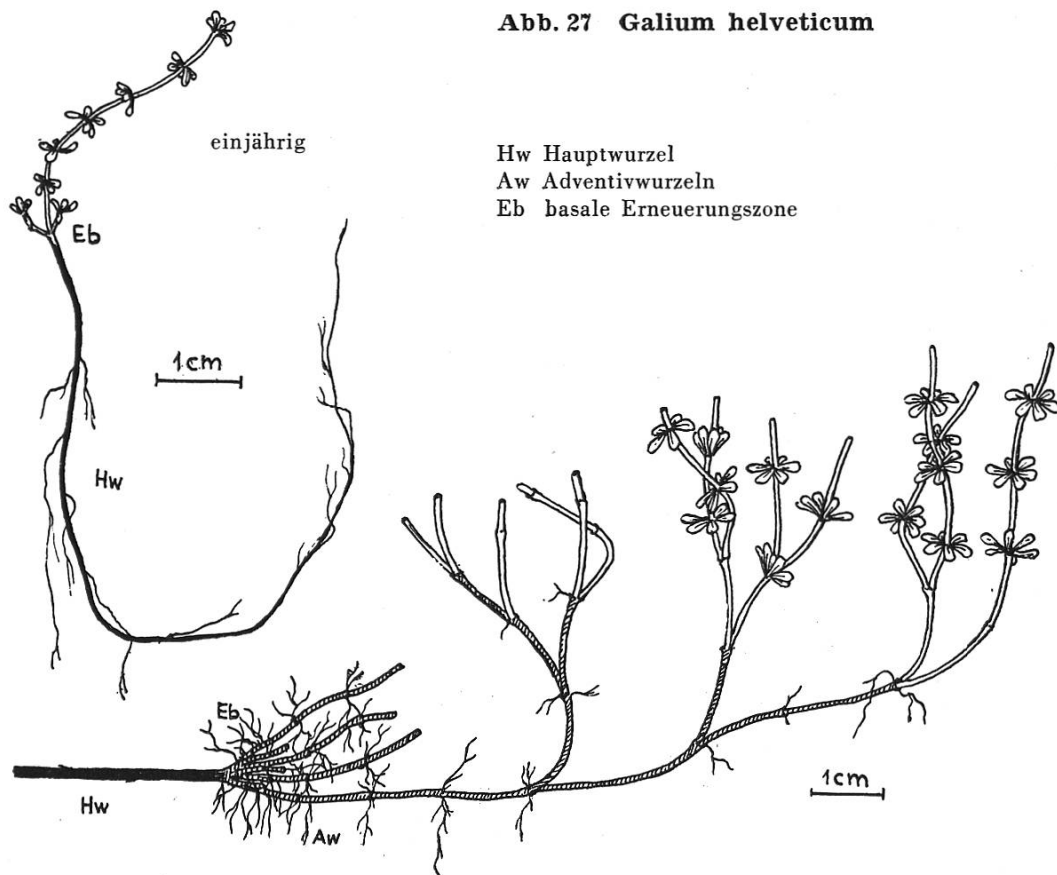
Die einzelnen Triebe stehen oft dicht gedrängt und bilden dann polsterartige Rasen. Nach Verschüttung verlängern sich die Triebe infolge Internodienstreckung (ca. 5 bis 30 mm) und durchdringen das Substrat oft dezimeterweit. An Standorten von *Thlaspi rotundifolium* im Scesaplanagebiet wurden Sproßsysteme bis zu 1 m Länge ausgegraben; die unterirdischen Kriechtriebe verliefen dabei bis 15 cm tief im Kalkschutt. Erst, wenn die fädigen Kriechtriebspitzen die Substratoberfläche erreichen, setzt wieder ein intensiveres Austreiben von Seitenknospen aus den Achseln der Laubblattquirle ein und führt somit zu einer reichen Verzweigung der assimilierenden Sproßglieder. Zudem gelangen oft auch Ersatzknospen in den Achseln von Niederblättern zur Entwicklung, auch ohne Verletzung des Haupttriebes.

Auf Schiefergeröll am Calanda (ca. 2150 m) wurden die ausgedehntesten Sproßsysteme von *Galium helveticum* regelmäßig auf relativ bereits etwas stabiler Unterlage beobachtet. Die teils pfahlwurzelartige, teils stärker verzweigte Hauptwurzel bleibt — soweit zu beobachten war — zeitlebens erhalten. Die Hauptwurzel eines *Galium helveticum*-Individuums mit 7 cm Ausdehnung der oberirdisch entwickelten Triebe erreichte bereits eine Länge von ca. 30 cm. An älteren Individuen kann die Hauptwurzel in der Länge 1 m überschreiten.

Die Ausbildung von Adventivwurzeln an den Nodien der im Substrat verlaufenden Kriechtriebe ist möglich, meist aber erst nach einer gewissen Zeitdauer (2 bis 4 Jahre). Dieselben scheinen im allgemeinen nicht besonders zahlreich und eher in der Ausbildung feiner Saugwürzelchen entwickelt zu sein. Wie die Trieblänge, ist wohl auch die Adventivwurzelbildung in hohem Maße von der physikalischen Beschaffenheit des Bodens abhängig. An Stellen, wo die Kriechtriebe von *Galium helveticum* nur zwischen Geröllbrocken und Schieferplättchen ihren Verlauf nehmen, ist keine sproßbürtige Wurzelbildung von Bedeutung festzustellen. Deshalb sind an solchen Standorten auch ältere Individuen oft ohne oder nur mit sehr spärlichen Adventivwurzeln ausgestattet, während Exemplare auf feindispersen Untergrund z. T. schon im zweiten Jahr bewurzelte Kriechtriebe aufweisen.

Vegetative Fortpflanzung: Zahlreiche Beobachtungen in der Natur führen zur Annahme, daß einzelne Kriechsprosse, welche infolge irgendwelcher mechanischer Einwirkungen vom Sproßverband abgetrennt wurden, durch die Ausbildung von Adventivwurzeln mindestens teilweise sich am Leben zu erhalten vermögen. In seltenen Fäl-

Abb. 27 *Galium helveticum*



Achsensystem eines mehrjährigen Individuums

len war eine weitere Erstarkung sproßbürtiger Wurzeln in Form sekundärer Hauptwurzeln zu erkennen. Randliche Sproßverbände, die nur noch äußerlich durch abgestorbene Achsenteile mit dem zentralen, lebenden Triebssystem in Verbindung stehen, sind ganz auf ihre Adventivwurzeln angewiesen und deshalb — mindestens im physiologischen Sinne — als Individuum zu betrachten. In solchen Fällen liegt die Vermutung nahe, daß die schwachen, grazilen Triebe, nach deren Absterben aber erst recht zerbrechlichen Sproßverbindungen, durch die geringsten Schutt- oder Geröllbewegungen auch morphologisch eine Unterbrechung erfahren.

Im gesamten ist in der Regel wohl nur mit \pm zufallsmäßiger vegetativer Fortpflanzung zu rechnen. Der Hauptanteil eines wirkamen Vermehrungsvorganges bleibt demnach auf die Reproduktion durch Samen beschränkt.

Eine endozoische Ausbreitung der Samen ist als wahrscheinlich in Betracht zu ziehen.

22. *Saxifraga aspera* ssp. *bryoides* (L.) Gaud.

Typus: B.I.1.d.

Allgemeine Standorte: windoffene Gräte, Felsritzen, vorzugsweise im Ruhschutt; nach BRAUN Formationsubiquist auf Silikatböden.

Wuchsform: Nach den morphologischen Analysen von RAUH (1939, p. 377) kann die Wuchsform zusammenfassend wie folgt charakterisiert werden: Der kurze Primärsproß mit deutlich entwickelter Hauptwurzel wird nach anfänglich orthotropem Wuchs bald in plagiotroper Richtung umgestimmt. Wie bei *Saxifraga caesia* werden im zweiten Jahr orthotrop gerichtete spitzenständige Knospen angelegt, die in Form von Kolumellen ausgebildet sind. Diese schließen dicht aneinander und wachsen bis zur Blühreife unter akroton geförderter Verzweigung monopodial fort, wodurch die Polsteroberfläche zunächst relativ stark gewölbt erscheint. Die Ursache einer oft ausgesprochenen Auflockerung randlicher Polsterpartien liegt darin, daß peripher plagiotrope Sprosse zu eigentlichen Kriechtrieben umgebildet werden. Die zunächst im Bereich des Polsters entwickelten Kolumellen, welche eine Länge bis zu 2 und 3 cm erreichen, stehen parallel nebeneinander. Mit zunehmender Erstarkung verlängern sich die Internodien der Kriechsprosse, und die anfangs dichte Beblätterung löst sich in eine lockere auf. Die in den Achseln seitlicher und dorsaler Laubblätter angelegten Knospen entwickeln sich zu Kolumellen, welche als Kurztriebe auf einem Rosettenstadium verharren und in dieser Ausbildung auch zur Blüte gelangen (siehe Abb. 28). Die Kriechsprosse können in ihrer gesamten Ausdehnung Längen von über 50 cm erreichen. Entgegen den Angaben WETTERS (1918), wonach die ausläuferartigen Kriechsprosse niemals in der Richtung nach oben wachsen, ist in diesem Zusammenhang auf Grund eigener Beobachtungen die Aussage von RAUH (1939) zu bestätigen, indem je nach Raumverhältnissen die randlichen Triebe auch auf geneigter Bodenoberfläche radial nach allen Richtungen ausstrahlen.

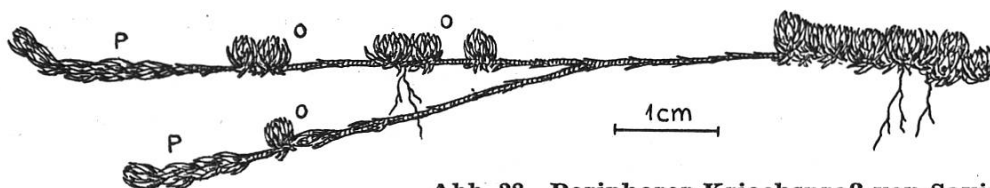


Abb. 28 Peripherer Kriechsproß von *Saxifraga aspera* ssp. *bryoides*

P plagiotropes Kriechsproßende
O orthotrope Kolumellen (Kurztriebe)

Vegetative Fortpflanzung: In Übereinstimmung mit verschiedenen Autoren liegt für *Saxifraga bryoides* zweifellos ein gewisser Grad vegetativer Fortpflanzung vor.

Solange die einzelnen Sproßverbände eines Polsters untereinander in Zusammenhang und in Abhängigkeit einer Hauptwurzel stehen, sind sproßbürtige Wurzeln oft nur sehr schwach entwickelt.

Werden durch äußere Faktoren, wie Wasser, Wind, Stein-
schlag oder Schuttbewegungen, ganze Polster auseinandergerissen
oder auch nur einzelne Kriechsprosse bzw. Teile davon isoliert, so
vermögen dieselben an geeigneten Standorten infolge nun inten-
siverer Adventivwurzelbildung weiterzuleben und neue Polster zu
bilden. Entsprechend der reproduktiven Verbreitungseinheiten kön-
nen der vegetativen Fortpflanzung dienende Sproßteile z. T. durch
die gleichen Verbreitungsagenzien (bes. Wind und Wasser) eine Aus-
breitung erfahren.

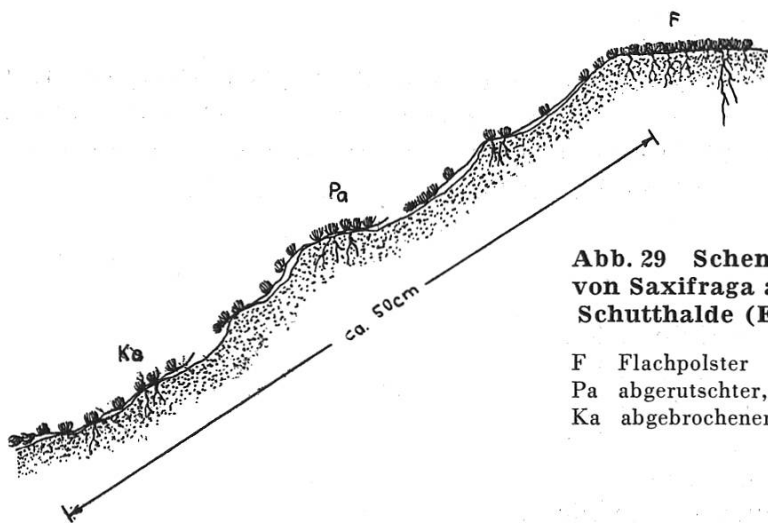


Abb. 29 Schema des Kriechsproßverlaufes
von *Saxifraga aspera* ssp. *bryoides* in einer
Schutthalde (Eisentäli, ca. 2700 m)

F Flachpolster
Pa abgerutschter, wieder angewurzelter Polsterteil
Ka abgebrochener, wieder angewurzelter Kriechsproß

Durch äußere Faktoren bewirkte vegetative Vermehrung wurde
besonders beobachtet an Stellen wie Schutthalden (s. Abb. 29), die
öfters von Wasser überrieselt werden, auf periodisch überflutetem
Moränengrus (Keschgebiet), in Felsrinnen mit Schutt und Grus. Auf
ehemalige Sproßverbindungen lassen Bruchnarben der nun als In-
dividuen lebenden Triebe oder Triebssysteme schließen. Die Erschei-
nung, daß aus einem Sproßverband isolierte, spärlich bewurzelte, ja
selbst unbewurzelte Sprosse auf geeigneter Unterlage sich wieder fest-
zuwurzeln vermögen, kann durch folgenden, allerdings erst kurze
Zeit dauernden K u l t u r v e r s u c h illustriert werden:

Zu kultivierende Exemplare von *Saxifraga aspera* ssp. *bryoides* gesammelt:
4. 8. 54, Piz Grisch (ca. 2850 m), S-exp. Abhang (Gneisgrus zwischen anstehenden Felsblöcken).

In Kultur angesetzt (im Freien): 5. 8. 54, Champfèr, ca. 1800 m.

- A₁ = Pflanze mit 56 assimilierenden Kolumellen, ohne Hauptwurzel
- A₂ = Pflanze mit 30 assimilierenden Kolumellen, ohne Hauptwurzel
- B₁ = Polster mit 118 assimilierenden Kolumellen, Hauptwurzel in 10 cm Tiefe weggeschnitten
- B₂ = Polster mit 44 assimilierenden Kolumellen, Hauptwurzel vollständig
- C₁–C₅ = 5 Sprößchen mit je 8–10 Kolumellen und 1–2 Adventivwürzelchen
- D₁–D₅ = 5 Sprößchen mit je 8–10 Kolumellen ohne jegliche Wurzeln
- E₁–E₂₀ = 20 einzelne Kolumellen ohne Wurzeln.

Kontrolle: 22. 11. 54

- A₁ = mit 44 grünen Kolumellen
- A₂ = mit 20 grünen Kolumellen
- B₁ = mit 92 grünen Kolumellen
- B₂ = mit 37 grünen Kolumellen
- C₁–C₅ = alle Individuen lebend
- D₁–D₅ = alle Individuen lebend
- E = 10 Kolumellen lebend, wovon 1 bereits mit 6, die übrigen mit 1–4 neuen Assimilationstrieben! Die fehlenden 10 Kolumellen sind offenbar durch die Wirkung des Windes weggeblasen worden, noch bevor sie sich an der Unterlage festzuwurzeln vermochten.

Kontrolle: 17. 9. 55

- A₁ = mit 85 grünen Kolumellen
- A₂ = mit 63 grünen Kolumellen
- B₁ = mit 210 grünen Kolumellen
- B₂ = mit 106 grünen Kolumellen
- C₁–C₅ = alle Individuen lebend
- D₁–D₅ = alle 5 Individuen gut entwickelt
- E₁ = Individuum mit 7 Kolumellen
- E₂ = Individuum mit 2 Kolumellen
- E₃ = Individuum mit 10 Kolumellen
- E₄ = Individuum mit 1 Kolumelle
- E₅ = Individuum mit 9 Kolumellen
- E₆ = Individuum mit 1 Kolumelle
- E₇ = Individuum mit 2 Kolumellen
- E₈ = Individuum mit 4 Kolumellen
- E₉ = Individuum mit 18 Kolumellen.

Die erst kurzfristigen Kulturen beweisen immerhin die oben postulierte Regenerationsfähigkeit abgetrennter Sprosse und Sproßteile.

Fortpflanzung durch Samen: Keimpflanzen sind überall zu beobachten, aber im Vergleich zum häufigen Auftreten der Art oft in geringer Zahl.

Keimuntersuchungen von BRAUN (1913) mit Samen vom Parpaner Schwarzhorn und Piz Trovat lieferten vollständig negative Ergebnisse, die unter Berücksichtigung der Versuche von KINZEL (1913, p. 32) verständlich erscheinen. Nach diesem Autor verläuft die Keimung der Samen von *Saxifraga bryoides* am allerlangsamsten. Während eine Keimung im Dunkeln ohne ausdauernde und starke Einwirkung des Frostes ausgeschlossen ist, vermochte das Licht im feuchten Keimbett innert 4 Jahren nur 10 % der Samen zur Entwicklung zu bringen. Um die Keimung zu beschleunigen, ließ KINZEL im 4. Winter des Versuches auf das Samenmaterial Frost einwirken. Erst 48 Tage nach Aufhören des Frostes erschienen die ersten Keimlinge, und die weitere Entwicklung zeigte, daß Frostwirkung bei dieser Art für den Keimungsverlauf gegenüber Licht der Hauptfaktor ist.

Die rasche Besiedlungsfähigkeit auf vegetationsarmen und vegetationslosen Böden ist in erster Linie auf die Vermehrung mittels Samen zurückzuführen, deren Ausbreitung durch den Wind erfolgt.

Lokal, auf einmal besiedelten Flächen, ist aber dem vegetativen Wachstum und als Folge davon der vegetativen Fortpflanzung durch Kriechsprosse ebenso große Bedeutung beizumessen, besonders auch im Hinblick auf die weitere Entwicklung zu einer Vegetationsdecke.

Vegetationsbildung: Die oft ausgedehnten (bis $1\frac{1}{2}$ m²) Flachpolster-Teppiche sind gute Humusbildner und kommen deshalb als Keimsubstrat für die Samen anderer Arten in Frage, welche unter Umständen von solchen «Stützpunkten» aus die künftige Vegetationsbildung entscheidend beeinflussen.

Ein kreisförmiges Polster von 48 cm Durchmesser und einer maximalen Tiefe von 10 cm auf unbewachsenem Moränengeröll (Keschgebiet, ca. 2600 m) wies beispielsweise folgende Schichtung auf: Zone der Assimilationstriebe ca. 0,5 cm, bis ca. 6 cm tief verrottete Triebe, die z. T. noch als solche erkennbar sind, darunter ungeformter, brauner Rohhumus.

Neben der substratstauenden Wirkung auf Schutt und Moränen-grus sind die Polster von *Saxifraga bryoides*, — wie bereits angetönt — als Wurzelgrund für verschiedene «Polsterepiphyten» von Wichtigkeit. Später nehmen diese Arten an Raum und Fläche oft stark zu auf Kosten des Steinbrechs und erlangen dann zuweilen in einem bestimmten Stadium der Vegetationsentwicklung wichtigen Anteil.

Als Pionier dehnen sich die Kriechsprosse von *Saxifraga bryoides* auch in Felsspalten und Felsrinnen weiter aus. In einer \pm vertikalen, etwas gestuften Felskluft mit wenig Grus (Tschingel, Scesa-plana, ca. 2450 m) erreichte ein zusammenhängendes System — bald als verlängerter Kriechsproß, bald als schmales Pölsterchen kriechend — eine Länge von 1,30 m!

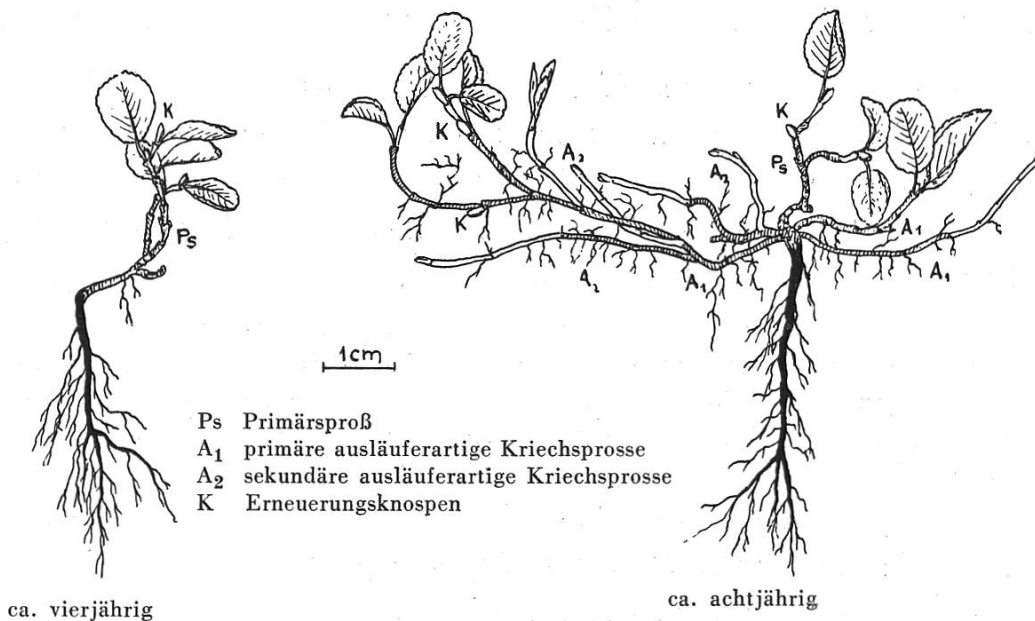
23. *Salix herbacea* L.

Typus: B.I.4.

Allgemeine Standorte: Schneetälchen, Felsschutt, steinige Abhänge, an Schneeblößen, eingestreut im Curvuletum-Rasen.

Wuchsform: Das oft ausgedehnte, reich verzweigte Achsensystem von *Salix herbacea* lebt größtenteils unterirdisch und streckt lediglich die beblätterten Zweigenden etwas über den Boden. Von den typischen Spalierweiden *Salix retusa* und *S. reticulata* unterscheidet sich die Krautweide vor allem auch in der Ausbildung unterirdischer ausläuferartiger Kriechsprosse. Ein Vergleich von Jugendstadien der drei Gletscherweiden zeigt keine wesentlichen Unterschiede. Nach RAUH (1937, p. 301) verläuft die weitere Entwicklung folgendermaßen: Der orthotrope «Hauptsproß»

Abb. 30 *Salix herbacea*



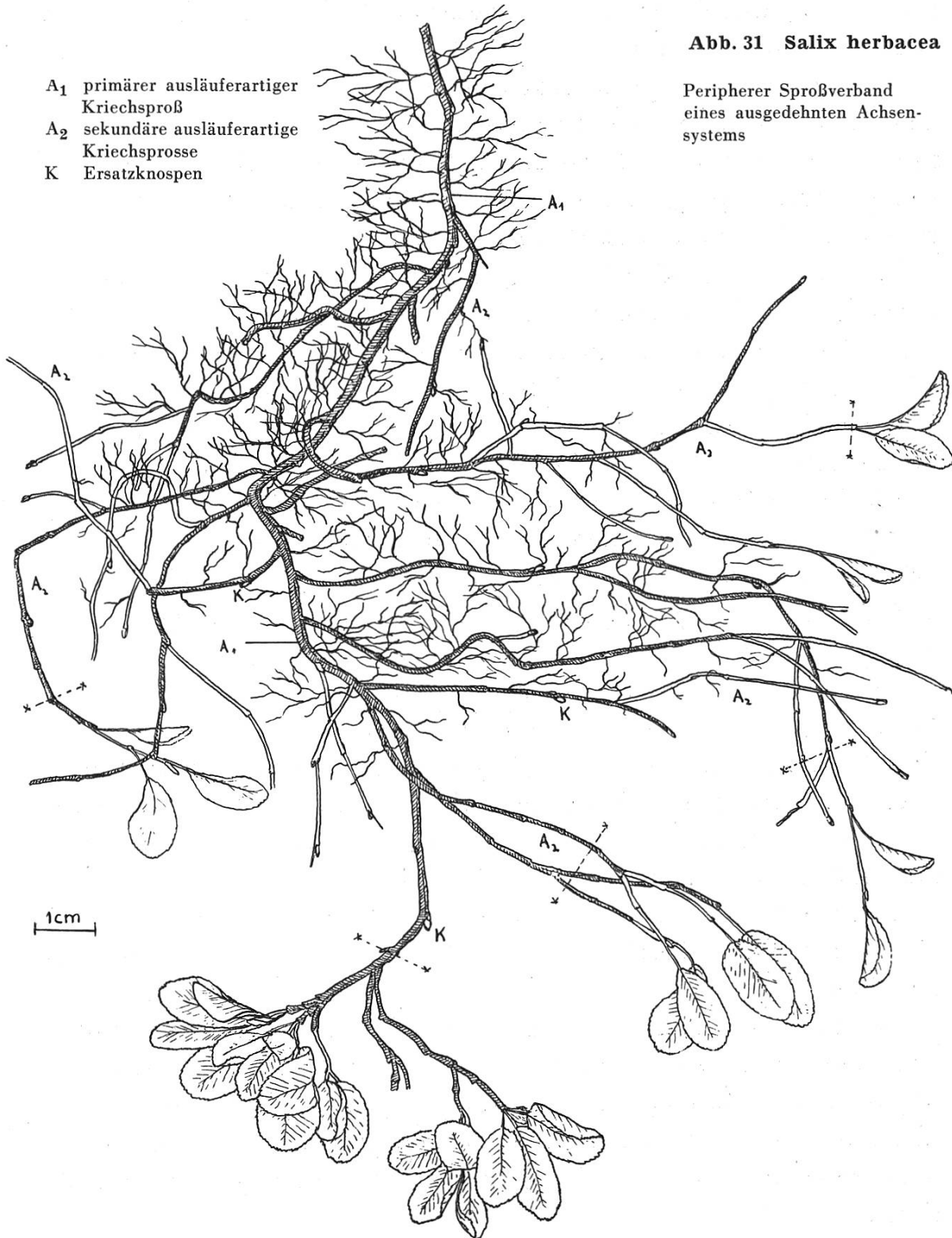
krümmt sich frühzeitig, ohne in den ersten Jahren Seitenäste zu bilden. Im 3. oder 4. Jahr treiben aus den Achselknospen der ersten Triebperioden oberirdische Kriechsprosse. Die der basalen Bestockungszone entspringenden Seitenäste überflügeln den schwach bleibenden Hauptsproß bald. Nach anfänglich oberirdischer Entwicklung dringen die Triebe der basalen Achselknospen in den Boden ein und werden damit zu den fädigen, ausläuferartigen Kriechsprossen, die ihre krautige Konsistenz längere Zeit beibehalten. Die

sproßbürtige Wurzelbildung ist sehr intensiv und tritt oft bereits im ersten Jahr auf. Nebst den für die Wurzelbildung bevorzugten Knotenstellen sind später auch Internodien mit Adventivwurzeln besetzt.

- A₁ primärer ausläuferartiger Kriechsproß
- A₂ sekundäre ausläuferartige Kriechsprosse
- K Ersatzknospen

Abb. 31 *Salix herbacea*

Peripherer Sproßverband eines ausgedehnten Achsensystems



Die Trieblänge wird vor allem durch die Lichtwirkung beeinflußt. Wachsen die Kriechsprosse im 1. Jahr der Entwicklung oberirdisch, so bleiben sie kurz. Die Messung 60 zufällig gewählter Kriechtriebe (Jahrestriebe) aus einem *Salix herbacea*-Bestand im Moränengebiet des Keschgletschers (ca. 2600 m) ergab eine durchschnittliche Länge von 7,7 cm, wobei der längste Kriechsproß mit 25 cm, der kürzeste mit 1,5 cm gemessen wurde.

An einem Kriechsproß wiederholt sich die Verzweigung der Gesamtpflanze. «Die oberste Achselknospe wird zu einem Fortsetzungsproß, die darauffolgende zu einem laubigen, kurzlebigen Seitenast. Die rückwärts gelegenen Knospen der Niederblätter dagegen entwickeln sich zu unterirdischen Ausläufern» (RAUH, 1937, p. 302).

Ausläuferartige Kriechsprosse, die von Anfang an unterirdisch verlaufen, erreichen durch Internodienverlängerung eine beträchtliche Länge. In diesem Fall lassen sie (nach RAUH) keine Periodizität erkennen und wachsen plagiotrop oft mehrere Jahre monopodial. Sympodiale Verzweigung erfolgt erst dann, wenn die Sproßspitze die Bodenoberfläche erreicht. Unter Internodienstauchung verholzen die oberirdischen Triebe rasch. Später verholzen auch die unterirdischen Kriechtriebe und nehmen an Dicke zu, so daß der Ausdruck «Erdstamm» wohl angebracht ist. Die Knospen vermögen selbst nach Jahren, wenn die sie tragenden Achsenteile längst verholzt sind, noch auszutreiben.

Optimale Entwicklungsbedingungen erreicht die Art im typischen Krautweiderasen (*Salicetum herbaceae* Br.-Bl.). Wo sie bestandbildend auftritt (p. 147 f.), ist es unmöglich, einzelne Individuen durch Ausgraben freizulegen, weil deren Achsen meterweit das Substrat durchkriechen und die Sproßsysteme verschiedener Individuen meist gegenseitig dicht verflochten sind.

Am Übergang zum *Curvula*-Rasen ist *Salix herbacea* nur noch auf die Stellen mit lockerer Bodenunterlage zwischen den Grashorsten lokalisiert.

Bis zu einem gewissen Grad wird die Ausdehnung des unterirdischen Achsensystems auch in vertikaler Richtung durch den physikalischen Zustand des Substrates beeinflußt. An den gewöhnlichen Standorten verläuft der Hauptteil der Kriechsprosse in der obersten Schicht von etwa 5 cm, in lockerem Untergrund aber auch tiefer.

Vegetative Fortpflanzung: Wie erwähnt, bleibt der Hauptsproß schwach und stirbt nach einer Reihe von Jahren oft samt Hauptwurzelsystem ab. Hieraus ergibt sich eine Isolierung randlicher Kriechsprosse und Erdstämme aus dem natürlichen Lebensablauf. Mit der starken sproßbürtigen Bewurzelung ist den betreffenden Sproßverbänden ohne weiteres eine selbständige Weiterentwicklung gesichert.

Angaben über vegetative Fortpflanzung bei *S. herbacea* liegen auch von Autoren vor, welche die Pflanze in den nördlichsten Breiten untersucht haben, so von GELTING (1934) aus Ost-Grönland und SÖYRINKI (1939) aus Finnland. In den am spätesten ausapernden Schneebodensiedlungen beobachtete SÖYRINKI (1939) die Krautweide steril. An solchen Standorten tritt die Bedeutung der vegetativen Fortpflanzung für die Art ganz besonders in Erscheinung.

Vermehrung durch Samen: Mit der Ausbildung eines Haarschopfes sind die Samen vorteilhaft der Ausbreitung durch den Wind angepaßt.

Nach SÖYRINKI (1939) wird die Samenreife in günstigen Jahren im allgemeinen so früh erreicht, daß die Ausstreuung schon vor Ende der Vegetationsperiode erledigt werden kann. Von der allgemeinen Regel, daß bei *Salix*-Arten die Keimung unmittelbar im Anschluß an die Samenreife erfolgt, scheinen (nach SÖYRINKI) im Norden Abweichungen zu bestehen. Nach dem gleichen Autor sind Samenkeimlinge im Verhältnis zur Häufigkeit der Art selten. Die Voraussetzungen zur generativen Vermehrung sind in jenem Gebiet ziemlich gering.

Das Stadium der Blütenbildung wird erst nach mehreren Jahren erreicht.

Zusammenfassend ergibt sich die Feststellung, daß für die Neuan siedlung der Art in einem Gebiet allein die Ausbreitung durch Samen im Vordergrund steht, während an einmal besiedelten Standorten die vegetative Fortpflanzung vielmehr überwiegen dürfte.

24. *Sibbaldia procumbens* L.

Typus: B. I. 3. a. a¹.

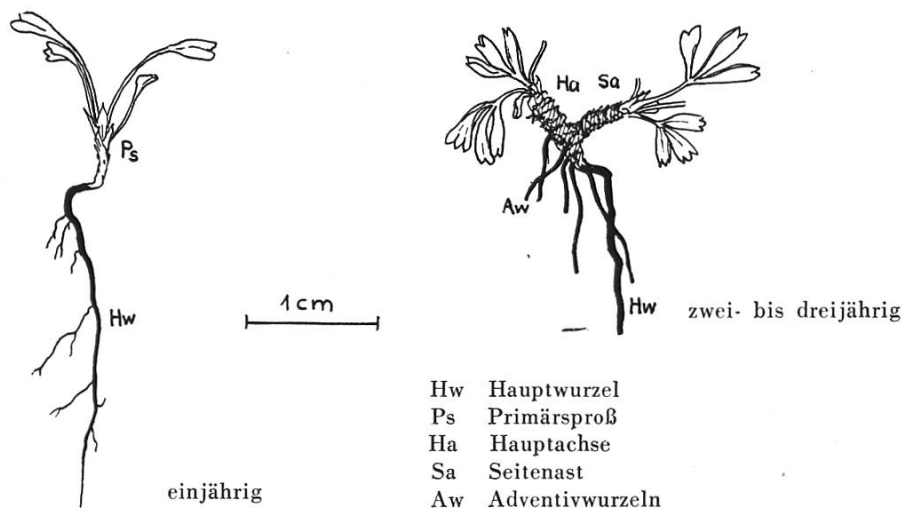
Allgemeine Standorte: Schneetälchen, Rasenläger, kalkarmer Grus und Feinschutt; besonders im Hygrocurvuletum sowie als Begleiter *Salix herbacea*-reicher Bestände.

Wuchsform: Zum Unterschied von *Salix herbacea* sind die Sproßäste bei *Sibbaldia procumbens* bereits auf den ersten Entwicklungsstadien als «Stämmchen» ausgebildet.

Aus der basalen Sproßregion entwickeln sich frühzeitig Knospen zu plagiotropen Ästen, welche oft schon im ersten Jahr Wurzeln ausbilden. Die Blühreife wird in der Regel erst nach

einigen Jahren erreicht. Infolge der seitlichen Blütenstellung wächst die Endknospe dauernd monopodial. Dies gilt auch für die aus Achselknospen hervorgehenden Seitenäste. An älteren Exemplaren kommt dieses Wachstum in den dadurch entstandenen «Hauptachsen» zum Ausdruck (s. Abb. 33). Die Ausbreitung des Achsensystems in einer Ebene, wie dies besonders an älteren Individuen auffallend ist, erklärt RAUH (1937, p. 334) durch die zweizeilige Beblätterung: «Wohl herrscht durchwegs Akrotonie, aber die Hypotonie gerät in Wegfall infolge der transversal-zweizeiligen Beblätterung der Seitenäste.» Das Erdstammsystem ist unmittelbar an der Bodenoberfläche oder wenig im Substrat ausgebreitet; seltener erheben sich die Äste etwas über den Boden. In der Ausbildung eines schwachen Hauptsprosses herrscht Übereinstimmung mit *Salix herbacea*. Das Hauptwurzelsystem scheint bei *Sibbaldia* jedoch früher verloren zu gehen, so daß die einzelnen Erdstämme, welche mit zunehmendem Alter etwas verholzen, nach einigen Jahren ganz auf ihre sproßbürtigen Wurzeln angewiesen sind.

Abb. 32 *Sibbaldia procumbens*



Längenverhältnisse des Sproßsystems an verschiedenen Standorten:

Übergang von *Luzula spadicæa*-Rasen zu einem Curvuletum (SE-exp. Abhang, Keschgebiet, ca. 2600 m): Durchschnittliche Ausdehnung der 10 größten Individuen = 8,5 cm (Untersuchungsfläche 100 m²). Erdstämme bis höchstens 2 mm dick, max. 1 cm im Boden verlaufend. Unverzweigte oder wenig verzweigte Erdstämmchen von 2–3 cm Ausdehnung sehr häufig.

Moränensand und -grus, teilweise mit wenig Humus durchsetzt: es dominieren die Moose *Racomitrium canescens*, *Polytrichum juniperinum* und

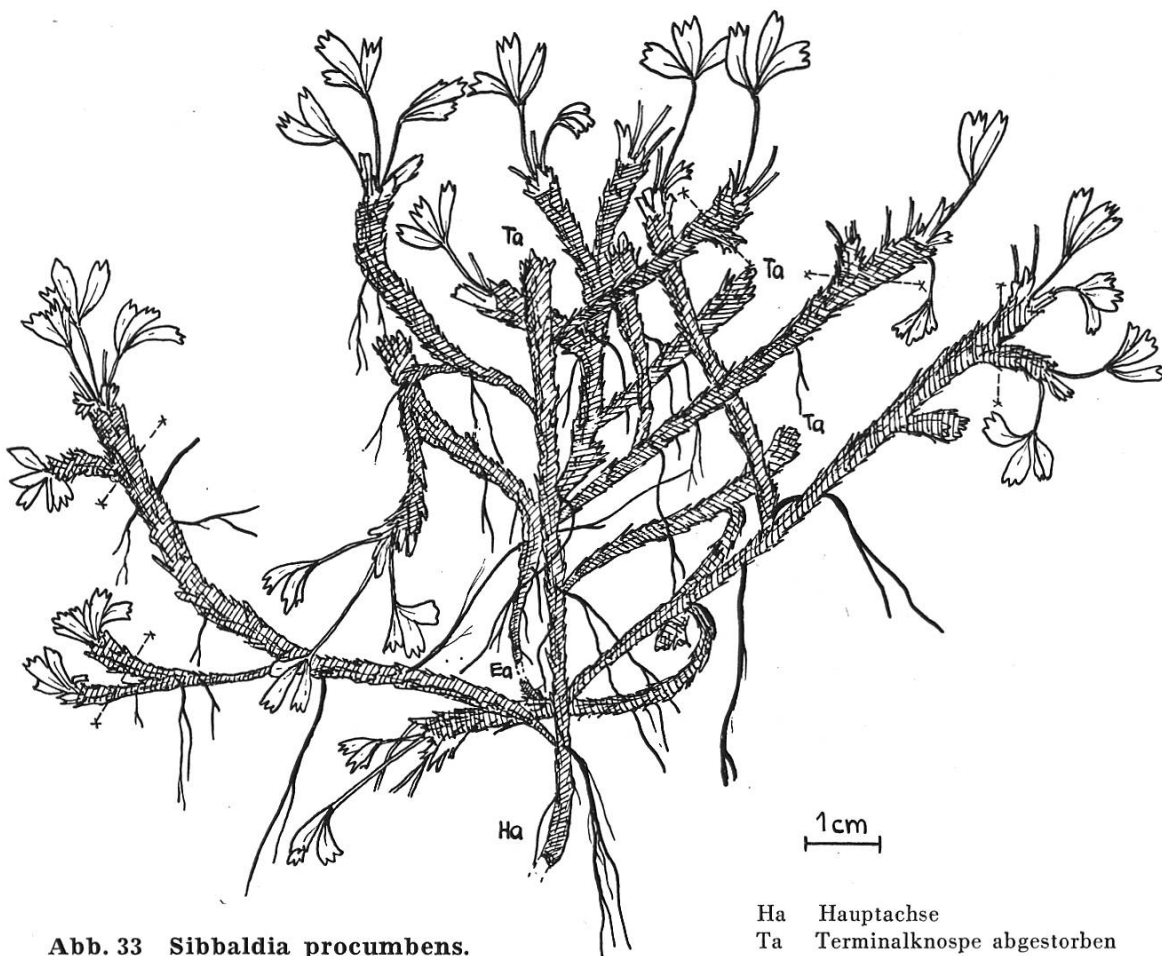


Abb. 33 *Sibbaldia procumbens*.
Teil eines ältern Erdstammsystems

Ha Hauptachse
Ta Terminalknospe abgestorben
Ea abgebrochener Erdstamm

weniger *P. piliferum*, vereinzelt *Chrysanthemum alpinum*, *Saxifraga bryoides*, *Luzula spicata*, *Sedum alpestre* u. a. (Deckungsgrad ca. 70 %; Keschgebiet, 2650 m): Wachstum der unter- und oberirdischen Teile sehr üppig. Erdstammsystem älterer Individuen mit einer horizontalen Ausdehnung bis zu 25 cm. Stärkste Erdstammäste mit Durchmesser bis zu 5 mm; durchschnittliche Tiefenlage des Achsensystems 1–2 cm.

Salicetum herbaceae Br.-Bl. (Keschgebiet, ca. 2600 m): Durchschnittliche Ausdehnung des Erdstammsystems 10 größerer Individuen = 15,8 cm. Die Erdstämme verlaufen bis höchstens 2 cm im Substrat. Die einzelnen Exemplare von *Sibbaldia* erscheinen im allgemeinen nicht so üppig wie im lockeren Moränenboden, aber bedeutend kräftiger als im Curvuletum.

An Stellen, wo Krautweide-Rasen eine Übergangszone bilden vom *Polytrichetum sexangularis* zum Curvuletum-Rasen (s. p. 147 f.), kann auf kleinen Flächen zuweilen *Sibbaldia* auf Kosten von *Salix* etwas dominieren. *Sibbaldia procumbens* bildete an solchen Standorten (SE-Abhang Piz Forun, ca. 2700 m) oft zusammenhängende Teppiche von über 1 m Ausdehnung. Die Erdstämme der größten Exemplare wurden mit einem Durchmesser von ca. 5 mm gemessen.

Vegetative Fortpflanzung: Wie aus der Beschreibung der Wachstumsform hervorgeht, ist der Pflanze ein gewisses Ausmaß vegetativer Fort-

pflanzung schon durch den natürlichen Lebensablauf mit dem Verlust der Hauptwurzel gegeben im Zusammenhang mit Verzweigung und Adventivwurzelbildung. Zudem brechen Erdstammteile leicht bei geringer mechanischer Beanspruchung besonders an den Verzweigungsstellen. Vegetative Vermehrung für *Sibbaldia* wird auch von SÖYRINKI (1939) aus Finnland angegeben. In dessen Untersuchungsgebiet soll die sonst reichlich blühende Art an den extremsten Schneebedenstandorten gelegentlich ganz steril auftreten.

Vermehrung durch Früchte: Die vor allem endozoische Ausbreitung der Früchte besorgt im Norden das Renttier, während in den Alpen besonders Gemsen und Schafe, dann aber auch Rindvieh hierfür in Frage kommen. P. MÜLLER (1948) hat Früchte von *Sibbaldia* auch im Kot des Schneehasen nachgewiesen, in Kultur zur Keimung gebracht und die jungen Pflanzen bis zur Blüte gezogen.

Noch an den höchsten Vorkommnissen reifen keimfähige Früchte aus. An «Samenmaterial» vom Piz Languard (3255 m) konstatierte BRAUN (1913) eine Keimfähigkeit von 51 %.

Entsprechende Keimversuche von SÖYRINKI (1939) aus Finnland ergaben folgendes Resultat: nach Frostbehandlung 100 %, ohne Frostbehandlung 99 %!

In der Natur sind Keimlinge manchenorts sehr häufig, an anderen, entsprechenden Standorten nur ganz vereinzelt.

25. *Cardamine resedifolia* L.

Typus: B. I. 3. b. b¹.

Allgemeine Standorte: Felsgrus, Felsschutt, Felsritzen, Alluvionen und Schneetälchen.

Wuchsform: Da als Vertreter der Arten mit allorhizer Bewurzelung des Erdstammsystems auf Schutt *Oxyria digyna* eingehender beschrieben ist, seien für *Cardamine resedifolia* nur die abweichenden Besonderheiten hervorgehoben.

Auf stabiler Unterlage bleiben die Internodien von Hauptsproß und Seitenästen kurz, so daß die basale Sproßregion an jüngeren Individuen als ein erstes Verzweigungszentrum — ähnlich den sog. Schopftrieben — erscheint. Auf Verschüttungen, wie sie an Standorten auf Schutt und am Rande von Geröllhalden zu den regelmäßigen Erscheinungen zählen, reagieren die Sprosse sogleich mit Internodienstreckung. Erst an der jeweiligen Oberfläche setzt wieder eine schopfartige Verzweigung ein. Verschüttungen, die sich in gewissen Zeitabständen wiederholen, bewirken eine etagenförmige Anordnung der Verzweigungszentren in der Art von Bestockungsknoten.

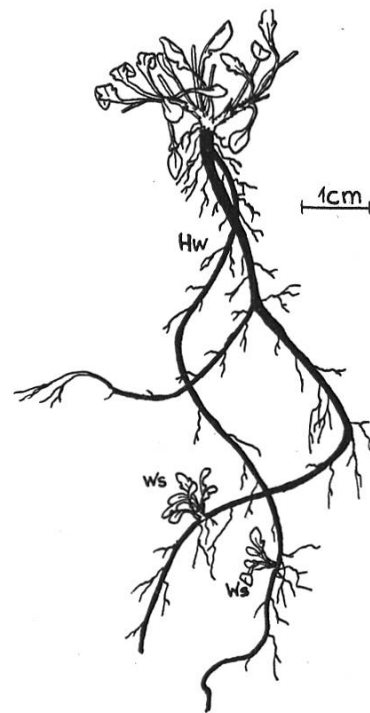
Haupt- und Seitenäste des Hauptwurzelsystems erzeugen oft \pm reichlich Wurzelknospen (Abb. 34). Für deren Austreiben ist vermutlich — auf Grund bisheriger Beobachtungen — die Lichtwirkung von Bedeutung. Die Wurzelsprosse können in der weiteren Entwicklung die Ausdehnung der primären Sproßverbände erreichen. Übereinstimmend ist selbst an den unterirdischen Trieben älterer Exemplare nur eine schwache sproßbürtige Wurzelbildung zu erkennen, meist in Form feiner Saugwürzelchen, die aber sehr oft vollständig unterbleibt, besonders an jüngeren Individuen.

Über das Auftreten sproßbürtiger Wurzeln unter Berücksichtigung verschiedener Altersstadien gibt nachfolgende Zusammenstellung einigen Aufschluß. Die Ziffern beziehen sich auf die Zahl der untersuchten Individuen am Rande einer Geröllhalde oberhalb des Hahnensees, ca. 2300 m (Oberengadin). Die eingeklammerten Ziffern betreffen eine entsprechende Zählung zwischen Rasenflecken von *Luzula spadicea* am SE-Abhang des Piz Forun (ca. 2700 m). Die Wurzelsprosse wurden bei der zweiten Aufnahme nicht berücksichtigt:

	Einjährige	Zweijährige	älter als 2 Jahre
ohne Adventivwurzeln	24 (9)	14 (15)	2 (5)
sehr spärliche Adventivwurzeln	4 (0)	8 (7)	6 (9)
deutliche Bildung von Adventivwurzeln			(4)
davon mit Wurzelsprossen	8	14	4

Vegetative Fortpflanzung: Infolge der ungenügenden Ausbildung von Adventivwurzeln sind die Erdstammäste zeitlebens vom kräftigen Hauptwurzelsystem abhängig. Nach den gemachten Beobachtungen ist nicht anzunehmen, daß zufällig isolierten Sprossen allein mit den wenigen adventiven Saugwürzelchen eine selbständige Weiterentwicklung gesichert ist. Klar zu entscheiden ist diese Frage aber nur auf

Abb. 34 *Cardamine resedifolia*



einjährige Pflanze mit Wurzelsprossen
Hw Hauptwurzel
Ws Wurzelsprosse

experimentellem Wege. Vegetative Fortpflanzung mittels der Wurzelsprosse ist möglich und wurde vereinzelt beobachtet; praktisch dürfte dieser Fortpflanzungsform jedoch keine Bedeutung zukommen. Voraussetzung dazu ist die Einwirkung mechanischer Kräfte, so daß der Wurzelsproß samt einem Wurzelstück von der Hauptwurzel losgerissen wird. Das so isolierte Stück vermag sich offenbar in Verbindung mit dem Wurzelsproß zu regenerieren und die Funktionen der Hauptwurzel zu ersetzen.

Vermehrung durch Samen: Allein das häufige Vorkommen von Keimlingen und Jungpflanzen jeden Alters läßt auf eine intensive generative Reproduktion schließen. Die Ausbreitung der Samen besorgt der Wind.

Nach BRAUN (1913) keimten Samen vom Piz Trovat (3150 m) zu 82 %.

26. *Oxyria digyna* (L.) Hill.

Typus: B. I. 3. b. b¹.

Allgemeine Standorte: Gesteinsgrus, feuchtes, kiesiges Geröll, steinige Triften, kalkarmer Moränenschutt.

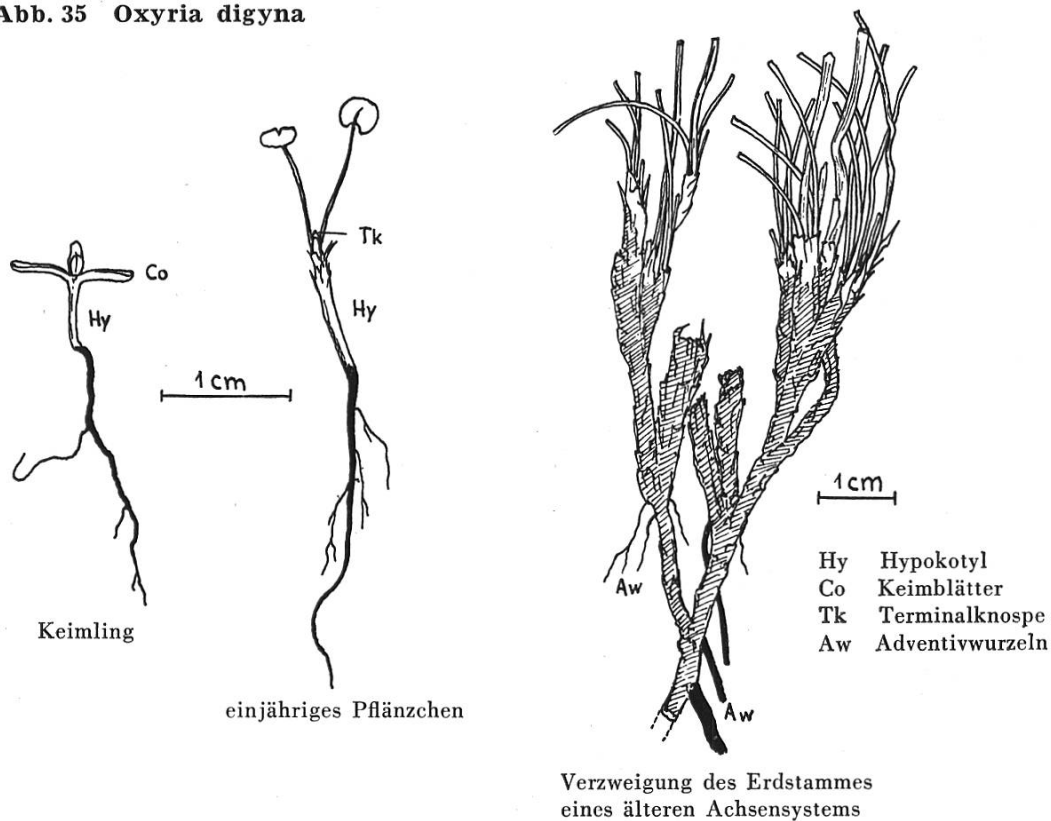
Wuchsform: Die Wachstumsintensität der Erdstammäste ist bis zu einem gewissen Grad davon abhängig, ob und wie die betreffenden Sproßteile von Zeit zu Zeit eine Überschüttung erfahren oder nicht. Freiliegende Erneuerungssprosse haben sehr kurze Internodien. Deshalb sind die oft stark verzweigten Äste älterer Individuen an Standorten, wo Substratbewegungen ausgeschlossen sind oder seltene Ausnahmen bedeuten, äußerst dicht zusammengedrängt. Da nach HESS (1909) Wurzelkontraktion nicht anzunehmen ist, erscheint die Entwicklung unter der Einwirkung periodischer Verschüttungen viel natürlicher. Die Pflanze hat denn auch ihre optimalen Entwicklungsbedingungen auf geneigter Unterlage von Schutt und Grus.

An einem Standort mit den soeben erwähnten edaphischen Voraussetzungen im jüngeren Moränengebiet des Keschgletschers legte ich durch Ausgraben ein älteres Erdstammsystem frei, dessen älteste Sproßteile am Wurzelhals in einer Tiefe von 15 cm ihren Ursprung nahmen. Die pfahlwurzelartige Hauptwurzel begann also erst in dieser Tiefenlage und erreichte eine Länge von über 0,5 m. Die horizontale Ausdehnung des oberirdisch entwickelten Sproßsystems betrug annähernd 40 cm. An diesem Individuum wurden zirka 120 Assimilationstriebe gezählt, einschließlich einiger Erneuerungstriebe, welche älteren Erdstammteilen entsprangen.

Verzweigung kann im zweiten Jahr einsetzen und ist auch später vor allem auf die Zonen mit Internodienstauchung lokalisiert (Abb. 35).

Das sympodial verzweigte Erdstammsystem ist in feindispersem, gleichmäßigem und unbewegtem Substrat vorherrschend in vertikaler Richtung orientiert. Einschlüsse von größeren Steinen beeinflussen das Wachstum einzelner Sprosse oft in einer bestimmten Richtung. Im Grobgeröll ist das Grundachsensystem denn auch stärker aufgelockert; die einzelnen Erdstämme werden z. T. durch die Raumverhältnisse zu plagiotropem Wuchs veranlaßt. Wurzelt die Pflanze zudem auf geneigter Unterlage, so wirkt meist noch ein \pm anhaltender, einseitig gerichteter Druck auf die Erdstämme ein, der dieselben zu einer weiteren Ausdehnung parallel mit der Oberfläche veranlaßt.

Abb. 35 *Oxyria digyna*



Durch die Wirkung von Substratbewegungen können Erdstammverbände auseinandergerissen werden. Die abgetrennten Achsenteile scheinen dadurch nicht großen Schaden zu nehmen, da die sproßbürtige Wurzelbildung solch verschütteter Erdstämme offenbar eine Intensivierung erfährt. Seltener ist die Bildung sekundärer Hauptwurzeln zu beobachten.

Vegetative Fortpflanzung: Nach Untersuchungen von HESS (1909) sollen bei sehr alten Stöcken nur noch Adventivwurzeln in Tätigkeit sein. HESS schreibt dem Hauptwurzelsystem von *Oxyria digyna* eine mögliche Lebensdauer von mehr als 10 Jahren zu. Eigene Beobachtungen liegen nur ganz vereinzelt vor, wonach mit dem Absterben der Hauptwurzel die jüngern Sproßteile — mindestens physiologisch — selbständig lebten. Vielleicht liegt dieser Art sehr abgeschwächt auch jene Erscheinung zu Grunde, die von NOLTE (1954) als Rhizomzerfall mit vegetativer Vermehrung für *Rhumex*-Arten beschrieben wurde. Nach dieser Autorin handelt es sich beim Zerfall von Pfahlwurzel resp. Rhizom der betreffenden Arten nicht um einen gewöhnlichen Verrottungsprozeß, sondern um einen physiologischen Vorgang, der mit Mitteln durchgeführt wird, die im allgemeinen bei pathologischen Erscheinungen auftreten. Die Orte der Zerfallserscheinungen sind dabei artspezifisch verschieden, aber von solcher Regelmäßigkeit, daß sie als organisatorisch bedingt betrachtet werden können.

Eine eventuell auf natürlichem Wege verlaufende vegetative Vermehrung ist praktisch sicher nur von untergeordneter Bedeutung, kann aber an manchen Standorten durch die erwähnten exogenen Faktoren erheblich gefördert werden.

Nach HOLM in GELTING (1934, p. 89) zeichnet sich *Oxyria* in Canada mit der Bildung langer Ausläufer und Adventivwurzeln durch eine lebhaft vegetative Vermehrung aus. Als Ausläufer werden dabei vermutlich die stark verlängerten Erdstämme bezeichnet.

Wenn SÖYRINKI (1939) im allgemeinen eine vegetative Vermehrung für *Oxyria digyna* auf seinen Untersuchungsflächen in Finnland nicht annimmt, weist er anderseits für gewisse Standorte doch auf deren mögliche Bedeutung hin: «In den spät ausapernden Schneebodensiedlungen habe ich jedoch Individuen ausgegraben, bei denen sich kräftige Nebenwurzeln an den Sproßgründen entwickelt hatten; die Rhizomäste waren überdies oft fast waagrecht und bis 10 cm lang. Es scheint also, als wäre die Art imstande, die an diesen Standorten schwach gewordene Vermehrung wenigstens in einigem Umfang auf vegetativem Wege zu ersetzen.»

Vermehrung durch Früchte: Infolge einer sehr reichen Fruchtbildung sowie der hohen Keimfähigkeit auf einigermaßen geeignetem Untergrund ist die generative Reproduktion in bezug auf die Wirksamkeit zweifellos in den Vordergrund zu stellen. Die geflügelten Früchte werden durch den Wind verbreitet. In den verschiedenen Gebieten waren fast zu jeder Zeit Keimlinge zu beobachten, meist in größeren Ansammlungen um die Mutterpflanze herum. SÖYRINKI erzielte mit und ohne Frost eine Keimfähigkeit von 94 %.

27. *Ranunculus glacialis* L.

Typus: B.I.5.

Allgemeine Standorte: Felsschutt, Moränen, durchfeuchtetes Geröll, auch in Pionierpolstern.

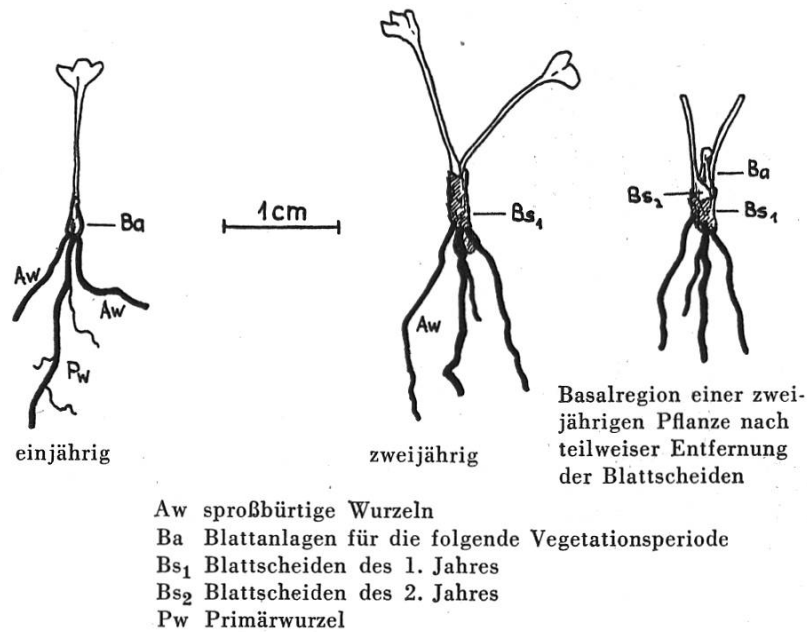
Wuchsform: Nebst der sporadischen Ausbildung ablegerartiger Sprosse vertritt der Gletscherhahnenfuß zugleich den Typus mit homorhizem, vertikalem «Sympodial-Rhizom». Schon im ersten Jahr wird die Primärwurzel durch kräftige, meist unverzweigte sproßbürtige Wurzeln ersetzt (Abb. 36). Die weitere Entwicklung der Wuchsform ist am besten in Anlehnung an die Wuchsformen-Untersuchungen von HESS (1909, p. 101) darzustellen. Die noch jungen basalen Blattanlagen, welche sich in der folgenden Vegetationsperiode zu den Assimila-

tionsorganen entwickeln, sind von den bis 2 cm langen, häutigen Laubblattscheiden umhüllt. Auf diese ersten, zu Anfang des Frühjahrs kaum 1 mm langen Knospenhüllen folgt ein 5–10 mm langes Internodium, worauf fast aus einem Punkt des Sten-

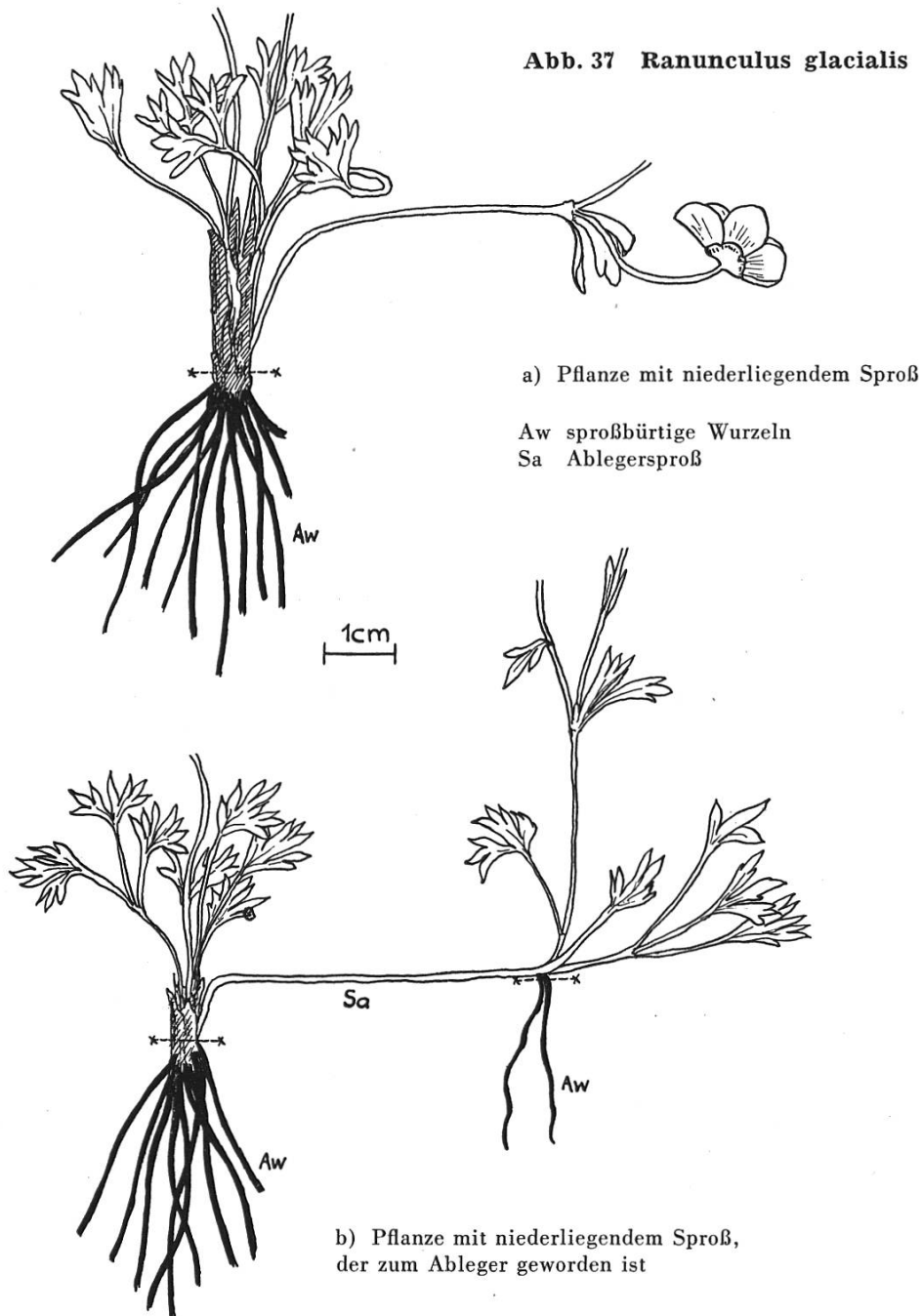
gels die Laubblätter sich entwickeln (meist nicht mehr als drei pro Stengel). Nach der Ausbildung des Sproßendes zum beblätterten Blütenstand wird in der Achsel eines der Grundblätter eine Erneuerungsknospe angelegt, deren zwei erste Blätter wieder zu häutigen Knospenhüllen mit grüner Spreitenanlage werden. Da die Blätter in der Regel nur ein Jahr ihren Dienst versehen, deren Scheiden aber noch längere Zeit erhalten bleiben, sind ältere basale Sproßregionen stets von einem Mantel jüngerer und älterer Blattscheiden umhüllt.

Werden gleichzeitig zwei Erneuerungsknospen angelegt, so äußert sich das weitere Stengelwachstum in einer Verzweigung, wobei

Abb. 36 *Ranunculus glacialis*



die Erdstammäste aneinanderliegend orthotrop orientiert bleiben. Eine weitere Verzweigung nach diesem Modus kann — unter Berücksichtigung einer genügend langen Zeitspanne — zur Ausbildung horstartiger Komplexe führen.



Vegetative Fortpflanzung: Durch Verzweigungsmöglichkeiten ist auch den Pflanzen mit vertikal gerichteten Erdstämmen ein gewisser — wenn meist auch sehr geringer — Grad vegetativer Propagation be-

schieden. Auf Schutt, Grus, Geröll und in Felsspalten wurde mehrfach beobachtet, wie als Folge von Verwitterung älterer Blattscheidenhüllen und Stengelteile Sproßsysteme des Gletscherhahnenfußes eine vegetative Aufteilung erfahren hatten. In dieser Richtung fördernd sind dabei wieder von außen einwirkende mechanische Faktoren wichtig.

Eine vegetative Fortpflanzung mittels ablegerartiger Kriechsprosse wurde erstmals von SCHARLOK in der Deutschen botanischen Monatsschrift 1895 beschrieben. Die Ableger sind zunächst eigentlich normale, orthotrop gerichtete Assimilationstriebe, die aber zum Beispiel als Folge langdauernder Schneebedeckung an den Erdboden niedergelegt werden. An der Kontaktstelle mit dem Boden, dicht unter dem untersten Stengelblatt, entspringen sproßbürtige Wurzeln (Abb. 37 b). Dadurch werden in der betreffenden Stengelregion neue Vegetationszentren geschaffen, die zum Ausgangspunkt neuer Individuen führen können; denn die den Zusammenhang bildenden oberirdischen Sproßteile verrotten nach relativ kurzer Zeit (1–2 Jahre).

Die beschriebene Ablegerbildung bei *Ranunculus glacialis* wurde in den verschiedenen Exkursionsgebieten nur selten beobachtet, ist deshalb sicher als besondere Bildung unter ganz bestimmten Verhältnissen zu bewerten und darf nicht als ein für die Art allgemeinherrschender Vorgang postuliert werden.

Generative Fortpflanzung: Eine wirksame Ausbreitung der flachgedrückten Früchte erfolgt besonders durch den Wind. Über die Keimfähigkeit und deren Voraussetzung liegen keine klaren Ergebnisse vor. Auf Grund des Vorkommens von Keimlingen und Jungpflanzen jeden Alters an den verschiedenen Standorten bis in die höchsten Lagen der Nivalstufe ist eine hohe Wirksamkeit der generativen Reproduktion anzunehmen, welche — im Vergleich zum Ausmaß der vegetativen Fortpflanzung — an Bedeutung stark überwiegen dürfte.

28. *Saxifraga aizoon* Jacq.

Typus: B. I. 6.

Allgemeine Standorte: Steinige Abhänge, Felsritzen, Rasenpolster, wintersüber schneefreie Felsstandorte.

Wuchsform: Die zahlreichen Blattrosetten, oft von einer einzigen Mutterrosette ausgehend, bilden nicht selten ausgedehnte Flachpolster (Rosettenpolster nach RAUH), die im Aufbau mit den *Sempervivum*-Polstern übereinstimmen. Das Wachstum verläuft bis zur In-

floreszenzbildung, oft über mehrere Vegetationsperioden und unter mehrfacher Seitenastbildung monopodial.

Nach RAUH (1939), dessen Untersuchungen dieser Wuchsformbeschreibung zugrunde liegen, schlagen bereits im zweiten Jahr Knospen der mittleren Rosettenblattregion radial nach allen Seiten aus. Die durch Internodienstreckung \pm verlängerten ersten Seitenäste werden nach einer kürzeren oder längeren plagiotropen Phase unter Internodienstauchung in orthotrope Richtung umgestimmt, wobei gleichzeitig die ersten Tochterrosetten gebildet werden (Tochterrosetten 1. Ordn.). Aus deren Blattachsen entspringen wieder Seitenäste, welche in Tochterrosetten 2. Ordn. endigen. Nach diesem Schema vergrößert sich das Rosettensystem nach allen Seiten, sofern es die Raumverhältnisse gestatten (Abb. 38). Die Rosetten wachsen in der Regel einige Jahre monopodial, ehe sie das Wachstum mit der Ausbildung eines Blütenstandes abschließen. In diesem Zeitpunkt wird auch der feste Rosettenverband – wenigstens teilweise – aufgelockert, weil mit dem Absterben der Infloreszenzspitze auch deren grundständige Rosettenblätter zu zerfallen beginnen.

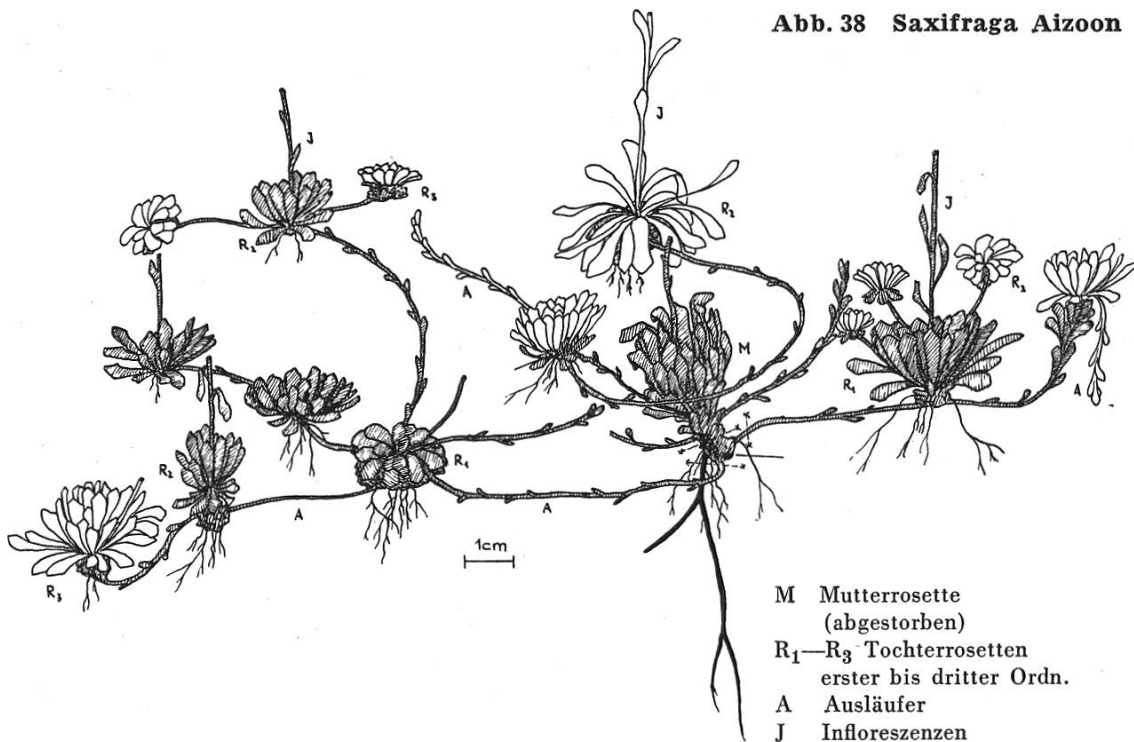
Wenn die einzelnen Rosetten meist auch längere Zeit in geschlossenem Verband bleiben, so leben die jüngsten Triebgenerationen doch als selbständige Individuen, da sie infolge der abgestorbenen plagiotropen Abschnitte (Ausläufer) ganz auf die eigenen sproßbürtigen Wurzeln angewiesen sind. Dieselben entspringen – wie bei allen typischen Ausläuferpflanzen – nur der Rosettenregion.

Die Länge der Ausläufer und damit die Auflockerung der Rosettenflachpolster ist weitgehend von äußeren Bedingungen abhängig. Im allgemeinen stellt sich mit zunehmender Entfernung vom Ausgangspunkt des Wachstums (Region der Mutterrosette) oft eine Verstärkung und Verlängerung der Ausläufer ein.

Auf kompakter Gesteinsunterlage, wo das Nährsubstrat der Pflanze nur in fleckenweiser Anordnung zur Verfügung steht, sowie in Felsrinnen und -spalten erreichen die Ausläufer nicht selten Längen von 10 cm und mehr (Abb. 38), so daß Hindernisse, wie kleine Felsgesimse und Felsspalten, überbrückt werden können.

Das Ausmessen der Fläche eines alleinstehenden, äußerlich zusammenhängenden Flachpolsters von *S. aizoon* auf nacktem Gneisgeröll im Moränengebiet des Keschgletschers (ca. 2600 m) ergab eine Fläche von ca. 15 dm² lebender Rosetten. Da im Durchschnitt auf 1 dm² etwa 70 Rosetten gezählt wurden, durfte das ganze Polster mit ca. 1000 Einzelrosetten geschätzt werden! Auf Grund deren An-

Abb. 38 *Saxifraga aizoon*



ordnung war anzunehmen, daß wahrscheinlich sämtliche Rosetten von der gleichen Keimpflanze abstammten. Die oberste \pm zusammenhängende Schicht lebender Rosettenblätter reichte bis max. 1,5 cm tief. Darunter füllten abgestorbene Blatt- und Sproßresten eine etwa 4 cm tiefe Zone auf. Die ältesten Teile dieser Schicht waren bereits zu einem dunkelbraunen Humus zerfallen und lagen direkt dem Muttergestein auf, an jener Stelle aus Geröll mit Schutt und Grus bestehend. Verankerung und Ernährung der Pflanze besorgten bis 15 cm lange Wurzeln.

Vegetative Fortpflanzung: Wie bereits erwähnt, wird der Zusammenhang zwischen den einzelnen Rosetten eines Individuums im natürlichen Lebensablauf erstmals besonders dann aufgehoben, wenn Rosetten nach der Blühperiode samt den dazugehörigen Wurzeln abzustarben beginnen. Allein aus dieser Tatsache ergibt sich bereits eine intensive Vermehrung dieser Steinbrechart. Im Vergleich dazu ist das vegetative Ausbreitungsvermögen gering. Äußere, mechanisch wirkende Faktoren vermögen den Grad der Vermehrung zu erhöhen und — was ebenso wichtig erscheint — in gewissem Ausmaße auch ausbreitend zu wirken. Durch Wasser, Stein Schlag oder Lawinen losgelöste Polsterteile wurzeln an anderen geeigneten Standorten leicht wieder fest.

Da jede Rosette als Ursprungsort mehrerer Ausläufer in Frage kommt und jeder Ausläufer normalerweise wieder in einer Rosette endet, dient diese Sproßfolge in hohem Maße der vegetativen Ver-

mehrung. Lokal ist denn auch die vegetative Propagation zahlenmäßig sicher vorherrschend, insbesondere auch darum, weil die Keimfähigkeit der Samen gering ist.

Generative Fortpflanzung: Keimuntersuchungen von BRAUN (1913) mit Samenmaterial vom Calanda verliefen vollständig negativ. Samen vom Parpaner Schwarzhorn keimten nur zu 4 0/0. OETTLI (1904) vermutet, daß eine erfolgreiche Keimung an eine Moosunterlage gebunden sei, wobei nur da eine wirksame Entfaltung zu verzeichnen wäre, wo zugleich jede Gefahr des Viehtritts und der Verschwemmung in Wegfall komme.

Die Hauptursache liegt jedoch sicher im äußerst langsamen Keimverlauf. Nach KINZEL (1913) erfolgt die Keimung ähnlich langsam wie bei *Saxifraga oppositifolia* und ausschließlich im Licht.

Ausbreitet werden die Samen durch den Wind.

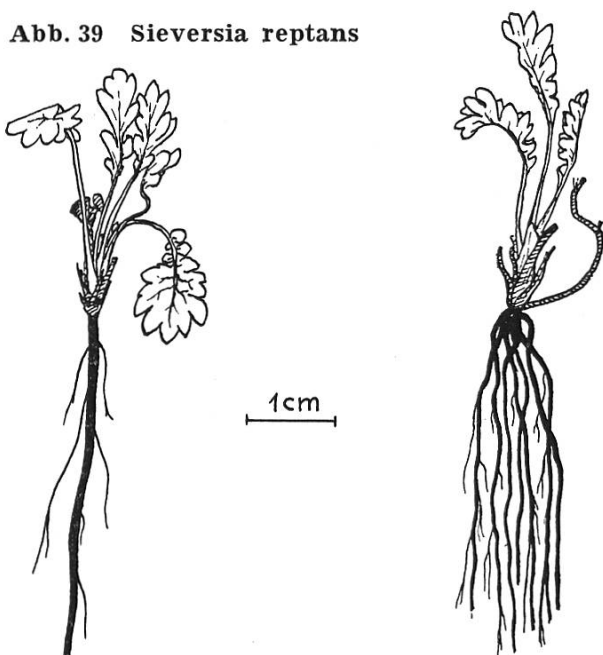
29. *Sieversia reptans* (L.) R. Br.

Typus: B. I. 6.

Allgemeine Standorte: Geröll, Felsschutt, Felsspalten, Moränen und Gletscherbachalluvionen.

Wuchsform: HESS (1909, p. 127) charakterisiert *Sieversia reptans* als eine der wenigen Geröllpflanzen mit unbegrenztem Stengelwachstum. Aus den Achselknospen der ersten Laubblätter entstehen im Frühling gleich die bekannten oberirdischen Ausläufer, aus den folgenden dann die Infloreszenztriebe (Abb. 40). Die Knospen, welche

Abb. 39 *Sieversia reptans*



zweijährige Pflanze
aus Samen
hervorgegangen

zweijährige Pflanze
aus Ausläufern
entstanden

am Grund der späteren Laubblätter angelegt werden, schlagen in der Regel nicht mehr aus. Jedes Jahr wiederholt sich die Ausläuferbildung an den entsprechenden Stellen. Gegen die Spitze hin nimmt die Internodienlänge der plagiotrop wachsenden Ausläufer ab und ist am Ende vollkommen gestaucht, wobei gleichzeitig die weitere Entwicklung der nun entstehenden Jungpflanze orthotrop gerichtet ist (Abb. 40). Zu-

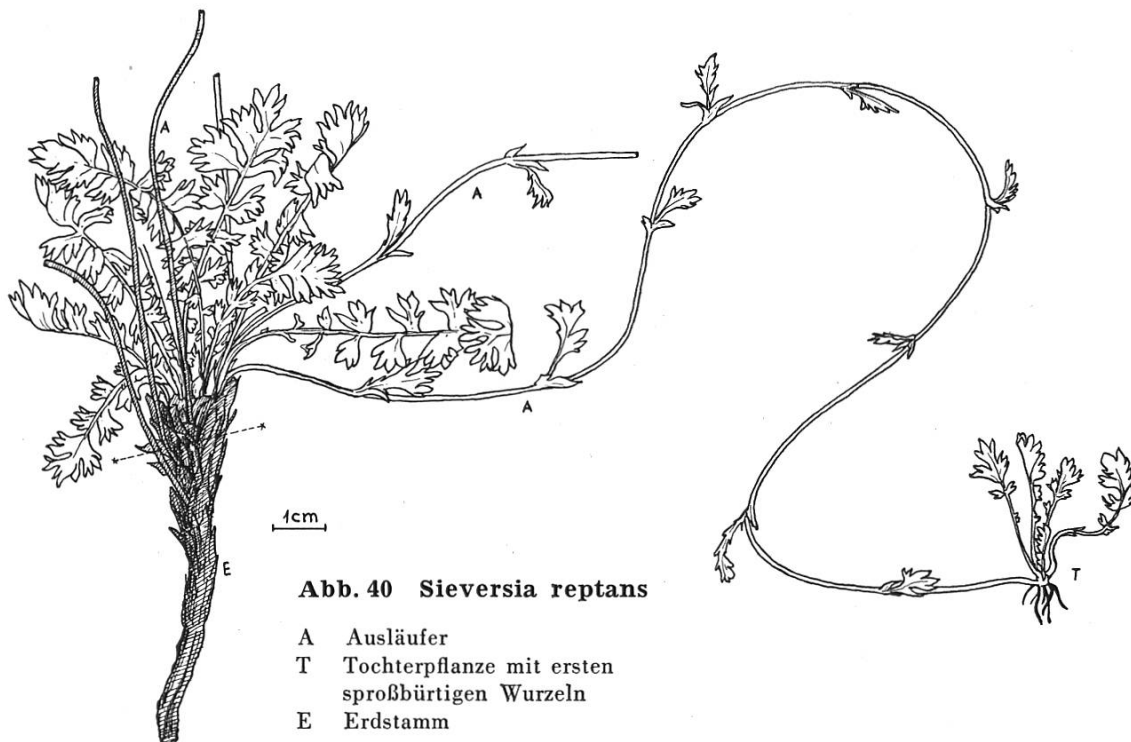


Abb. 40 Sieversia reptans

- A Ausläufer
- T Tochterpflanze mit ersten sproßbürtigen Wurzeln
- E Erdstamm

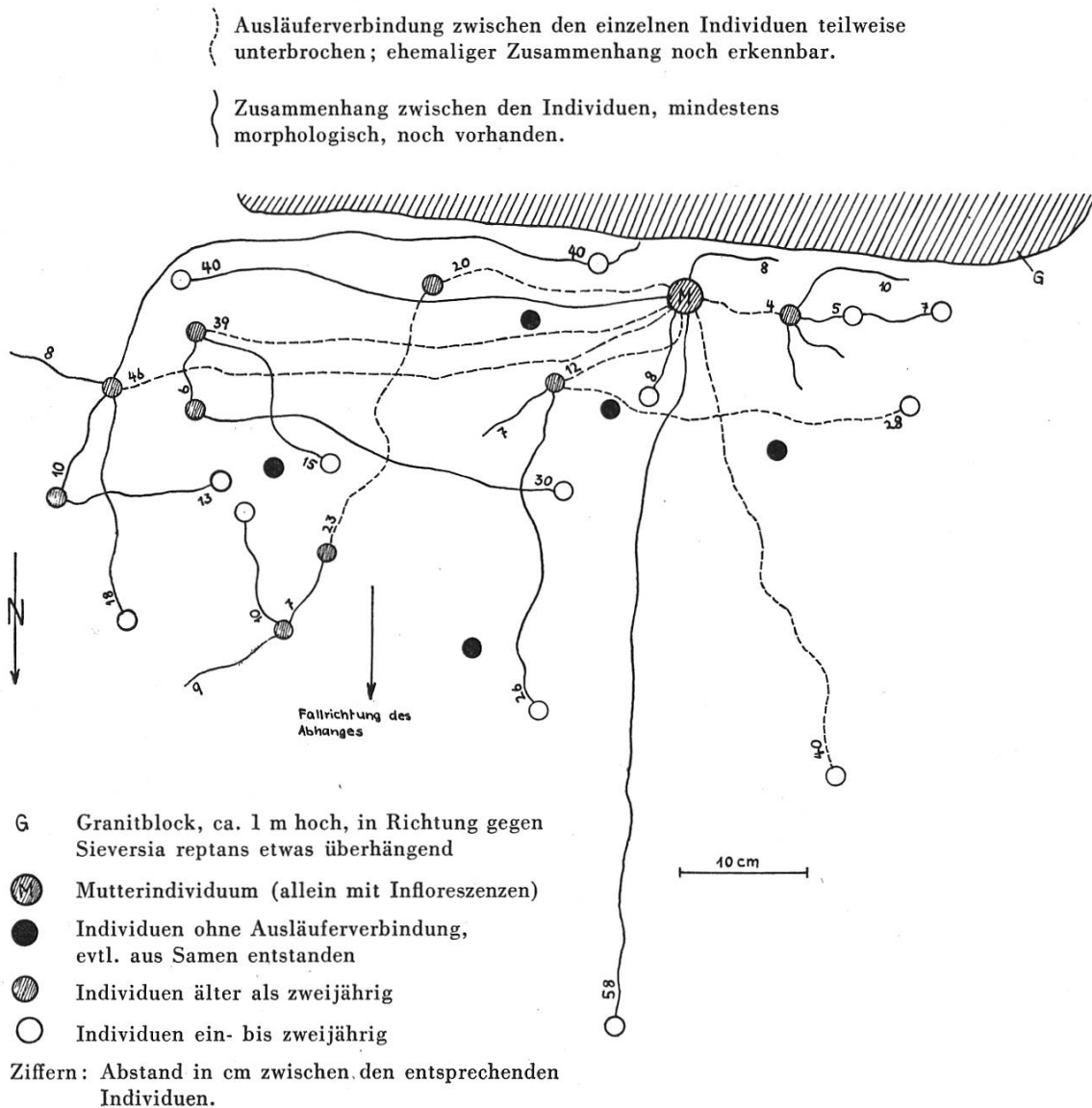
gleich treiben an der Außenseite des rechtwinklig umbiegenden «Sproßwinkels» sproßbürtige Wurzeln hervor, welche das Tochterpflänzchen früh im Substrat verankern. Die Ausläuferlänge wird nicht direkt vom Milieu beeinflusst; deren Entwicklung scheint vielmehr vom Zustand der Mutterpflanze abhängig zu sein. Auch die Wuchsrichtung ist besonders am Anfang auf die Stellung der Knospenlage sowie die Raumverhältnisse der Mutterpflanze zurückzuführen. Der sich verlängernde Ausläufer wächst dorthin, wo der Weg frei ist, und wird nicht etwa von besonders günstigem Nährsubstrat in einer bestimmten Richtung zu wachsen veranlaßt.

Schon in der folgenden Vegetationsperiode stellen die Ausläufer ihre physiologische Aufgabe ein; oft verwittern sie dann auch gleich oder bleiben an geschützten Stellen noch 1 bis 2 Jahre in ihrem äußeren Zusammenhang erhalten (Abb. 41). Die so entstandenen Individuen werden früh selbständig und erzeugen später an den \pm senkrecht verlaufenden Erdstämmen nochmals spärliche Adventivwurzeln.

Je nach der Zahl gleichzeitig sich entwickelnder Knospen, die das Stengelwachstum fortsetzen, kann Verzweigung des Erdstammes schon früh, vor der Blütenbildung eintreten. Anderseits treiben Dauer-

Abb. 41 Schema für die vegetative Ausbreitung von *Sieversia reptans*

Standort: Schutthalde mit Granitgeröll an der rechten Talseite oberhalb der Pontegliashütte (Val Ponteglias); ca. 2500 m; 5. 8. 51



knospen an bereits älteren Erdstammteilen oft erst nach Jahren aus. Die einjährigen Laubblattspreiten verwittern rasch, während die grundständigen Scheiden noch an vieljährigen Erdstämmen meist erhalten sind und den darunter angelegten Dauerknospen dadurch Schutz bieten.

Bei Jungpflanzen ist die Frage, ob das betreffende Individuum aus Samen oder durch Ausläufer entstanden sei, leicht zu entscheiden. Aus Keimlingen hervorgegangene Jungpflanzen sind fast durchwegs mit einer typischen, oft pfahlwurzelartigen Hauptwurzel versehen, während für die an Ausläuferenden abgeleg-

ten Individuen an Stelle der Hauptwurzel ein Büschel ungefähr gleichstarker sproßbürtiger Wurzeln charakteristisch ist (Abb. 39). Dieser deutliche Unterschied auf Jugendstadien wird später \pm verwischt, weil die Zahl der sproßbürtigen Wurzeln offenbar eine Reduktion erfährt, die noch erhaltenen Wurzeln aber im gleichen Maße verstärkt werden.

Vegetative Fortpflanzung: Auf lokalen Flächen der verschiedenen Standorte, wo oft ganze «Herden» von *Sieversia* den Boden bedecken, ist meist die Mehrzahl der Individuen vegetativ entstanden. Ein diesbezügliches Schema (Abb. 41) soll im verkleinerten Maßstab die genaue Lage von Einzelpflanzen darstellen, wie sie in der Natur am Standort auf Granitschutt im obern Val Ponteglias aufgezeichnet wurde. Die vegetative Herkunft sozusagen aller lebenden Rosetten war an jener Stelle deshalb leicht nachzuweisen, weil die verschiedenen Individuen im Schutze eines etwas überhängenden Granitblockes wuchsen und die verbindenden Ausläufer deshalb — wenn teilweise auch nur in abgestorbenen Resten — meist noch erhalten waren.

Im Keschgebiet wurden auf einer ca. 4 m² großen Fläche von nacktem, grobem Gneisgeröll ungefähr 150 lebende Individuen gezählt, die mit großer Wahrscheinlichkeit auf vegetativem Wege vom gleichen Ausgangsindividuum herstammten. Blüten- bzw. Fruchtsände konnten nur an 7 Individuen nachgewiesen werden, und diese waren zudem von kümmerlicher Ausbildung.

An alten Individuen mit verzweigtem Erdstamm ist mit dessen Absterben und Verwesen noch eine zweite Form vegetativer Fortpflanzung möglich, jedoch nur auf sehr beschränkter Fläche und praktisch ohne Bedeutung.

Vegetationsbildung: Wenn *S. reptans* als häufige Art unter den ersten Ansiedlern vegetationsloser Gebiete auch nicht mit den polster- und rasenbildenden Arten als Pionier konkurrieren kann, so kommt ihr als Erzeuger von Rohhumus doch einige Bedeutung zu. Durch Verwittern der Laubblätter sammelt sich um den Erdstamm älterer Rosetten allmählich etwas Humus an, in dem Samen anderer Arten gelegentlich ein Keimbett finden.

In Felsnischen und -spalten weist *S. reptans* schon auf spärlichen Grus- und Schuttanhäufungen eine kräftige vegetative Ausbreitung auf; dadurch werden Tochterindividuen an z. T. über 50 cm langen Ausläufern nach oben und unten auch in benachbarte Felsspalten abgelegt.

An solch ungünstigem Wurzelort auf Gault-Schiefer am Tschingel (Scesaplana-gebiet) konnten mit einem ältern Stock 7 diesjährige sowie 10 ältere Tochterindividuen in Beziehung gebracht werden.

In den vertikal verlaufenden Felsrinnen wirken die Blattrosetten stauend auf das abwitternde, feine Schiefermaterial; somit wird wieder Keimsubstrat geschaffen für die Samen von Arten, welche an solchen Standorten eine stabilere Unterlage benötigen.

Keimfähigkeit: Die von BRAUN (1913) ausgeführten Keimversuche ergaben recht unterschiedliche Resultate. Mit Samen vom Piz Forun erzielte er eine Keimfähigkeit von 16 %. Samen vom Piz Trovat, in Zürich untersucht, keimten zu 84 %, auf Berninahospiz untersucht nur zu 60 %. Samen vom Diavolezzagrät zeigten eine Keimfähigkeit von 36 %. Ob Frostwirkung oder andere klimatische Faktoren die Keimung entscheidend beeinflussen, müßte durch weitere Versuche geprüft werden.

30. *Androsace chamaejasme* Wulfen em. Host.

Typus: B. I. 6.

Allgemeine Standorte: steinige Hänge, trockene Weiden, Felsgräte, besonders in *Dryas*- und *Sesleria*-Teppichen; vorzugsweise auf Kalk.

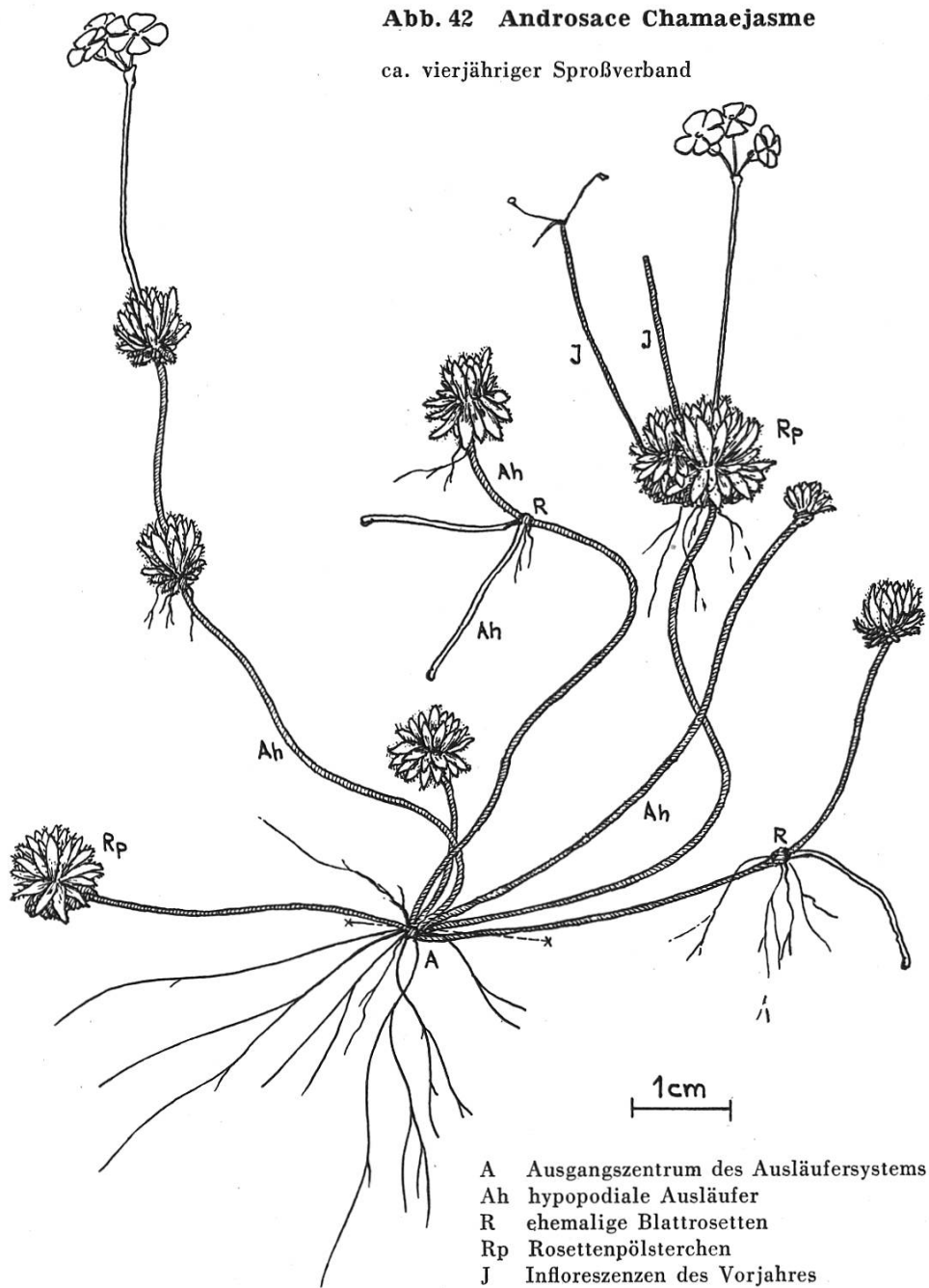
Wuchsform: Zum Unterschied der bisher beschriebenen Ausläuferpflanzen bestehen die meist unmittelbar an der Oberfläche verlaufenden Ausläufer von *Androsace chamaejasme* nur aus dem ersten Internodium, dem sog. Hypopodium. Die hypopodialen Ausläufer (Ah) gehen an ihrem Ende unter extremer Internodienstauchung zur Bildung einer dicht beblätterten Blattrosette über (Abb. 42).

Das Verhalten in der weiteren Entwicklung des Sproßverbandes ist nun verschieden, je nachdem, ob die Rosette vegetativ bleibt oder zur Blütenbildung schreitet. Im ersten Fall verlängert sich der Rosettenvegetationspunkt abermals in einem 1 bis 4 cm langen Hypopodium, um an dessen Ende wieder mit einer Blattrosette abzuschließen. Mit dem Austreiben zweier oder mehrerer Knospen aus den Achseln der jüngeren Rosettenblätter erfolgt in der nächsten Vegetationsperiode Verzweigung. Der einer Knospe entspringende Sproß kann aber auch als Rosette überwintern und im Frühjahr zunächst als solche weiterwachsen.

Wächst der Rosettenvegetationspunkt in eine Infloreszenz aus, so entwickeln sich Achselknospen, die das Sproß-System sympodial fortsetzen. Weil auch die ersten Internodien solcher Fortsetzungssprosse meist kurz bleiben, äußert sich dieses Wachstum in der Bildung kleiner Rosettenpolster (Rp).

Abb. 42 Androsace Chamaejasme

ca. vierjähriger Sproßverband



Die ursprünglich ausnahmslos über der Erdoberfläche ausgebildeten hypopodialen Ausläufer werden nach einer gewissen Zeit — je nach den physikalischen Bodenverhältnissen — gelegentlich in das Substrat verlagert.

An Stellen der Blattinsertionen treiben besonders dann sproßbürtige Wurzeln aus, wenn entsprechende Sproßteile verschüttet oder von anderen Pflanzen überwachsen werden. Reiche Wurzelbildung ist auch immer dort zu konstatieren, wo von einem Punkt besonders zahlreiche Seitenäste abzweigen.

Die Wuchsform bleibt an den verschiedenen Hauptstandorten ohne nennenswerte Abwandlungen.

In Elyneten am Calanda (2650 m) wurden die Hypopodien von *A. chamaejasme* oft bis ca. 1 cm in schwarzbraunem Humus verlaufend vorgefunden (Wirkung des Windes!).

Auch in Übergangsstadien (mit *Carex firma*) vom vegetationslosen Kalkgeröll zum \pm geschlossenen Rasen eines *Seslerieto-Semperviretums* (*Scesaplana*, ca. 2200 m) verliefen die *Androsace-Ausläufer* zu einem großen Teil unmittelbar unter der Erdoberfläche. Die Entwicklungsbedingungen schienen hier für diese Art optimal. Zusammenhängende «Brutkomplexe» von Rosetten mit bis zu 10 cm Ausdehnung waren häufig.

Am Rande eines zerklüfteten Felsblockes (Gipfel des Tschingel, ca. 2500 m) wurde ein Verband von *Androsace*-Rosetten freigelegt, dessen zusammenhängendes Ausläufersystem in seiner Ausdehnung wohl maximale Werte erreicht haben dürfte. Durch Entfernung einzelner Blockstücke konnte der Nachweis erbracht werden, daß sämtliche an der Oberfläche wachsenden Rosetten ihren Ausgang der Entwicklung meist über 20 cm tief im Innern der Felsspalten genommen hatten. Die primären Wurzelorte waren auf jene Stellen beschränkt, wo die Gesteinsspalten kleine Hohlräume bildeten, deren geringe Feinschuttansammlungen als Keimbett genügten. Ein dichtes Gewirr von Ausläufersprossen durchzog die bald etwas erweiterten, horizontal und vertikal verlaufenden Gesteinsspalten, um erst an der freien Oberfläche Entwicklungsbedingungen zur Rosettenbildung zu finden. Das längste zusammenhängende Ausläufersystem wurde mit 55 cm gemessen! Die durchschnittliche Hypopodienlänge in den Gesteinsspalten betrug 4 cm, während eine solche zwischen den im Freien vegetierenden Rosetten nicht ganz 2 cm erreichte. Infolge der geschützten Lage waren die Ausläufersysteme im Mittel über eine Zeit von 5 bis 10 Jahren erhalten geblieben. Das fehlende oder nur sehr spärliche Licht hatte außerdem die Internodien zu einer Verlängerung auf das Doppelte veranlaßt, im Vergleich zu den entsprechenden Sproßteilen am Tageslicht.

Vegetative Fortpflanzung: Nach RAUH (1939) zeichnen sich die hypopodialen Ausläufer der *Androsace*-Arten allgemein durch brüchige Rinde und einen relativ starken Holzzylinder aus. Vor allem der letztere verhindert eine Isolierung der Tochterrosetten unmittelbar nach der Fruchtreife, wie dies beispielsweise bei *Saxifraga*- und *Sempervivum*-Arten der Fall ist. Da die Ausläufersprosse in ihrer vorwiegend oberirdischen Lage mancherlei äußeren Einwirkungen ausgesetzt sind, vor allem auch den atmosphärischen Einflüssen, ist deren physiologische Tätigkeit von beschränkter Dauer. Infolge der Verwitterung älterer Hypopodien wird auch die äußere Verbindung zwischen jüngeren und älteren Teilen des Rosettenverbandes unterbrochen.

Obwohl verschiedene Triebgenerationen über einige Zeit untereinander in Zusammenhang stehen, führt deren Absterben schließlich

doch zu einer Isolierung und damit zur wirksamen vegetativen Vermehrung von Individuen.

Lokal steht die vegetative Fortpflanzung an Bedeutung wohl im Vordergrund.

Keimpflanzen waren z. T. sehr selten, an andern Orten wieder etwas reichlicher zu finden. Angaben über die Keimfähigkeit liegen keine vor. Hinsichtlich Ausbreitung der Samen ist dieser Mannsschild zur Gruppe der Windstreuer zu zählen (P. MÜLLER, mündl.).

31. *Poa alpina* L. var. *vivipara* L.

Typus: B. II. 3. a.

Allgemeine Standorte: Geröll- und Schutthalden, Alluvionen, Windecken, Fettweiden, Alpweiden usw. Formationsubiquist von weiter Verbreitung.

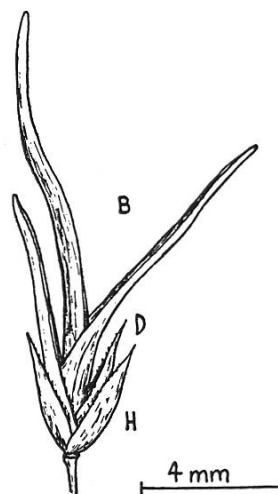
Wuchsform: In bezug auf die Wuchsform ist *Poa alpina* den Horstsprossen mit extravaginalem Triebenerneuerung zuzuordnen. Dieser Typus ist am Beispiel von *Avena versicolor* bereits beschrieben worden, weshalb sich eine diesbezügliche Darstellung für *Poa alpina* erübrigt. Im Hinblick auf die Wirksamkeit vegetativer Fortpflanzung sind Verzweigung und Wachstum der Horstspresse von geringerer Bedeutung im Vergleich zur Vermehrung und Ausbreitung mittels Brutzwiebeln.

Vegetative Fortpflanzung durch Brutzwiebeln: Von den jeweils untersuchten Varietäten des Alpenrispengrases waren entweder alle Ährchen einer Rispe mit Brutknospen besetzt oder überhaupt keine.



Rispe mit Brutknospen

Abb. 43 *Poa alpina* var. *vivipara*



Ährchen mit Brutknospe

H: Hüllspelze; D: Deckspelze; B: erste Laubblätter

Bei der viviparen Varietät gelangt an Stelle der Blüten in einem Ährchen eine rein vegetativ bleibende Knospe zur Entwicklung, die oft bereits an der Mutterpflanze zu einem kleinen Pflänzchen auswächst, das nach dem Niederfallen zur Erde sproßbürtige Wurzeln austreibt und im Lauf der Zeit zu einem neuen Horst heranwächst (Abb. 43). Nach SCHRÖTER (1926) sind zwar auch an den Brutknospen tragenden Ährchen die untersten 1 bis 3 Blüten stets vorhanden, jedoch fast durchwegs unfruchtbar.

Über die noch nicht völlig geklärte Frage der Viviparie seien nachfolgend einige Zitate aus «Das Pflanzenleben der Alpen» von C. SCHRÖTER (1926, p. 366) wiedergegeben:

«Die Viviparie der *Poa alpina* ist vielfach untersucht worden. GOEBEL (Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes, Bot. Zeitschr. 38, 1880, S. 753) fand in den bulbillenträgenden Ährchen stets am Grunde 1 bis 2 Blüten, aber mit funktionsunfähigen Sexualorganen, und nimmt eine Korrelation an zwischen der Verkümmern der Blüten (dem Zeugungsverlust, der «Apogamie») und der Bildung vegetativer Vermehrungsorgane: ob sich diese bilden, weil die Blüten verkümmerten, oder ob die Blüten verkümmerten, weil sie durch Sprosse ersetzt wurden, läßt er unentschieden. HUNGER (Über vivipare Pflanzen und die Erscheinung der Apogamie bei denselben; Diss. Rostock 1887) bestätigte diese Auffassung, ebenso EXO (siehe unten). Unsere obige Auffassung der beiden Formen als erbliche Mutationen wurde von SCHUSTER (Über die Morphologie der Grasblüte. Flora 1910) durch weitere Versuche bestätigt; immerhin konstatierte er auf stickstoffarmem und trockenem Boden bei der viviparen Form vorübergehend Rückschläge zur samentragenden; Ähnliches fand EXO (*Poa alpina* und die Erscheinung der Viviparie bei ihr; Diss. Bonn 1916), und auch HUNGER konstatierte bei schwächlichen Exemplaren, die von Bulbillen stammten, die Erzeugung fruchtbarer Blüten. Es scheint also die Sterilität und Fertilität nicht vollkommen fixiert zu sein. Dafür spricht auch das Vorkommen einer Zwischenform (f. *intermedia* Stebler und Schröter), welche in derselben Rispe fruchttragende und viviparierende Ährchen trägt.»

Die immer wieder gemachten Feststellungen in bezug auf das Verhältnis zwischen der fruktifizierenden und der viviparen Varietät in der Natur lassen vermuten, daß nicht äußere Faktoren das Vorkommen der einen oder anderen Rasse an einem bestimmten Standort direkt bedingen. Infolge der offenbar sehr wirksamen reproduktiven Vermehrung scheint dieses Verhältnis selbst an extremen Wuchsorten ein \pm zufälliges zu sein. Die beiden Varietäten wurden sowohl weit unterhalb der Waldgrenze wie auch in exponierter Lage über 3000 m nebeneinander vorgefunden. Im allgemeinen dürften sich auf Grund der zahlreichen Beobachtungen in den Exkursionsgebieten vegetative und generative Fortpflanzung in ihrem Ausmaß etwa die Waage halten.

Der Vollständigkeit halber wäre noch auf die geringere vegetative Fortpflanzungsmöglichkeit hinzuweisen, welche sich aus der Wuchsform ergibt. An Standorten auf durchnäßigem Geröllschutt, zeitweise von stagnierendem Wasser überschwemmt und dem Tritt vorbeiziehender Tiere ausgesetzt, wurden gelegentlich hexenringartige Bildungen älterer Horste beobachtet, sehr ähnlich den radial ausstrahlenden Erdstammsystemen von *Primula integrifolia* (s. S. 87). Seltener wurden an solchen Standorten wie auch auf Schutthalden Exemplare mit kurzen, ausläuferartigen Kriechtrieben ausgegraben.

Infolge des ubiquistischen Verhaltens ist *Poa alpina* sowohl auf kalkreicher wie auf kalkarmer Unterlage sehr oft unter den ersten Ansiedlern zu finden.

32. *Polygonum viviparum* L.

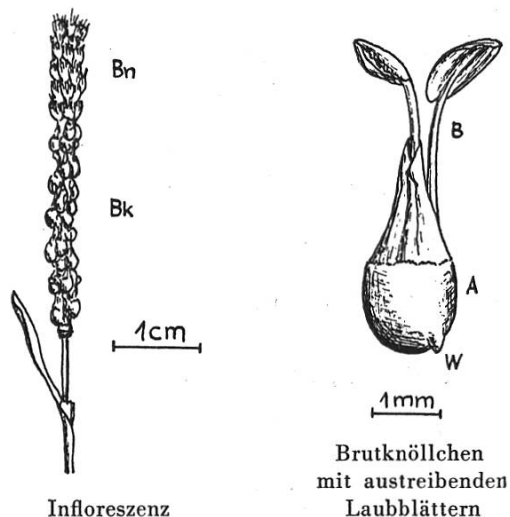
Typus: B. II. 3. b.

Allgemeine Standorte: Geröll, Weiden, Schneetälchen, in Pflanzenpolstern; Formationsubiquist.

Vegetative Vermehrung mittels Brutknöllchen: Nach den Beobachtungen und Untersuchungen verschiedener Autoren bildet *Polygonum viviparum* allgemein nur selten Früchte aus, demzufolge die Art fast ausschließlich auf die Vermehrung durch Brutknospen angewiesen ist. Diese treten in den Infloreszenzen an Stelle von Blüten auf und nehmen entweder den ganzen Blütenstand oder — was vorwiegend zutrifft — nur einen unteren Teil desselben ein (s. Abb. 44).

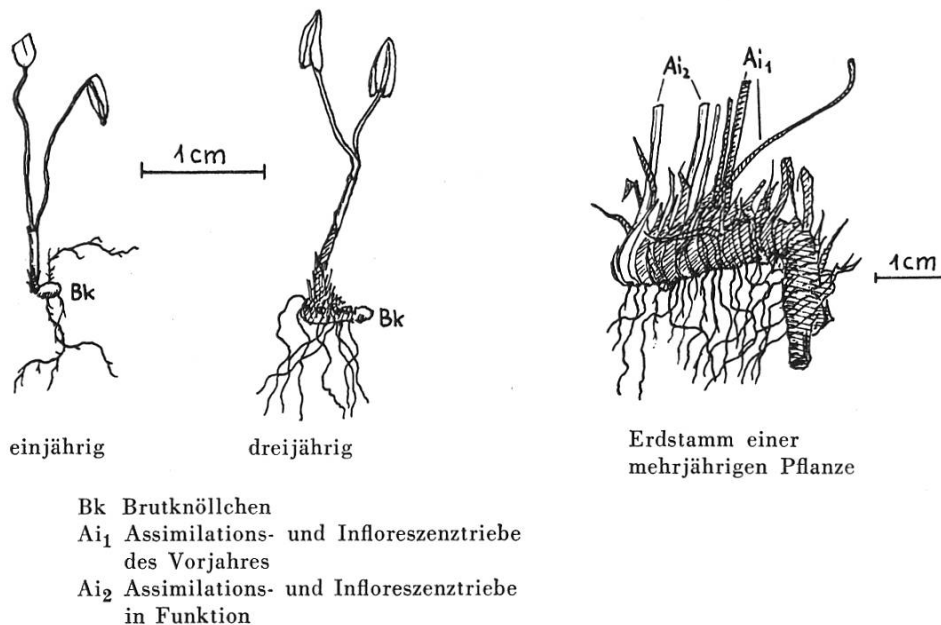
Abb. 44 *Polygonum viviparum*

- A verdickte Achse
- B erste Laubblätter
- Bk Brutknöllchen
- Bn Blüten
- W Wurzel



Wie die Blüten, sitzen auch die Brutknöllchen in den Achseln von Tragblättern und entwickeln sich nicht selten schon an der Blütenstandsachse weiter. Zum Unterschied der Brutzwiebel von *Poa alpina* und der viviparen Varietät von *Festuca ovina ssp. supina* dient die Sproßachse für die sich entwickelnde Jungpflanze als Speicherorgan auf den ersten Entwicklungsstadien, was durch deren frühzeitiges Anschwellen in Erscheinung tritt (Abb. 44).

Abb. 45 *Polygonum viviparum*



Nach einer gewissen Zeit fallen die Brutknospen ab und bewurzeln sich rasch. Mit dem Wind, besonders aber auch durch Vögel sollen diese vegetativen Vermehrungseinheiten über größere Strecken transportiert werden können. Nach SCHRÖTER (1926) werden die Brutknöllchen vom Schneehuhn verzehrt, was zu einer endozoischen Ausbreitung führen kann. P. MÜLLER (1948) fand in zahlreichen Kotanalysen von Gemse, Hirsch, Rind und Murmeltier Bulbillen, die allerdings nur in seltenen Fällen sich weiterentwickelten.

SÖYRINKI (1939) hat in seinem Untersuchungsgebiet der Petsamofjelde Finnlands keine besondere Regelmäßigkeit in den Zahlenverhältnissen zwischen Blüten und Bulbillen festgestellt. Sowohl an sonnigen Stellen wie an beschatteten Hängen hat er Individuen beobachtet mit verhältnismäßig zahlreichen Blüten, andere nur mit wenigen oder überhaupt keinen. Die eigenen Beobachtungen in den Alpen bestätigen diese Angaben. An den in Finnland untersuchten Individuen fallen die Blüten gewöhnlich ab, ohne sich zu Früchten weiterzuentwickeln. Keimlinge (aus Früchten) wurden dort manchenorts überhaupt noch keine beobachtet, in anderen Gebieten nur sehr selten.

Wuchsform: Die Weiterentwicklung der «Bulbillenkeimlinge» zum blühreifen Individuum nimmt einige Jahre in Anspruch. Nach LINKOLA (1935) wird die Blühreife in der Regel frühestens im 6. Jahr erreicht. In Kultur blüht die Art allerdings schon im zweiten, z. T. sogar im ersten Jahr.

Die zwei ersten im Frühjahr entstandenen Laubblätter vergrößern sich in der ersten Vegetationsperiode nicht wesentlich. Neben den erhaltenen Blattresten des ersten Jahres entwickeln sich in der zweiten Vegetationsperiode zwei neue Blätter. Außer dem noch vorhandenen Brutknöllchen wird nun die Bildung eines Erdstammchens deutlicher sichtbar, das in der dritten Vegetationsperiode eine Länge von 4 bis 9 mm erreichen kann. In diesem Zeitpunkt ist das Brutknöllchen nur noch in geschrumpftem Zustand erhalten. Die Blattzahl ist nicht erhöht (Abb. 45).

In der nächsten Altersstufe (Jahresklassen IV.—V. nach LINKOLA) ist das Rhizom bedeutend kräftiger (Länge 15—30 mm). Die sproßbürtigen Wurzeln sind zahlreicher und stärker geworden. Seltener übernehmen mehr als zwei Laubblätter die Assimilationstätigkeit. Form und Stellung des Erdstammes variieren bei älteren Individuen noch stärker; auffällige Krümmungen desselben sind die Regel (Abb. 45).

Daß der relative Anteil des Erdstammes gegenüber den oberirdisch entwickelten Sproßteilen in höheren Lagen größer ist, zeigt nachfolgender Vergleich (Mittel von je 10 Individuen):

Standort	Sproßlänge oberirdisch	Länge des Erdstammes
Schuttabhang, Churer Joch, ca. 1850 m	39,2 cm	9,1 cm
Kalkgeröll und Schutt Sulzfluh, ca. 2500 m	7,6 cm	3,6 cm

Vegetative Fortpflanzung mittels des Erdstammes: Eine vegetative Vermehrung anders als durch Brutknospen findet nicht statt, da das Rhizom unverzweigt bleibt. Die vegetative Fortpflanzung allein braucht deshalb nicht ausgeschlossen zu sein. Im basalen Teil verwest der Erdstamm allmählich. An der Spitze wächst er jedoch jedes Jahr ungefähr um den verlorengegangenen Betrag weiter, so daß — günstige Bodenverhältnisse vorausgesetzt — das vegetative Wachstum ohne Dazwischentreten eines «Unglücksfalles» mit unbeschränkter Dauer weiterführt.

33. *Thlaspi rotundifolium* (L.) Gaudin

Typus: C. I. 3.

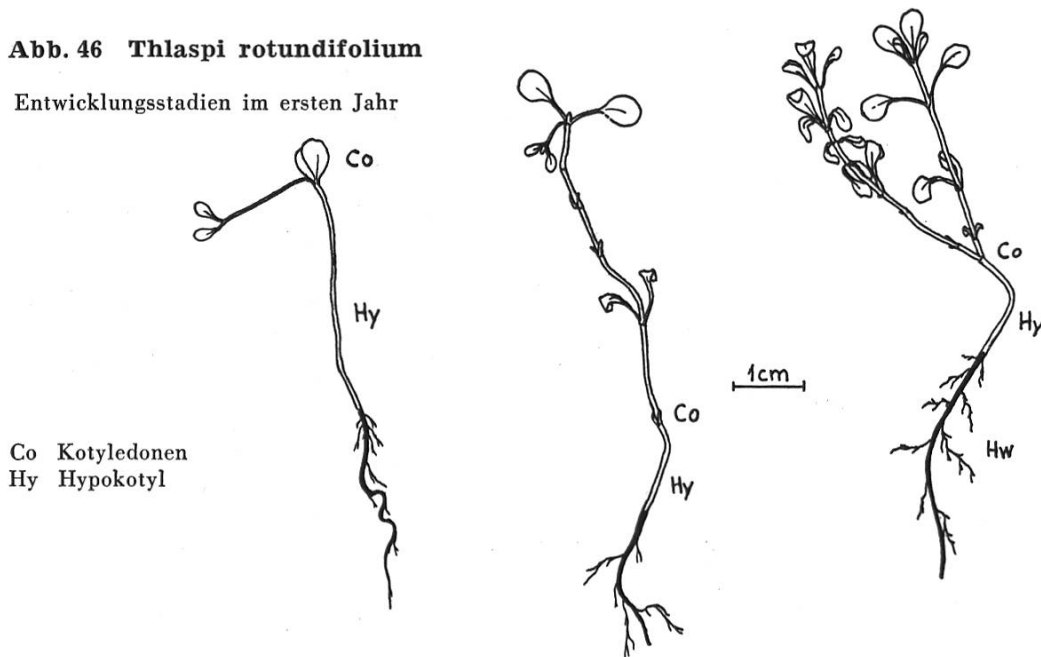
Allgemeine Standorte: Geröllhalden, beweglicher Feinschutt der Kalkalpen.

Der Vollständigkeit halber sei mit *Thlaspi rotundifolium* noch eine Geröll- und Schuttpflanze kurz skizziert, die der Gruppe (C. I. 3) angehört, deren Vertreter infolge normalerweise Fehlens jeglicher Adventivwurzelbildung zeitlebens von einer Hauptwurzel abhängig bleiben.

Wuchsform: An älteren Exemplaren, welchen die typische Wuchsform zugrunde liegt, entspringen den untersten Sproßknospen auffallend zahlreiche, stets unbewurzelte Triebe, die sich vorerst oft durch Schutt oder Geröll winden und schließlich in der Ausbildung einer beblätterten Sproßrosette in Erscheinung treten.

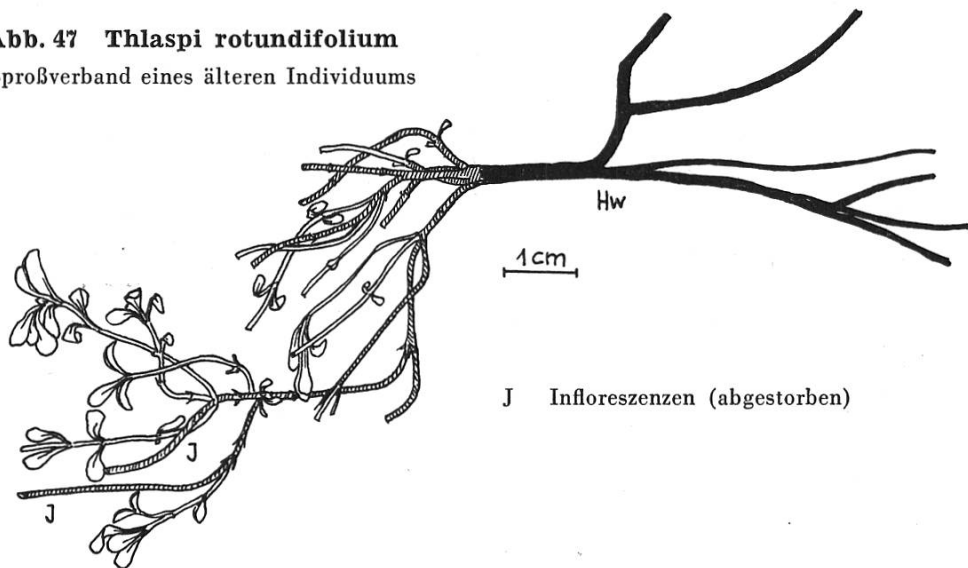
Abb. 46 *Thlaspi rotundifolium*

Entwicklungsstadien im ersten Jahr



Nach E. HESS (1909, p. 104) keimen die Samen in den spärlichsten Häufchen eckigen Kalksand. Eine schlanke Hauptwurzel sorgt für Verankerung und Ernährung (Abb. 46). Die zuerst gebildeten Triebe, die sog. Bereicherungstriebe (nach HESS) an der Oberfläche sollen bereits im zweiten Jahr zur Blütenbildung gelangen. Nach erfolgter Fruchtreife sterben die Infloreszenzen ab, und das Sproßsystem wird sympodial fortgesetzt durch grün überwinternde Zweige, welche den Blattachsen dieser Region entspringen. Die

Abb. 47 *Thlaspi rotundifolium*
Sproßverband eines älteren Individuums



Knospen werden in großer Zahl erzeugt, oft in einer Blattachsel mehrere. Da sehr oft nicht alle Knospen gleichzeitig austreiben, können in einer Blattachsel verschiedenaltige Triebe stehen, deren jeder an der Oberfläche wieder in einen «Schopf» auszuwachsen vermag (Abb. 47).

Die Lebensdauer des ganzen Individuums deckt sich mit der Lebensdauer der *Hauptwurzel*, welche nach den eigenen Beobachtungen nicht immer von derart geringer Länge ist, wie dies *Hess* (1909) darstellt.

Im Feinschutt einer Geröllhalde (Scesaplanagebiet, ca. 2200 m) beobachtete ich ausnahmsweise und sehr spärlich am Grunde älterer Sproßteile Andeutungen von *Adventivwurzeln* in der Ausbildung sehr feiner Saugwürzelchen!

T. rotundifolium stimmt in der Wuchsform weitgehend mit *Linaria alpina* überein. Mit Rücksicht auf die Standorte der Schutt- und Geröllhalden zeichnen sich beide Arten vorteilhaft aus: durch ein starkes Wachstum und eine weitgehende Differenzierung des Sproßsystems schon auf Jugendstadien, ferner durch die Ausbildung sehr zahlreicher Knospen, die auch erst nach Jahren noch ausschlagen können. Die Trieberneuerung bei *Thlaspi* erfolgt nur aus Blattachsen, während bei *Linaria* auch Hypokotylsprosse für die Erneuerung des Sproßsystems von Bedeutung sind.

Die Frage hinsichtlich vegetativer Fortpflanzungsmöglichkeiten ist in Ermangelung sproßbürtiger Wurzelbildung wohl eindeutig negativ zu beantworten.

Reproduktion durch Samen: Dies ist demnach die einzig wirksame Fortpflanzungsform für *Thlaspi rotundifolium*.

Keimlinge sowie Jungpflanzen jeden Alters sind an den Standorten dieser Art stets aufzufinden. BRAUN (1913) hat zwar mit Samen vom Calanda (2805 m) nur eine Keimfähigkeit von 16 % erzielt.

Die für eine hochprozentige Keimung wichtigen Voraussetzungen haben sich aus den Untersuchungen von KINZEL (1913) ergeben. Dieser Autor erzielte erst nach vierjähriger, fortgesetzter Frostwirkung auf das Samenmaterial während des Winters eine ausgiebige Keimung, und zwar um so besser, je weniger ausgereift die Samen waren.

4. Das Verhältnis der im Carex-Elyna-Vegetationsgürtel untersuchten vegetativen Fortpflanzungstypen

Schon früher wurde darauf hingewiesen, daß die Auswahl der für die Klassifizierung aufgezählten Arten, welche sämtliche im Carex-Elyna-Gürtel gesammelt wurden, nicht nach einem bestimmten Schema erfolgte. Die Zuteilung der einzelnen Spezies zu Typen ergab sich aus der Reihenfolge, so wie sich die Arten in der Natur darboten.

Dem auf vornehmlich induktivem Wege gewonnenen System stand nicht etwa eine vollständige Artenzusammenstellung des betreffenden Vegetationsgürtels als Ziel zugrunde, sondern eine etwas größere Artenzahl wurde aus rein statistischen Gründen für die übersichtsmäßige Gruppierung angestrebt.

Die einzelnen Typen sind nachfolgend mit dem absoluten und prozentualen Artenanteil aufgeführt. Dabei wurden die einzelnen Gruppen, aus Gründen einer natürlichen Zusammengehörigkeit und besseren Übersicht, meist nicht vollständig unterteilt.

Von den hier aufgezählten Arten (228) entfallen mehr als ein Fünftel (21,5 %) auf die Pflanzen mit homorhizen Erdstämmen. Fast gleich viele (20,7 %) gehören den Typen mit allorhiz bewurzelten ausläuferähnlichen Sproßsystemen inklusive der Polster- und der polsterartigen Pflanzen mit Adventivwurzeln an. Als weitere wichtige Gruppen folgen mit ungefähr gleichem Anteil die Arten mit allorhiz bewurzelten Erdstämmen (11,8 %), horstbildende Pflanzen (11,4 %)

und die perennierenden Vertreter ohne vegetative Fortpflanzungsmöglichkeiten (11 %).

A. 1.	Ausläuferartige homorhize Kriechsprosse	= 14 = 6,2 %
A. 2.	Rasenpolster bildende Kriechtriebe	= 3 = 1,3 %
A. 3.	Kammhorste	= 3 = 1,3 %
A. 4.	Eigentliche Horste	= 26 = 11,4 %
A. 5.	Homorhize Erdstämme	= 49 = 21,5 %
<hr/>		
A.	Pflanzen, deren Hauptwurzel auf frühen Entwicklungsstadien durch sproßbürtige Wurzeln ersetzt wird	= 95 = 41,7 %
B. I. 1.	Ausläuferartige allorhize Kriechsprosse (inklusive Polster und polsterartig wachsende Arten)	= 47 = 20,7 %
B. I. 2.	Sproßsystem typisch verholzt (allorhiz bewurzelt)	= 12 = 5,3 %
B. I. 3.	Allorhize Erdstämme	= 27 = 11,8 %
B. I. 4.	Allorhize Erdstämme mit ausläuferartigen Kriechsprossen	= 1 = 0,4 %
B. I. 5.	Ableger	= 1 = 0,4 %
B. I. 6.	Eigentliche Ausläufer	= 7 = 3,1 %
B. II. 1.	Zwiebeln	= 1 = 0,4 %
B. II. 3.	Brutknospen	= 3 = 1,3 %
B. III. 1.	Wurzelsprosse	= 1 = 0,4 %
B. III. 2.	Wurzelknollen — Speicherwurzeln	= 3 = 1,3 %
<hr/>		
A. und B.	Pflanzen mit nachgewiesener sproßbürtiger Wurzelbildung	= 198 = 86,8 %
C. I. 1—4.	Sproßbachsensystem ausdauernd, aber ohne sproßbürtige Wurzelbildung	= 25 = 11,0 %
C. II.	Annuelle und Bisannuelle	= 5 = 2,2 %
<hr/>		
C.	Pflanzen ohne vegetative Fortpflanzungsmöglichkeiten	= 30 = 13,2 %

5. Beziehungen zwischen den vegetativen Fortpflanzungstypen und der systematischen Stellung der den Typen zugrunde liegenden Arten

Um eine generelle Behandlung und Diskussion eventueller diesbezüglicher Zusammenhänge kann es sich infolge der zu geringen Artenzahl nicht handeln. Außerdem erfolgte ja die Klassifizierung von Fortpflanzungstypen nicht auf der Grundlage nur eines einzigen

Tabelle 1

Tabelle I																				
	A. 1	A. 2	A. 3	A. 4	A. 5. a	A. 5. b	B. I. 1. a	B. I. 1. b	B. I. 1. c	B. I. 2	B. I. 3	B. I. 4	B. I. 5	B. II. 1	B. II. 3	B. III. 1	B. III. 2	C. I. 1-4	C. II	
Polypodiaceae	%				100 1															
Gramineae	%	13,7 3		72,7 16							9,1 2									
Cyperaceae	%	11,1 1	11,1 1	77,8 7																
Juncaceae	%	50 3		33,4 2	16,7 1															
Liliaceae	%			66,7 2							33,3 1									
Orchidaceae	%										100 2									
Salicaceae	%									50 1		50 1			25 1					
Polygonaceae	%								25 1			50 2								
Caryophyllaceae	%						35 7	35 7					16,7 1					30 6	20	
Ranunculaceae	%					66,6 4											16,7 1		6	
Papaveraceae	%																	100 2	2	
Cruciferae	%								6,7 1	6,7 1	39,9 6					6,7 1		33,3 5	6,7 1	15
Resedaceae	%																	100 1	1	
Crassulaceae	%						33 1/3 1	33 1/3 1					33 1/3 1						33 1/3 1	3
Saxifragaceae	%	7,7 1	15,4 2			7,7 1	61,5 8						7,7 1							13
Rosaceae	%				8,3 1					8,3 1	66,8 8		16,6 2							12
Leguminosae	%								11,1 1									88,9 8		9

Gesichtspunktes. Stellen wir aber für diesen Zweck beispielsweise die Wuchsformverhältnisse (nur in groben Zügen) allein in den Vordergrund, so treten — wenigstens bei artenreichen Familien — zwischen denselben und bestimmten Typen doch gewisse Beziehungen in Erscheinung.

Den kurzen, lediglich hinweisenden Betrachtungen seien nur die Typen oder zusammengefaßten Typen einbezogen, welche mit mehr als 20 Arten vertreten sind.

Daß unter den typischen Horstpflanzen (A. 4.) anteilmäßig den Gramineen und Cyperaceen zusammen die größte Bedeutung (zirka 89 %) zukommt, entspricht selbstverständlich der Erwartung. Von den 41 Arten mit verzweigten homorhizen Erdstämmen (A. 5. a.) entfallen deren 27 oder ca. 65 % auf die Compositen und 6 (ca. 15 %) auf die Primulaceen.

Die 25 Arten mit oberirdisch verlaufenden, allorhiz bewurzelten Kriechsprossen inklusive Polsterpflanzen (B. I. 1. a. b. d.) entstammen besonders der Familie der Saxifragaceae (32 %), den Caryophyllaceen (28 %) und Primulaceen (20 %).

In der benachbarten Gruppe der Arten mit allorhiz bewurzelten, vorwiegend unterirdisch verlaufenden Kriechsprossen (B. I. 1. c.) stehen die Caryophyllaceen mit einem Anteil von ca. 32 % an der Spitze, gefolgt von den Campanulaceen (ca. 23 %), während der restliche Anteil von 7 weiteren Familien bestritten wird.

Der zusammengefaßte Typus der allorhizen Erdstammpflanzen (B. I. 3. und 4.) enthält ca. 28 % Rosaceen und ca. 22 % Cruciferen; die andere Hälfte verteilt sich auf insgesamt 9 weitere Familien.

Innerhalb der Gruppe mit ausdauernden Arten ohne jegliche Adventivwurzelbildung (C. I. 1. — 4.) fallen besonders auf die Leguminosen (32 %), dann die Caryophyllaceen mit 24 % und die Cruciferen mit einem Anteil von 20 %.

Ein zahlenmäßiger Vergleich der Fortpflanzungstypen innerhalb einer bestimmten Familie, wobei nur solche mit relativ zahlreichen Arten berücksichtigt werden sollen, zeigt, daß z. B. die 20 Arten der Caryophyllaceen durchwegs typische Allorhizophyten sind, wobei 70 % mehr oder weniger deutlich sproßbürtige Wurzeln erzeugen, während die restlichen 30 % derselben normalerweise völlig entbehren. Der Grundtypus ist somit bei allen der gleiche, nur daß die Intensität der Adventivwurzelbildung bis zum völligen Fehlen variiert.

Ein diesbezügliches Verhalten bei den *Cruciferen* zeigt keine wesentlichen Abweichungen von dem der *Caryophyllaceen*. Infolge der relativ dickeren Sproßachsen — bei grundsätzlich gleicher Organisation — erfolgte die Zuteilung besonders zu den allorhizen Erdstämmen (40 %). Kontinuierliche Übergänge zum Typus C. I. 1.—4. bestehen auch hier.

Die *Saxifragaceen* haben ihren Schwerpunkt in der Ausbildung allorhizer Kriechsprosse und Polster (ca. 60 %). Bei 3 Arten oder ca. 23 % geht das Hauptwurzelsystem frühzeitig zugrunde, womit diese den Gruppen mit homorhizer Bewurzelung anzuschließen sind.

Den 12 Arten der *Rosaceen* kommt durchwegs die Fähigkeit der sproßbürtigen Wurzelbildung zu. 8 derselben (ca. 66 %) sind den allorhizen Erdstämmen zugeteilt (B. I. 3). Wie bei den systematisch nahestehenden *Saxifragaceen*, bestehen aber auch in dieser Familie alle Übergänge zu homorhizen Erdstämmen (*Sieversia montana*). So ist z. B. bei der durch Ausläufer ausgezeichneten *Sieversia reptans* auf alten Stadien eine Hauptwurzel oft nicht mehr nachzuweisen!

Die durchwegs allorhiz bewurzelten Sproßachsen der *Leguminosen* stehen fast ausschließlich im Unvermögen der Adventivwurzelbildung, weshalb 8 Arten (ca. 89 %) der Gruppe C. I. 1.—4. angeschlossen werden.

In der Familie der *Primulaceen* sind sämtliche *Primula*- und *Soldanella*-Arten charakteristische Vertreter des Typus mit verzweigten, homorhizen Erdstämmen, während die Gattung *Androsace* (und *Gregoria*) vor allem durch allorhiz bewurzelte Kriechsprosse (B. I. 1. a. b. d.) ausgezeichnet ist. Arten wie *Androsace obtusifolia* und deutlicher *A. chamaejasme* stellen sodann Übergangsformen dar zu homorhiz bewurzelten Achsensystemen.

27 Arten oder ca. 75 % der in diesem Zusammenhang untersuchten *Compositen* haben homorhiz bewurzelte Erdstämme. Die drei den sproßbürtigen Wurzeln erzeugenden Allorhizophyten zugeordneten Arten bilden eher einen Übergang zur ausgeprägten allorhizen Form, wie die Familie in diesem Fall nur durch *Taraxacum alpinum* vertreten ist.

Aus der Tabelle 1 ist ferner ersichtlich, daß z. B. die Familien der *Cruciferae*, *Caryophyllaceae* und *Leguminosae* mit ihren Arten streng an bestimmte Hauptgruppen mit ausdauerndem Hauptwurzelsystem

und relativ schwacher oder fehlender sproßbürtiger Wurzelbildung gebunden sind. Demgegenüber ist die Differenzierungsmöglichkeit in dieser Hinsicht z. B. bei den Scrophulariaceen, Primulaceen oder Compositen viel größer, indem deren hier vertretene Arten recht verschiedenen Typen angehören.

6. Die Bedeutung der vegetativen Fortpflanzung für die Vegetationsentwicklung in den Hochalpen

a. Die Bedeutung der vegetativen Fortpflanzungstypen in verschiedenen Pflanzengesellschaften

Um die Frage kurz zu streifen, welche Rolle den vegetativen Fortpflanzungsformen für die Vegetationsbildung und Vegetationserhaltung zukommt, ist ein diesbezüglicher Vergleich von Einheitsgrößen der Vegetation naheliegend.

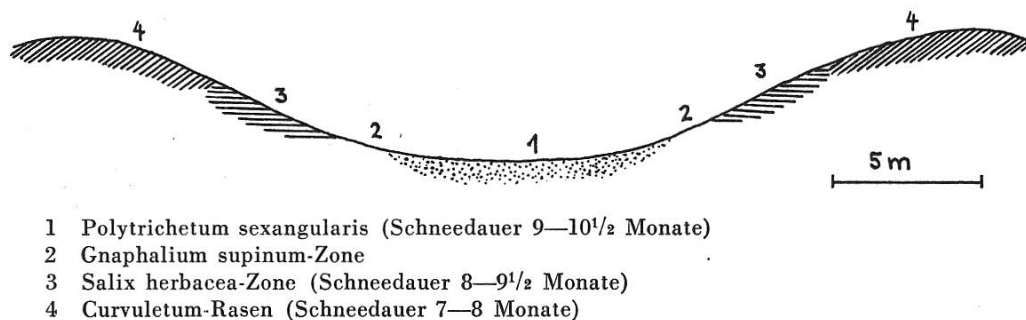
Die Pflanzengesellschaft ist ein gemeinsames Objekt der Biozoologie und der Vegetationskunde (DÄNIKER 1939). Der ersten Disziplin ist die Pflanzengesellschaft ein Hauptobjekt, der zweiten ist sie Baustein im Sinne einer Einheitsgröße, eventuell im Sinne eines ökologisch physiognomischen Wertes zur Beschreibung der Vegetation (DÄNIKER 1939).

Auf Schutt und Geröll (z. B. Gesellschaften mit *Thlaspi rotundifolium* oder *Oxyria digyna*) ist die Vegetationsentwicklung auf Initialstadien meist in einem Zustand, in welchem die Individuen noch nicht oder nur zufällig in gegenseitige Beziehung treten. Dieser Zustand kann so lange andauern, als die spezifischen Standortverhältnisse besonders durch anhaltende äußere Einwirkungen erhalten bleiben. Die Konkurrenz ist demnach ohne oder von sehr untergeordneter Bedeutung. Solche Pflanzengesellschaften sind nicht streng vergleichbar mit \pm geschlossenen Beständen, die eine durch innere Verhältnisse bedingte Struktur aufweisen. Infolgedessen ist auch zu erwarten, daß der Anteil vegetativer Fortpflanzungstypen, welchen größtenteils eine bestimmte Wuchsform zugrunde liegt, beim

Übergang von einer lockeren Initialgesellschaft zu einem geschlossenen Reinbestand nicht gleich bleibt.

Mit einem ersten Beispiel sei die mit den ökologischen Verhältnissen wechselnde Bedeutung vegetativer Fortpflanzungsformen beim Übergang vom Schneetälchenrasen mit *Polytrichum sexangulare* zum Curvuletum-Rasen dargestellt. Solche Schneetälchenfluren sind besonders ausgedehnt und typisch im Gebiet des Vereinapasses (Miesböden, ca. 2550 m). Wo Curvuletum und Polytrichetum in nächster Nähe ausgebildet sind, lassen sich meist zwei ebenfalls charakteristische Übergangszonen unterscheiden. Die an den Polytrichumrasen

Abb. 48 Schemat. Darstellung der Übergangsvegetation in einer Schneetälchenmulde
(Miesböden am Vereinapaß, ca. 2600 m)



anschließende Zone (Fazies nach BRAUN-BLANQUET 1951) ist besonders reich an *Gnaphalium supinum*; in der zweiten gegen das Curvuletum hin dominiert *Salix herbacea*. Als Hauptursache dieser Differenzierung fallen die unterschiedlichen Ansprüche an die Dauer der schneefreien Vegetationszeit in Betracht. Die ausgeprägten Polytrichumrasen genießen im allgemeinen wohl kaum länger als 2 Monate Schneefreiheit, während eine solche für den Curvula-Rasen 4—5 Monate beträgt. Die Schneebedeckung der *Salix herbacea*-Bestände dauert 8—9 Monate und für die Rasen von *Gnaphalium supinum* noch etwas länger (Abb. 48).

Eine Beurteilung der vegetativen Wirksamkeit allein nach der jeweiligen Artenzahl, welche einem bestimmten Typus zugrunde liegt, würde ein falsches Bild vermitteln. Im vorliegenden Beispiel wurde die Individuenzahl mit dem Deckungsgradwert in Beziehung gebracht, und zwar in folgender Weise: in jeder der 4 Zonen wurden 5 Quadrate à 1 m² in bezug auf die vorhandenen Arten, deren Abun-

Tabelle 2

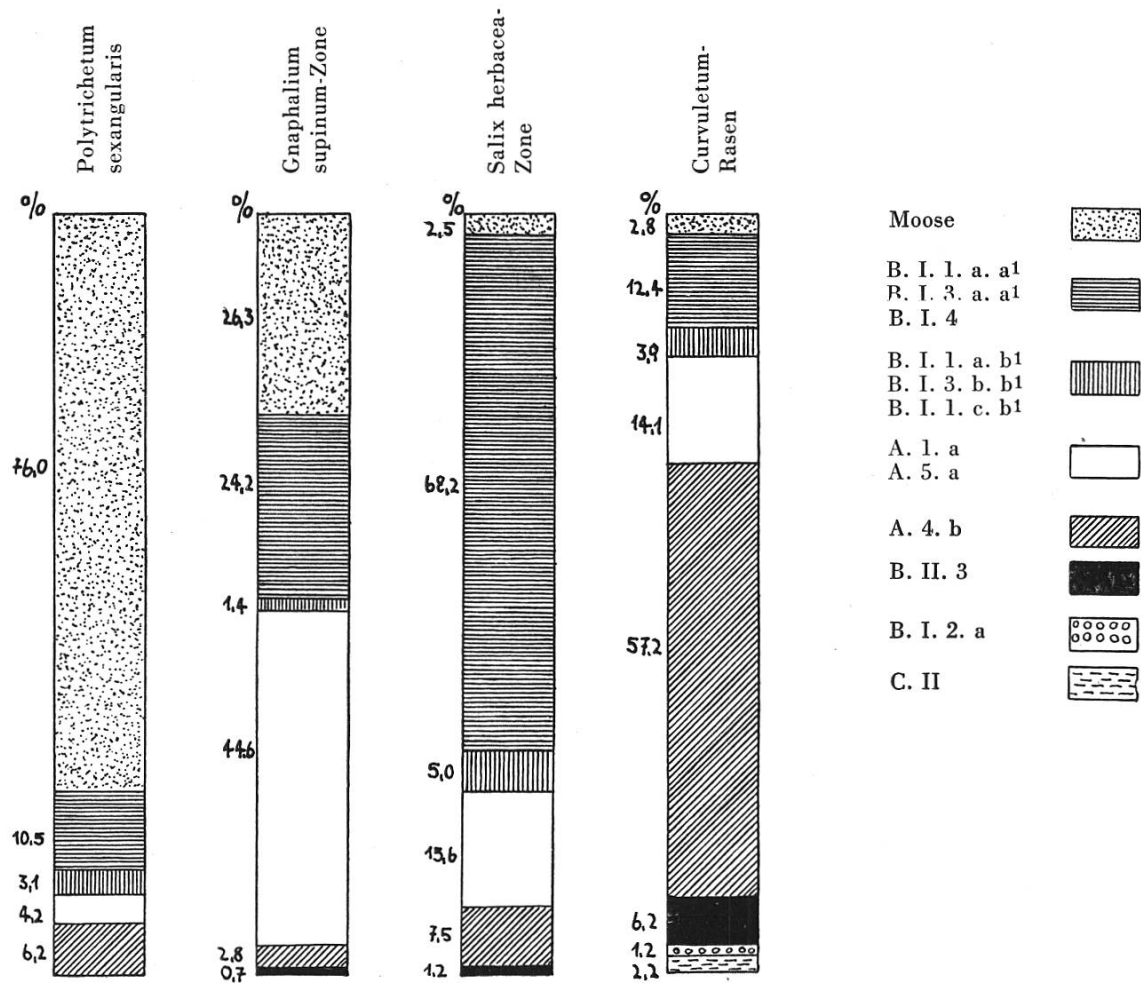
	Polytrichum sexangulare	Gnaphalium supinum-Zone	Salix herbacea- Zone	Curvuletum- Rasen	Typus
	%	%	%	%	
Polytrichum sexangulare	76,0	26,3	2,5		Moose
Arenaria biflora	3,1	4,7	4,4		B. I. 1. a. a ¹ .
Gnaphalium supinum	2,4	36,5	10,0	1,2	A. 5. a.
Cerastium cerastioides	5,5		1,9		B. I. 1. a. a ¹ .
Cardamine alpina	3,1	0,7	0,6		B. I. 3. b. b ¹ .
Carex curvula	0,6	1,4	5,0	38,7	A. 4. b.
Poa alpina	1,9		2,5		A. 4. b.
Salix herbacea	1,9	12,1	48,1	11,2	B. I. 4.
Carex Lachenalii	3,7	0,7			A. 4. b.
Soldanella pusilla	0,6	1,3	3,1	1,2	A. 5. a.
Veronica alpina	0,6				A. 1. a. a ¹ .
Chrysanthemum alpinum	0,6	6,1	2,5	2,2	A. 5. a.
Sibbaldia procumbens		7,4	13,8	1,2	B. I. 3. a. a ¹ .
Sedum alpestre		0,7	4,4		B. I. 1. a. b ¹ .
Leontodon helveticus		0,7		9,5	A. 5. a.
Sesleria disticha		0,7		14,0	A. 4. b.
Polygonum viviparum		0,7	1,2	6,2	B. II. 3.
Euphrasia minima				2,2	C. II.
Loiseleuria procumbens				1,2	B. I. 2. a.
Avena versicolor				4,5	A. 4. b.
Phyteuma pedemontanum				3,9	B. I. 1. c. b ¹ .
Polytrichum juniperinum				2,8	Moose

danz und Deckungsgrad untersucht (Abundanz: 1 = sehr spärlich, 2 = spärlich, 3 = wenig zahlreich, 4 = zahlreich, 5 = sehr zahlreich; Deckungsgrad: 1 = weniger als $\frac{1}{20}$ der Fläche, 2 = $\frac{1}{20}$ — $\frac{1}{4}$, 3 = $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$, 4 = $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$, 5 = $\frac{3}{4}$ — $\frac{4}{4}$). Die Produkte aus Abundanz und Deckung wurden für jede Art innerhalb einer Gesellschaft und Übergangszone addiert und jeweils in % ausgedrückt (Tabelle 2).

Fassen wir ferner Typen mit ähnlichem Wirkungsgrad vegetativer Fortpflanzung zusammen — möglichst unter Berücksichtigung der habituell-morphologischen «Verwandtschaft» —, so ergibt sich der in Abb. 49 dargestellte Vergleich.

In den am längsten von Schnee bedeckten Schneetälchenrasen nimmt *Polytrichum sexangulare* den größten Raum ein. Die homorhizen Erdstammpflanzen verzeichnen in der darauffolgenden Übergangszone den Hauptanteil. Auch im *Salix*

Abb. 49 Prozentuale Anteile der vegetativen Fortpflanzungstypen in verschiedenen Vegetationsstadien vom Schneetälchenrasen zum Curvuletum

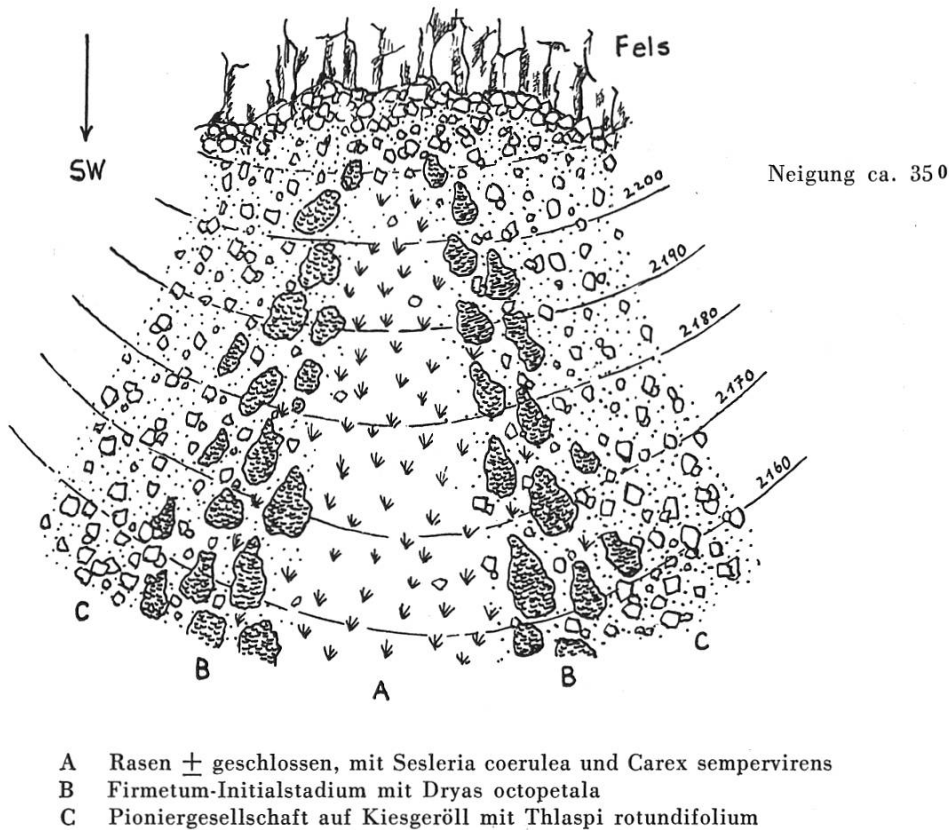


herbacea-Bestand stehen Arten mit einem kräftigen vegetativen Wachstum und Fortpflanzungsvermögen an erster Stelle (*Salix herbacea* und *Sibbaldia procumbens*). Es handelt sich zwar um allorhiz bewurzelte Erdstammpflanzen, welchen aber das Hauptwurzelsystem nach einigen Jahren abstirbt.

Im Curvuletum-Rasen kommt schließlich den horstbildenden Grasarten der größte Bauwert zu. Relativ geringe Unterschiede in der Dauer der Schneebedeckung vermögen somit bereits auffallende Änderungen in der Dominanz hervorzurufen.

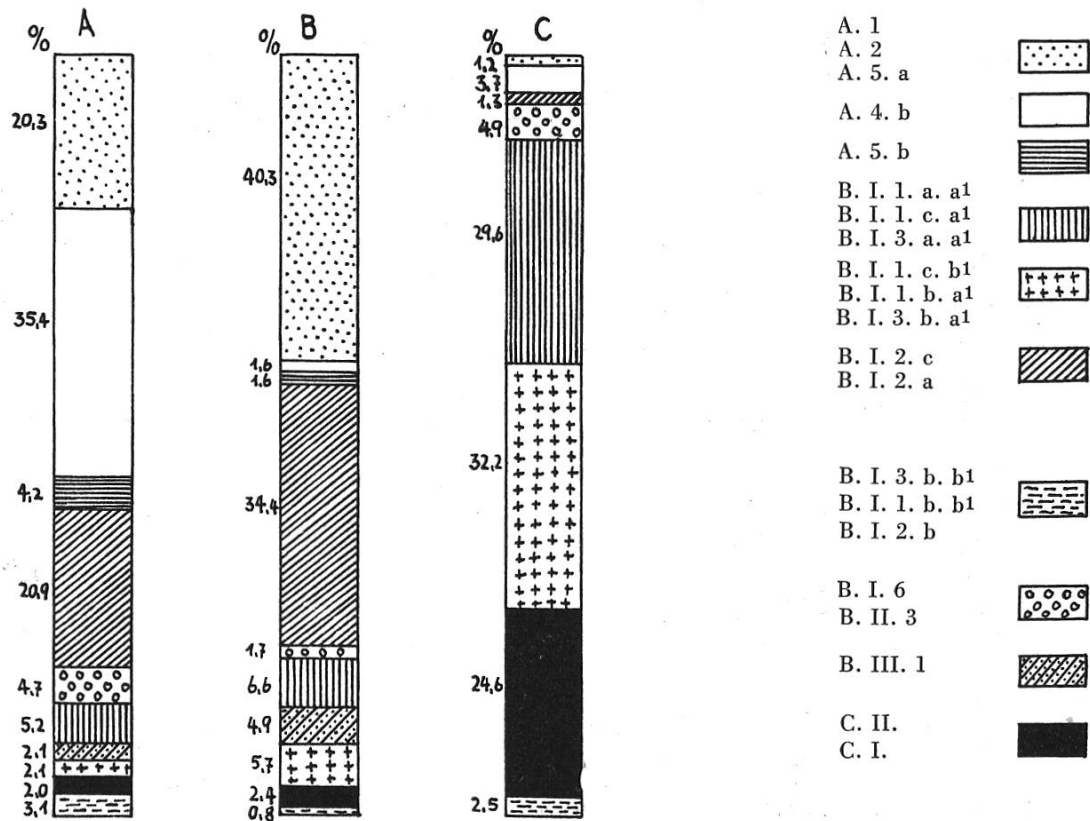
Abbildung 50 stellt schematisch die Vegetationsverhältnisse dar beim Übergang von der Pioniergesellschaft mit *Thlaspi rotundifolium* auf Schutt und Geröll zum \pm geschlossenen Rasen vom Typus eines Seslerieto-Semperviretums. Im Bestand des letzteren sowie im Firmetum-Initialstadium mit *Dryas octo-*

Abb. 50 Schema des Überganges der Vegetationsstadien von der Geröllschutt-Flur mit *Thlaspi rotundifolium* zum Rasen mit *Sesleria coerulea* und *Carex sempervirens* (Kleine Furka, Scesaplanagebiet)



petala (A und B) wurden je 5 Flächen à 1 m² untersucht; in der Geröll-Schuttflur (C) waren es deren 8 à 1 m². Die Aufnahmen erfolgten methodisch wie im vorhergehenden Beispiel. In Tabelle 3 sind die Arten der 3 Vegetationsstadien mit ihrem prozentualen Anteil zusammengestellt. Die weiter zusammengefaßten Typen sind in Abb. 51 graphisch wiedergegeben. Aus dem Vergleich ergibt sich die Tatsache, daß in der Pioniergesellschaft (C) Typen nebeneinander vorkommen, welchen z. T. überhaupt kein, z. T. nur ein geringes, erst nach der Einwirkung von Außenfaktoren mögliches vegetatives Fortpflanzungsvermögen eigen ist. Weil die Konkurrenz in diesem Stadium höchstens von sehr untergeordneter Bedeutung wirkt, vermögen sich auch konkurrenzschwache Wuchsformen kräftig zu entfalten. Der Zufall spielt hier eine viel wichtigere Rolle als auf späteren Stadien, wenn die Arten und Individuen untereinander in Berührung treten. Deshalb kann denn auch das Bild hinsichtlich des

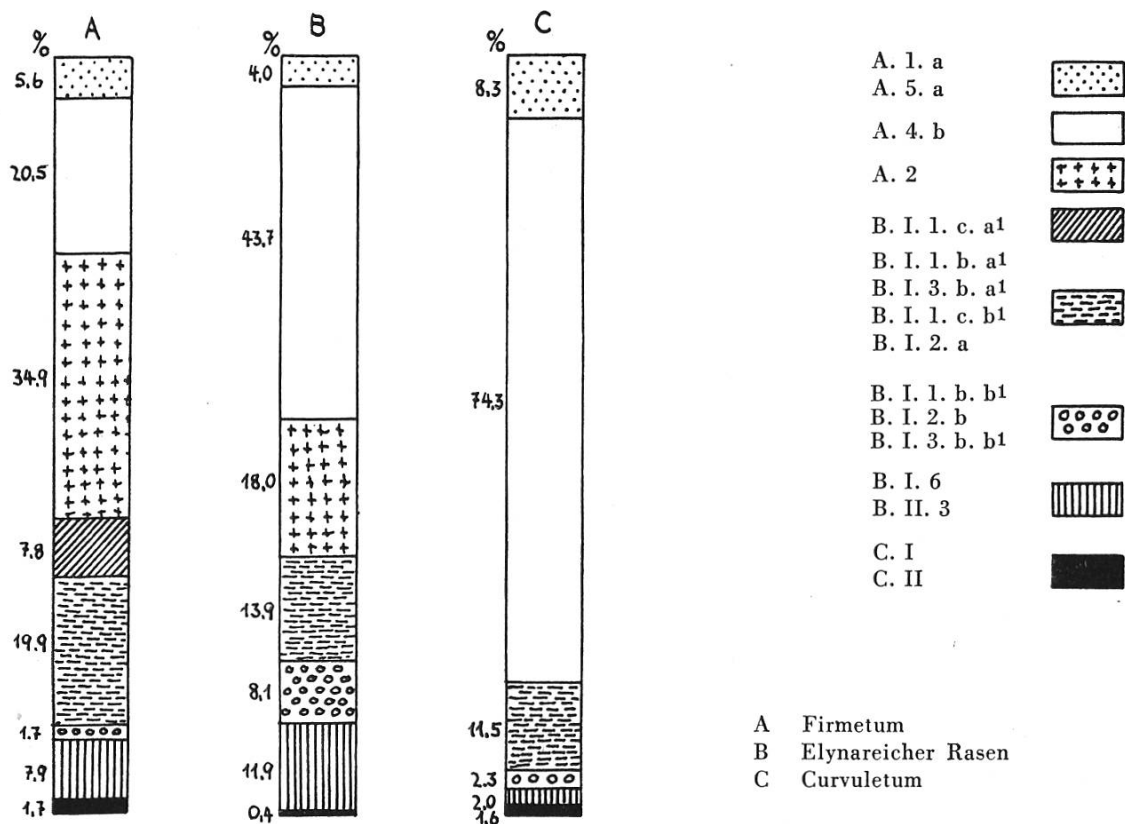
Abb. 51 Darstellung des prozentualen Anteils vegetativer Fortpflanzungstypen in den Vegetationsstadien der Abb. 50



Anteils vegetativer Fortpflanzungstypen an andern, ökologisch \pm gleichwertigen Standorten wesentlich anders aussehen (Abb. 53).

In der Übergangsvegetation (B in Abb. 50 und 51) mit *Carex firma* und *Dryas octopetala* stehen die beteiligten Arten bereits in relativ starker Konkurrenz. Hierbei erweisen sich im Kampf um den Raum unter diesen speziellen ökologischen Bedingungen besonders die reich bewurzelten Teppichspaliere und Rasenpolster als wirksam. In dem Maße, wie sich die Vegetationsdecke schließt und die Bodenunterlage dadurch eine weitere Festigung erfährt, ändern sich auch die Standortbedingungen. Andere Arten dringen in und zwischen die Polster und Teppiche ein und entwickeln sich auf deren Kosten weiter (Tabelle 3, Kol. A). Besonders an Orten, die in geringerem Ausmaß herunterfallendem Gesteinsmaterial ausgesetzt sind, dominieren dann meist horstbildende Arten (Abb. 51, A). — Beim Bestand mit *Sesleria coerulea* und *Carex sempervirens* (A in Abb. 50

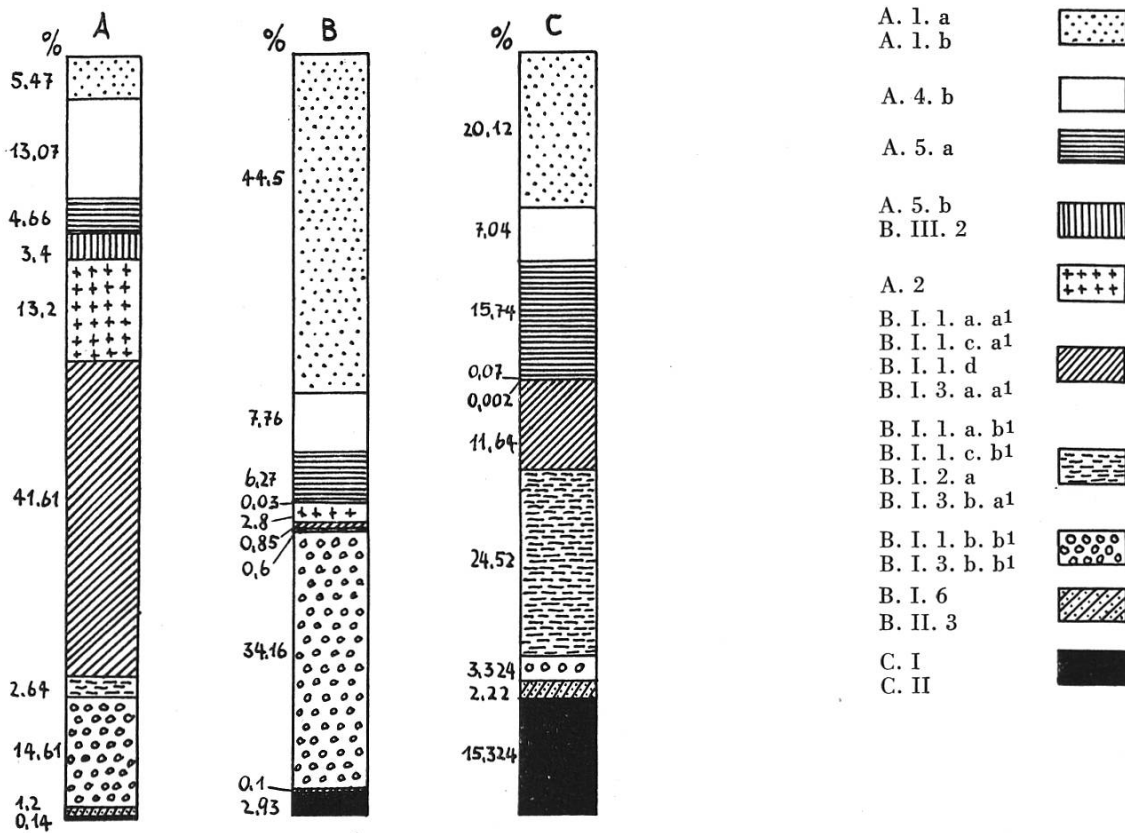
Abb. 52 Prozentualer Anteil der vegetativen Fortpflanzungstypen in drei hochalpinen Rasengesellschaften



und 51) handelt es sich in diesem Fall noch nicht um das typische Seslerieto-Semperviretum. Obwohl die Rasenvegetation dem äußern Aspekt nach wohl kaum verschieden ist vom charakteristischen Seslerieto-Semperviretum, überwiegt noch die Zahl an typischen Firmetum-Arten.

Eine vergleichende Gegenüberstellung dreier wichtiger hochalpiner Rasentypen (Firmetum, Elynarassen, Curvuletum) hinsichtlich des prozentualen Anteils der vegetativen Fortpflanzungstypen ist der Tab. 4 und der Abb. 52 zu entnehmen. Den hierbei durchgeführten Aufnahmen lag lediglich das Ziel zugrunde, je eine relativ kleine, durchschnittliche und möglichst homogene Rasenfläche zu untersuchen in bezug auf die vorhandenen Arten, deren Deckungsanteil und Abundanz. Im Curvuletum und Elynetum wurde je eine Fläche von 1 m² in Quadrätchen à 10 cm Seite unterteilt (im Firmetum 2 Quadrate à 1/2 m Seite in 10 cm-Quadrätchen).

Abb. 53 Prozentualer Anteil vegetativer Fortpflanzungstypen
in drei hochalpinen Schutgesellschaften



A *Oxyrietum digynae cerastietosum* (nach Jenny-Lips 1930)
 B *Oxyrietum digynae luzuletosum* (nach Jenny-Lips 1930)
 C *Thlaspeetum rotundifolii* (nach Br.-Bl. 1926)

Die Summe der Quadrätchen, in welchen eine bestimmte Art gezählt wird, multipliziert mit der Zahl, welche einem mittleren Deckungsgradwert entspricht, ergibt eine Ziffer, die für die betreffende Art einen relativen Anteil im untersuchten Rasenstück zum Ausdruck bringt. In Tab. 4 ist dieser Wert für jede Art in Prozent (%) angegeben.

Allen diesen drei hochalpinen Rasengesellschaften ist gemeinsam das verhältnismäßig starke Zurücktreten der Typen mit allorhiz bewurzeltem Sproßsystem und unter diesen insbesondere jener mit normalerweise schwacher oder fehlender Adventivwurzelbildung. In den sehr kälte- und windexponierten Pionierassen mit *Carex firma* auf Böden mit hoher basischer Reaktion herrschen die ausgedehnten Rasenpolster (A. 2) der Polstersegge. Mit abnehmender Basizität an entsprechenden Wuchsorten oder überhaupt an den am stärksten exponierten Gratrücken und Windecken gelangen die horstbildenden

Pflanzen zur Dominanz (Abb. 52). Natürlich reagieren die einzelnen Individuen in erster Linie durch den der Art eigenen physiologischen und morphologischen Zustand auf geringste Änderungen des Milieus. Gesamthaft scheint es auffällig, wie in Entwicklungsstadien der Vegetationsbildung, wo starke Konkurrenz wirkt, wie auch in sog. «Dauergesellschaften», wo sich zwischen den verschiedenen Konkurrenzformen gewissermaßen eine «Gleichgewichtslage» eingestellt hat, stets Arten mit homorhiz bewurzeltem Achsensystem oder dann Allorhizophyten mit relativ starker Adventivwurzelbildung den Raum behaupten.

Im Gegensatz dazu weisen Initialstadien einer Vegetationsentwicklung z. B. auf Schutt und Geröll in dieser Hinsicht eine recht uneinheitliche Organisation auf. Weil in solchen Fällen noch keine Konkurrenz (besonders die Konkurrenz um den Raum) von irgendwelcher Bedeutung herrscht, kann sich jede Art, die z. B. durch Samenflug an einem noch vegetationslosen oder vegetationsarmen Standort einigermaßen günstige Lebensbedingungen vorfindet, entwickeln und weiter ausbreiten. Handelt es sich hierbei um eine Art mit besonders kräftigem vegetativem Ausbreitungs- und Vermehrungsvermögen (z. B. *Trisetum distichophyllum*), so tritt folglich später der der betreffenden Art zugrunde liegende Fortpflanzungstypus (A. 1) besonders hervor. Zeichnen sich Arten z. B. durch eine intensive generative Vermehrung und z. T. nebenbei vegetative Fortpflanzung mittels allorhiz bewurzelten Erdstämmen aus (z. B. *Oxyria digyna*), so wird bei einer entsprechenden Zusammenstellung den allorhizen Erdstämmen (B. I. 3. b.) ein mehr oder weniger bedeutender Anteil zukommen. Selbst Arten, welchen jegliche Möglichkeit zur vegetativen Propagation fehlt (C. I), denen aber eine wirksame Reproduktion durch Samen eigen ist, können in Schutt- und Geröllfluren einen beachtlichen relativen Anteil erreichen, z. B. *Thlaspi rotundifolium*, *Silene cucubalus ssp. alpina* (C in Abb. 51 und 53).

In den Gesellschaften mit \pm zusammenschließender Vegetationsdecke kommt diesem Typus dagegen durchwegs überhaupt keine wesentliche Bedeutung mehr zu.

In Abb. 53 sind drei Felsschuttgesellschaften mit ihrem prozentualen Anteil der vegetativen Fortpflanzungsformen dargestellt. Die graphische Gegenüberstellung erfolgte auf Grund der entsprechenden Assoziationstabellen von JENNY-LIPS (1930, p. 208

Tabelle 3

	A %	B %	C %	Typus
<i>Carex sempervirens</i>	18,2			A. 4. b.
<i>Sesleria coerulea</i>	13,0			A. 4. b.
<i>Erica carnea</i>	9,4	0,8		B. I. 2. c.
<i>Carex firma</i>	6,8	28,7		A. 2.
<i>Rhododendron hirsutum</i>	4,7			B. I. 2. c.
<i>Festuca pumila</i>	4,2	1,6	3,7	A. 4. b.
<i>Dryas octopetala</i>	4,2	32,8		B. I. 2. a. a ¹ .
<i>Bellidiastrum Michellii</i>	3,1	1,7		A. 5. a.
<i>Gentiana Clusii</i>	2,6			A. 5. a.
<i>Androsace chamaejasme</i>	2,6	1,7		B. I. 6.
<i>Polygala chamaebuxus</i>	2,6			B. I. 2. b.
<i>Thymus serpyllum</i>	2,1			B. I. 1. a. a ¹ .
<i>Biscutella laevigata</i>	2,1	4,9		B. III. 1.
<i>Selaginella selaginoides</i>	2,1			A. 1. a.
<i>Hieracium bifidum</i> ssp. <i>caesiiflorum</i>	2,1	0,8		A. 5. a.
<i>Pedicularis rostrato-capitata</i>	2,1			A. 5. b. a ¹ .
<i>Polygonum viviparum</i>	2,1			B. II. 3.
<i>Globularia cordifolia</i>	2,1			B. I. 2. a. a ¹ .
<i>Bartsia alpina</i>	1,6	3,3		A. 1. a. b ¹ .
<i>Galium pumilum</i>	1,6			B. I. 1. c. b ¹ .
<i>Ranunculus alpestris</i>	1,1	1,6		A. 5. b.
<i>Gentiana verna</i>	1,1	0,8		B. I. 1. a. a ¹ .
<i>Euphrasia minima</i>	1,0	1,6		C. II.
<i>Ranunculus montanus</i>	1,0			A. 5. b.
<i>Homogyne alpina</i>	1,0			A. 5. a.
<i>Crepis Jacquini</i>	0,5	4,1		A. 5. a.
<i>Soldanella alpina</i>	0,5	1,7		A. 5. a.
<i>Minuartia verna</i>	0,5			C. I. 3.
<i>Potentilla aurea</i>	0,5			B. I. 3. a. a ¹ .
<i>Anthyllis vulneraria</i> var. <i>alpestris</i>	0,5			C. I. 3.
<i>Alchemilla Hoppeana</i>	0,5	1,7	3,7	B. I. 3. a. a ¹ .
<i>Ligusticum Mutellina</i>	0,5			B. I. 3. b. b ¹ .
<i>Valeriana supina</i>	0,5	3,3	16,0	B. I. 1. c. a ¹ .
<i>Campanula Scheuchzeri</i>	0,5			B. I. 1. c. a ¹ .
<i>Saxifraga caesia</i>	0,5	4,9		B. I. 1. b. a ¹ .
<i>Salix retusa</i>	0,5	0,8	1,3	B. I. 2. a.
<i>Moehringia ciliata</i>		0,8	7,4	B. I. 1. c. b ¹ .
<i>Campanula cochleariifolia</i>		0,8	2,5	B. I. 1. c. a ¹ .
<i>Thlaspi rotundifolium</i>		0,8	12,3	C. I. 3.
<i>Arabis pumila</i>		0,8		B. I. 3. b. b ¹ .
<i>Galium helveticum</i>			8,7	B. I. 1. c. b ¹ .
<i>Viola calcarata</i>			7,4	B. I. 1. c. a ¹ .
<i>Silene cucubalus</i> var. <i>alpina</i>			6,2	C. I. 3.
<i>Cirsium spinosissimum</i>			6,2	B. I. 3. b. a ¹ .
<i>Poa alpina</i> var. <i>vivipara</i>			4,9	B. II. 3.
<i>Hutchinsia alpina</i>			4,9	B. I. 1. c. b ¹ .
<i>Linaria alpina</i>			4,9	C. I. 3.
<i>Saxifraga aphylla</i>			2,5	B. I. 1. b. b ¹ .
<i>Rumex scutatus</i>			2,5	B. I. 1. c. b ¹ .
<i>Cerastium latifolium</i>			2,5	B. I. 1. c. b ¹ .
<i>Sedum atratum</i>			1,2	C. II.
<i>Cystopteris Filix-fragilis</i>			1,2	A. 5. a.

A = vorwiegend geschlossener Rasen mit *Carex sempervirens* und *Sesleria coerulea* als Dominanten (durchschnittlicher Deckungsgrad ca. 85 %).

B = Firmetum-Initialstadium mit *Dryas octopetala* (durchschnittlicher Deckungsgrad ca. 50 %).

C = Pioniergesellschaft mit *Thlaspi rotundifolium* (durchschnittlicher Deckungsgrad ca. 5–10 %).

Tabelle 4

	A %	B %	C %	Typus
<i>Carex firma</i>	34,9	18,0		A. 2.
<i>Salix retusa serpyllifolia</i>	16,6	13,2		B. I. 2. a.
<i>Festuca pumila</i>	15,5	8,8		A. 4. b.
<i>Campanula cochleariifolia</i>	7,8			B. I. 1. c. a ¹ .
<i>Crepis Jacquini</i>	5,6			A. 5. a.
<i>Androsace chamaejasme</i>	4,5	8,8		B. I. 6.
<i>Polygonum viviparum</i>	3,4	3,1	0,4	B. II. 3.
<i>Saxifraga caesia</i>	2,5			B. I. 1. b. a ¹ .
<i>Sesleria coerulea</i>	2,5	4,1		A. 4. b.
<i>Carex sempervirens</i>	2,5	9,6		A. 4. b.
<i>Euphrasia minima</i>	1,7		1,6	C. II.
<i>Helianthemum alpestre</i>	1,7			B. I. 2. b.
<i>Dryas octopetala</i>	0,8			B. I. 2. a.
<i>Elyna myosuroides</i>		21,2		A. 4. b.
<i>Silene acaulis</i>		6,0		B. I. 1. b. b ¹ .
<i>Gentiana Kochiana</i>		2,8		A. 5. a.
<i>Ligusticum mutellinoides</i>		1,9		B. I. 3. b. b ¹ .
<i>Bartsia alpina</i>		1,2		A. 1. a. b ¹ .
<i>Pedicularis verticillata</i>		0,7		B. I. 3. b. a ¹ .
<i>Draba aizoides</i>		0,4		C. I. 4.
<i>Minuartia sedoides</i>		0,2	0,4	B. I. 1. b. b ¹ .
<i>Carex curvula</i>			48,3	A. 4. b.
<i>Avena versicolor</i>			14,0	A. 4. b.
<i>Phyteuma hemisphaericum</i>			10,4	B. I. 1. c. b ¹ .
<i>Sesleria disticha</i>			8,8	A. 4. b.
<i>Leontodon helveticus</i>			5,8	A. 5. a.
<i>Festuca Halleri</i>			2,8	A. 4. b.
<i>Potentilla frigida</i>			1,9	B. I. 3. b. b ¹ .
<i>Poa alpina</i> var. <i>vivipara</i>			1,6	B. II. 3.
<i>Veronica bellidioides</i>			1,4	A. 5. a.
<i>Phyteuma pedemontanum</i>			1,1	B. I. 1. c. b ¹ .
<i>Hieracium alpinum</i>			0,7	A. 5. a.
<i>Chrysanthemum alpinum</i>			0,4	A. 5. a.
<i>Luzula spicata</i>			0,4	A. 4. b.

A = Firmetum (Deckungsgrad ca. 50—60 %).

B = Rasen mit *Elyna myosuroides* als Dominante (Deckungsgrad ca. 85—90 %).

C = Curvuletum (Deckungsgrad ca. 80 %).

und 244), aus welchen für jede Spezies aus sämtlichen Aufnahmen der mittlere Deckungswert berechnet wurde. Auf Grund der Summe der mittleren Deckungswerte, welche gleich 100 % gesetzt wird, ist der Deckungswert der einzelnen Arten ebenfalls in % angegeben. Die Arten wurden den entsprechenden Typen zugeteilt und dieselben weiter zusammengefaßt, wie dies aus Abb. 53 ersichtlich ist.

Entsprechend den bereits gemachten Ausführungen ist das Verhältnis der vegetativen Fortpflanzungstypen in den drei Schuttschichten trotz der ähnlichen ökologischen Bedingungen recht verschieden.

Zusammenfassend scheint es — im gesamten gesehen — ganz natürlich, daß einem bestimmten Typus in wechselnder biotischer und abiotischer Beziehung eine recht unterschiedliche Bedeutung zukommen muß.

b. Der Fortpflanzungstypus als Konkurrenzfaktor

Der Wettbewerb der einzelnen Komponenten einer Gesellschaft kommt wohl am unmittelbarsten zur Geltung in der oberirdischen, aber auch in der unterirdischen Sproß- und Wurzelbildung und der darauf beruhenden Raumverdrängung. Der erstbesiedelte Raum wird von einer Pflanze nicht dauernd in gleicher Weise ausgenützt (DÄNIKER, 1928, p. 428). Besonders bei den Arten mit homorhiz bewurzelten Sproßachsen verschiebt sich die Zone lebhaftester Tätigkeit bei den ober- und unterirdischen Organteilen mit jeder Vegetationsperiode in radialer Richtung. In geringerem Ausmaß kommt dieses Verhalten auch bei den Allorhizophyten zum Ausdruck. Demnach wirkt schon allein das vegetative Wachstum der Sproßorgane, welches oft gleichzeitig mit vegetativer Fortpflanzung und Vermehrung verbunden ist, im Sinne einer Konkurrenzleistung.

«Durch die fortschreitende Besiedelung sind die Lebensräume so sehr auf das Minimum zurückgedrängt, daß die wachstumshemmenden Faktoren eine weitere Besiedelung aufheben und junge Individuen nur in Lücken der absterbenden heranwachsen können.» — «Dasjenige Individuum also, das bei gleichen äußeren Bedingungen zu größeren Leistungen befähigt ist, wird in der Konkurrenz siegen» (DÄNIKER 1928, p. 410 und 411).

Nach DÄNIKER (1928, p. 435) ist zu unterscheiden zwischen einer Konkurrenz im biologischen und einer solchen im ökologischen Sinne. In diesem Zusammenhang, unter Einbeziehung der vegetativen Fortpflanzungsformen, ist besonders die ökologische Konkurrenz von Interesse als ein Wettkampf zwischen benachbarten artgleichen oder artverschiedenen Individuen, die sich durch ihre

Standortsbeeinflussung direkt bewirken. Es wirkt sich dieser Konkurrenzfaktor deshalb stark auf die Organisation der Gesellschaft aus, während die biologische Konkurrenz eher die Auswahl der Arten zur Gesellschaftsbildung bestimmt.

Derselbe Autor (1928, p. 445) führt weiter aus: «Jedem Sproß kommt durch Stellung und Bau ein gewisser Konkurrenzwert zu. Manche Sprosse sind sogar vorwiegend für die Konkurrenz geschaffen und zeigen ihren hauptsächlichsten Nutzen dort, wo Pflanzen im Zusammenwuchs vorkommen.» — «Wenn wir eine Pflanze unter diesem Gesichtspunkt betrachten, so erkennen wir ihre synökologische Bedeutung.»

Den in dieser Arbeit unterschiedenen Typen liegt ja stets eine bestimmte Wuchsform zugrunde, welche sehr oft allein schon eine Pflanze gegenüber andern überlegen erscheinen läßt. Spezialisierte vegetative Fortpflanzungsformen, wie z. B. echte Ausläufer und Brutknospen, sind aber in den meisten Fällen nicht gleichzeitig auch wirksame, speziell auf die Konkurrenz eingestellte Bildungen. Eine große Mehrheit der untersuchten Arten hat prinzipiell die Möglichkeit, rein auf Grund ihrer Wuchsform, mehr oder weniger deutlich den Weg der vegetativen Reproduktion einzuschlagen. Ja, bei zahlreichen Typen (z. B. A. 1, A. 2, A. 3, A. 4, A. 5. a) ergibt sich dieser Vorgang notwendigerweise aus dem normalen Entwicklungsablauf des Achsensystems. Eine wirksame Konkurrenzform entspricht denn sehr oft auch gerade solchen Fortpflanzungstypen, ist aber in der Regel an ein bestimmtes Milieu gebunden, das sich aus den verschiedenen abiotischen und biotischen Faktoren zusammensetzt.

Beim Übergang von einer lockeren Schuttflur zu einer mehr oder weniger stabilen Rasengesellschaft tritt eine erste Phase starker Konkurrenz um den Lebensraum erstmals dort ein, wo die Individuen einer und verschiedener Arten untereinander in gegenseitige Beziehung treten. Meist erweisen sich Arten mit ausläuferartigen Kriechsprossen und horizontal verlaufenden Erdstämmen als besonders konkurrenzkräftig. In dem Maße, wie sich die unter optimalen Bedingungen lebenden Arten weiterentwickeln und andere (z. B. Gräser) sukzessive ansiedeln, ändern sich auch stets die Standortverhältnisse. Später kommt die Standortsbeeinflussung (DÄNIKER 1928) der Individuen der zuletzt angesiedelten Arten zur Gel-

tung. Diese nehmen immer mehr des vorhandenen Lebensraumes in Anspruch, bis schließlich ein «gesellschaftliches» Gleichgewicht erreicht ist, in dem beispielsweise die Horstform stark dominiert. Durch die Wirkung von Außenfaktoren (Felsstürze, Rufen, regressive Erosion) können stabile Rasengesellschaften sekundär wieder unter ökologische Bedingungen geraten, wie sie für Schuttfluren charakteristisch sind (s. *Chrysanthemum alpinum*, p. 83). So wie sich infolge davon die Standortsverhältnisse auf kleinstem Raume plötzlich ändern, erlangen an solchen Wuchsorten auch wieder andere Wuchsformen die herrschende Stellung.

Gesamthaft betrachtet, können die vegetativen Fortpflanzungstypen in mehrfacher Hinsicht als Konkurrenzfaktor von Bedeutung werden:

1. Allein schon ein mehr oder weniger ausgeprägtes vegetatives Wachstum des Sproßsystems kann für die Einnahme und Behauptung des Lebensraumes von größter Wichtigkeit sein.
2. Regelmäßige vegetative Fortpflanzung und Vermehrung ist in der Wirkung viel sicherer und weniger vom Zufall abhängig im Vergleich zu generativen Reproduktionsvorgängen.
3. Eine normalerweise geringe vegetative Ausbreitung fördert andererseits die Bildung von Brutten. Die Bruttenbildung hat — im Vergleich zur generativen Vermehrung — beim Entstehen von Pflanzengesellschaften eine wesentliche Bedeutung (DÄNIKER 1928, p. 427).

7. Zusammenfassung

Ein Überblick über die der Klassifizierung einbezogenen Arten aus der *Carex-Elyna*-Vegetationsstufe zeigt, daß einem Anteil von ca. 85 % prinzipiell die Möglichkeit zukommt, sei dies erst unter der Wirkung exogener Faktoren oder allein schon durch die natürliche Sproßentwicklung, den Weg der vegetativen Propagation einzuschlagen. Manche Vertreter — besonders den Gruppen B. I. 1. b¹, B. I. 2. b¹, B. I. 3. b¹ angehörend — dürften wohl höchst selten, nur ausnahmsweise und ohne Wirksamkeit von irgendwelcher Bedeutung eine bestimmte Form vegetativer Fortpflanzung verwirklichen. Es sind dies vor allem Arten mit ausgesprochen allorhiz bewurzeltem Achsensystem und sehr spärlicher sproßbürtiger Wurzelbildung.

Schon eine oberflächliche Orientierung erweckt den Eindruck, daß vegetative Fortpflanzungsformen, die eine ausgeprägte und in ihrer Wirkung hochgradige, morphologisch spezialisierte Vermehrungsorganisation darstellen, zahlenmäßig stark zurücktreten. Um so bedeutender sind alle jene Typen, deren Organisation keine besonderen, speziell der Fortpflanzung dienenden Bildungen erkennen läßt, die sich aber vegetativ erhalten und vermehren allein durch fortgesetztes Wachstum und Verzweigung im Zusammenhang mit dem Absterbeprozess von ältesten Organteilen her. In dieser Beziehung von größter Wirksamkeit finden besonders Erwähnung die Arten mit homorhiz bewurzelten ausläuferartigen Kriechsprossen und Erdstämmen. Aber auch zahlreiche Arten mit einem Hauptwurzelsystem, die sich durch verhältnismäßig ausgedehnte und reich bewurzelte Kriechsprosse auszeichnen, stehen den letzteren in der Wirkung vegetativer Propagation in manchen Fällen keineswegs nach (siehe z. B. *Salix herbacea*, *Sibbaldia procumbens*, *Saxifraga oppositifolia*, *Cerastium cerastioides*).

Auf einer einmal besiedelten Fläche sind die betreffenden Arten später aber oft in der vegetativen Vermehrung und weiteren Ausbreitung mehr oder weniger beschränkt.

Innerhalb eines Typus bestehen — auch ohne Rücksicht auf äußere Verhältnisse — zwischen den Arten z. T. größere quantitative Unterschiede im flächenhaften Ausbreitungsvermögen. Während bei-

spielsweise die Rasenpolster von *Carex firma* Teppiche bis zu 1 m Ausdehnung und mehr bilden, erscheinen diejenigen der *Saxifraga androsacea* von sehr beschränkter Fläche.

Untersuchungen über die Bedeutung der vegetativen Fortpflanzungstypen im Hinblick auf die Entwicklung und Erhaltung einer Vegetationsdecke haben gezeigt, daß in bestimmten Entwicklungsstadien meist auch bestimmten Typen der Vorrang in der Behauptung des Lebensraumes zukommt. Diese Regel gilt weniger oder z. T. überhaupt nicht für Vegetationseinheiten an Schutt- und Geröllstandorten. Da auf Initialstadien, z. B. mit Fels- oder Moränenschutt als Bodenunterlage, der Konkurrenzfaktor noch bedeutungslos erscheint, vermögen sich auch konkurrenzschwache Arten auszubreiten. Dies sind denn auch die Standorte, wo Typen ohne oder mit äußerst geringer vegetativer Fortpflanzungsmöglichkeit einen relativ hohen Anteil erreichen können, vorausgesetzt, daß die generative Reproduktion der betreffenden Arten von entsprechend ausgeprägter Wirksamkeit ist.

In weiter fortgeschrittenen Phasen der Vegetationsbildung, wo Individuen und Arten in gegenseitige Berührung treten und die Konkurrenz um den Lebensraum einsetzt, erweisen sich immer wieder Pflanzen mit ausläuferartigen Kriechsprossen und rasch sich entwickelnden Erdstämmen als vorteilhaft. Mit andauernder Standortsbeeinflussung der beteiligten Arten nimmt auch die Bodenbildung zu, wodurch die Existenzbedingungen wesentlich ändern.

In mehr oder weniger geschlossenen Vegetationseinheiten der Hochalpen, die in ihrer Zusammensetzung eine verhältnismäßige Stabilisierung erfahren haben, erlangen durchwegs horstbildende Arten die räumliche Vorherrschaft.

Vergleichen wir ganz generell die vegetativen Fortpflanzungsmöglichkeiten in der alpinen und hochalpinen Region mit den generativen, so ist auf Grund der vorliegenden Untersuchungen wohl klar ersichtlich, daß die vegetativen Fortpflanzungsformen nicht einfach als eine Anpassung an extremere Verhältnisse, etwa im Sinne teleologisch gedeuteter Zweckmäßigkeit, erklärt werden können. Als Folge der extremen klimatischen Bedingungen ergeben sich die günstigsten Entwicklungsmöglichkeiten des Sproßsystems in unmittelbarer Bodennähe, wenn nicht im Boden selbst. Die Sproßachsen gelangen folglich in viel engeren Kontakt mit dem Substrat, als dies bei

nah verwandten Arten der Niederungen der Fall ist. Wachstum und Verzweigung der Sprosse erfolgen bei sehr vielen Arten direkt an der Bodenoberfläche. Die innigere Berührung mit dem Untergrund dürfte zudem — mindestens teilweise — die direkte Ursache sein für eine erhöhte sproßbürtige Wurzelbildung. Hieraus ergeben sich für die betreffenden Pflanzen neue Möglichkeiten, welche sich eventuell in einer bestimmten Form vegetativer Fortpflanzung äußern. Sterben Hauptwurzel und Primärsproß nach einer gewissen Zeit ab, so muß die Weiterentwicklung natürlicherweise zu einer mehr oder weniger deutlichen vegetativen Vermehrung der Individuenzahl führen. Somit ergeben sich gerade aus dem eben geschilderten Verhalten jene vegetativen Fortpflanzungsformen, welche sowohl idiobiologisch als auch phytozoenologisch von größter Bedeutung sind.

Obwohl für zahlreiche Arten unter normalen Verhältnissen die generativen Fortpflanzungs- und Vermehrungsvorgänge allein von irgendwelcher Wirksamkeit ihren Verlauf nehmen, können — besonders unter ungewöhnlichen Außenbedingungen — auch die vegetativen an Bedeutung gewinnen. Durch den Ausfall von Fruktifikationsperioden in einem bestimmten Gebiet ist die Arterhaltung während dieser Zeit vollständig auf das vegetative Wachstum und die vegetative Propagation angewiesen. *Ranunculus glacialis* erzeugt bis in die höchsten Lagen der Alpen (bis über 4000 m) keimfähige Früchte. Ablegerbildung ist nur selten, unter besonderen Milieubedingungen zu beobachten. Wie bei andern Arten, wird an den entsprechenden Sproßteilen die Ausbildung sproßbürtiger Wurzeln gefördert durch eine möglichst feuchte, von Wasser durchtränkte Bodenunterlage, durch besonders langdauernde Schneebedeckung oder Bedeckung mit Schutt- und Erdmaterial, also oft gerade an Standorten, deren Bedingungen vielleicht am ehesten die Wirksamkeit generativer Fortpflanzung einschränken.

Die ökologischen Faktoren, welche gesamthaft den Erfolg der Reproduktionsvorgänge mittels Samen und Früchten in hochalpinen Lagen mehr oder weniger herabsetzen, sind nicht durchwegs gleich ungünstig zu bewerten. Die erhöhte Lichtintensität wirkt sich beispielsweise auf die Keimvorgänge der Lichtkeimer günstiger aus. Auch die heftigen Winde beeinflussen bis zu einem gewissen Grad die Ausbreitung der Früchte und Samen fördernd.

Es ist keine der angeführten Arten bekannt, welche die Fähigkeit

verloren hätte, in der alpinen Region B l ü t e n auszubilden. Selbst die Brutknospen erzeugenden Formen vermögen vielfach nebenher noch Blüten zu entwickeln, die dann allerdings sehr oft steril bleiben. Im gesamten ist demnach der Mechanismus, welcher die Voraussetzung bildet für die Einleitung der generativen Reproduktionsvorgänge, durchwegs vorhanden.

Auch der B e f r u c h t u n g s v o r g a n g wird bei der Mehrzahl der Arten eingeleitet und führt sicher in einem hohen Prozentsatz zur Frucht- und Samenbildung.

Wenn zunächst die Blütenteile in ihrer äußeren Erscheinung mit den Bestäubungseinrichtungen voll und ganz funktionsfähig sind, kann doch bereits die Wirkung, welche zunächst zur Fruchtbildung führt, aus äußeren Ursachen herabgesetzt sein. Oft bleibt schon der Befruchtungsakt aus. Aber selbst, wenn normalerweise Früchte und Samen größtenteils fertig ausgebildet werden, besteht doch die hohe Wahrscheinlichkeit, daß — besonders durch die ziellose Wirkung der Winde — ein beachtlicher Teil der Verbreitungseinheiten auf u n g ü n s t i g e s K e i m s u b s t r a t fällt. Berücksichtigen wir außerdem die im allgemeinen e r s c h w e r t e n K e i m u n g s b e d i n g u n g e n sowie die Tatsache, daß infolge der kurzen Vegetationszeit noch manche schwach entwickelten Keimpflanzen den Winter zu überstehen haben, so ist der Vermehrung durch Samen und Früchte schlußendlich oft doch nur ein geringer Erfolg beschieden, der in manchen Fällen durch ein entsprechend wirksames Verhalten im vegetativen Bereich wieder wettgemacht wird. Das Verhältnis zwischen e f f e k t i v e r W i r k s a m k e i t und den M ö g l i c h k e i t e n im vegetativen und generativen Verhalten ist für eine bestimmte Art und selbst an einem bestimmten Standort \pm labil.

Auf eine Übersicht im Sinne einer Abstufung und Gliederung hinsichtlich Wirksamkeit und Erfolg vegetativer Fortpflanzungs- und Vermehrungsvorgänge wurde nur andeutungsweise aufmerksam gemacht; denn eine Zusammenstellung und Ordnung von Typen nach diesem Gesichtspunkt verlangt Beobachtungen — namentlich sehr vieler Einzelfälle — über eine längere Zeitdauer.

Genauere quantitative Angaben über die Auswirkung der vegetativen Fortpflanzung sind ebenfalls erst dann möglich, wenn diesbezügliche Beobachtungen und Messungen über längere Zeiträume zur Verfügung stehen. Dementsprechend erübrigt sich vorläufig ein

quantitativer Vergleich zwischen generativer und vegetativer Fortpflanzung, besonders auch deshalb, weil über die Vermehrungs- und Ausbreitungsvorgänge von Samen und Früchten im Bereich der *Carex-Elyna*-Stufe noch vielfach ungenügende und lückenhafte Angaben vorliegen.

Literaturverzeichnis

- ANGSTRÖM A.: Über den Zusammenhang zwischen Strahlung und Sonnenscheindauer. Bioklim. Beibl. 1, 6. 1934.
- ASPLUND E.: Beiträge zur Kenntnis der Flora des Eisfjordgebietes. Arkiv för Bot. XV, Nr. 14, 1918.
- BENNEKER E.: Zur Kenntnis des Baues, der Entwicklung und der Inhaltsverhältnisse der Ausläufer und Rhizome. Göttingen 1915: E. Hofer. 129 S. 8^o.
- BRAUN Jos.: Die Vegetationsverhältnisse der Schneestufe in den Rätisch-Lepontischen Alpen. Kommissionsverlag von Georg & Co., Basel, Genf u. Lyon 1913.
- BRAUN-BLANQUET J.: Pflanzensoziologie, Grundzüge der Vegetationskunde. Verlag Julius Springer. 2. Aufl. 1951.
- BRAUN-BLANQUET J. und RÜBEL E.: Flora von Graubünden. Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes Rübel in Zürich. 1932–35.
- BRAUN-BLANQUET J. und JENNY H.: Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen. Zürich 1926.
- CHODAT R.: Les dunes lacustres de Sciez et les Garides. Extrait du Bulletin de la Société botanique suisse, Fascicule XII. 1902. Berne 1902.
- CLAUSSEN P.: Fortpflanzung im Pflanzenreich. (Die Kultur der Gegenwart. III. IV 1. p. 479–518 ill.) 1915.
- CLEVE A.: Zum Pflanzenleben in Nordschwedischen Hochgebirgen; einige ökologische u. phänologische Beiträge. (Bih. Vet.-Ak. Handl.) Stockholm 1901.
- DÄNIKER A. U.: Biologische Studien über Baum- und Waldgrenze im bes. über die klimatischen Ursachen und deren Zusammenhänge. Diss. Zürich, 1923.
- Ein ökologisches Prinzip zur Einteilung der Pflanzengesellschaften. Vierteljahrsschr. d. Naturforsch. Ges. in Zürich, Bd. 73. 1928.
- Die Pflanzengesellschaft, ihre Struktur und ihr Standort. S.A. aus: Ber. Schweiz. Bot. Ges. Bd. 49. 1939.
- DRUDE O.: Die Oekologie der Pflanzen. Braunschweig 1913.
- DU RIETZ E. G.: Life-forms of Terrestrial flowering plants. Acta Phytogeographica Suecica III. Upsala 1931.
- Studien über die Vegetation der Alpen, mit derjenigen Skandinaviens verglichen. (Ergebn. d. Internat. Pflanzengeogr. Exk. 1923.) Zürich 1924.
- FLAHAULT CH.: Vent et Neige, Effets mécaniques, Effets physiologiques. Montpellier. In Festschrift Carl Schröter 1925.
- FRIES R. E.: Zur Kenntnis der alpinen Flora im nördlichen Argentinien. (Nova Acta regiae societatis scientiarum Upsaliensis, Ser. IV, vol. I Nr. 1.) Upsala 1905.
- GEIGER R.: Das Klima der bodennahen Luftschicht. F. Vieweg u. Sohn, 3. Aufl. Braunschweig 1950.
- GELTING P.: Studies on the Vascular Plants of East Greenland between Franz Joseph Fjord and Dove Bay. (Lat. 73° 15'–76° 20' N.) Meddel. om Gronland, 101, n:o 2, S. 1–337. 1934.

- GÖTZ F. W. P.: Das Strahlungsklima von Arosa. Springer, 110 S. Berlin 1926.
- Klima und Wetter von Arosa. Verlag Huber & Co. AG, Frauenfeld 1954.
- HAGLUND E.: Einige Beiträge zur Verbreitungsbiologie der skandinavischen Hochgebirgsflora. (Vorläufige Mittheilung. Botaniska-Section af Naturvetenskapliga Studentsällskapet i Upsala 1901.)
- HARTMANN M.: Allgemeine Biologie. Eine Einführung in die Lehre vom Leben. 3. Aufl. Jena 1947.
- HEGI G.: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bde. I–VII. München 1901–1929.
- HESS EUG.: Über die Wuchsformen der alpinen Geröllpflanzen. Diss. Univers. Zürich 1909.
- JAAG O.: Untersuchungen über die Vegetation und Biologie der Algen des nackten Gesteins in den Alpen, im Jura und im schweizerischen Mittelland. Bächler & Co., Bern 1945.
- JENNY-LIPS H.: Vegetationsbedingungen und Pflanzengesellschaften auf Felsschutt. (Phytosoziologische Untersuchungen in den Glarner Alpen.) Zürich 1930.
- Vegetation der Schweizer Alpen. Büchergilde Gutenberg, Zürich 1948.
- KERNER A. v. M.: Pflanzenleben, Bd. I, 1900. Pflanzenleben, Bd. II, 1898. Leipzig u. Wien.
- KJELLMANN F. R.: Aus dem Leben der Polarpflanzen. In: Studien u. Forschungen. Herausg. v. A. Erik Freiherrn von Nordenskiöld. Leipzig 1885.
- KINZEL W.: Frost und Licht als beeinflussende Kräfte bei der Samenkeimung. Stuttgart 1913.
- KIVENHEIMO V. J.: Untersuchungen über die Wurzelsysteme der Samenpflanzen in der Bodenvegetation der Wälder Finnlands. — Annales Botanici Societatis Zoologicae Botanicae Fennicae, Vanamo, Tom 22, Nr. 2. Helsinki 1947.
- KUJALA V.: Untersuchungen über die Waldvegetation in Süd- und Mittelfinnland. Helsinki 1926.
- LINKOLA K.: Über die Dauer und Jahresklassenverhältnisse des Jugendstadiums bei einigen Wiesenstauden. Acta Forest. Fenn., 42, n:o 2, S. 1–56. 1935.
- LÜDI W.: Besiedlung und Vegetationsentwicklung auf den jungen Seitenmoränen des großen Aletschgletschers. S.A. aus: Ber. über das geobot. Institut Rübel Zürich f. d. Jahr 1944. Zürich 1945.
- Experimentelle Untersuchungen an alpiner Vegetation. 1936.
- METSÄVAINIO K.: Untersuchungen über das Wurzelsystem der Moorpflanzen. Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, 1, n:o 1, S. 1–422. 1931.
- MOLISCH H.: Die Lebensdauer der Pflanze. Jena 1929.
- MÖRIKOFER W.: Das Hochgebirgsklima. Berlin 1932.
- Die Abhängigkeit der Sonnenstrahlungsintensität von der Meereshöhe und ihre Konsequenzen für die Organisation der lichtklimatischen Forschung. Copenhagen 1932.
- MÜLLER-SCHNEIDER P.: Untersuchungen über endozoochore Samenverbreitung durch Weidetiere im Schweiz. Nationalpark. — Ergebnisse der wissenschaftlichen Untersuchung des Schweiz. Nationalparks. Bd. II (Neue Folge). Verlag Lüdlin AG. Liestal 1948.
- NOLTE M.: Rhizomzerfall mit vegetativer Vermehrung bei Rumex. In: Bot. Jahrbücher, LXXVI, H. 2 (224). Stuttgart 1954.

- OETTLI M.: Beiträge zur Ökologie der Felsflora. Inaug.-Diss. Zürich 1904.
- PAX F.: Allgemeine Morphologie der Pflanzen. 1890.
- PÉRTTULA U.: Untersuchungen über die generative und vegetative Vermehrung der Blütenpflanzen in der Wald-, Hainwiesen- und Hainfelsenvegetation. — Ann. Acad. Fenn., Ser. A. Tom. 18. 371 S. Helsinki 1941.
- RAUH W.: Die Bildung von Hypokotyl- und Wurzelsprossen und ihre Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen. Nova Acta Leopoldina, N. F. 4, 395. 1937.
- Beiträge zur Morphologie und Biologie der Holzgewächse. I. Entwicklungsgeschichte und Verzweigungsverhältnisse arktisch-alpiner Spaliersträucher. Nova Acta Leopoldina, N. F. 5. 1937.
 - Über die Verzweigung ausläuferbildender Sträucher mit besonderer Berücksichtigung ihrer Beziehungen zu den Stauden. — Sonderdr. aus «Hercynia», Bd. I, Heft 2. Halle (Saale). Berlin 1938.
 - Über polsterförmigen Wuchs. (In Nova Acta Leopoldina, N. F.) Halle (Saale) 1939.
- RAUNKIAER C.: The Life forms of plants and statistical plant geography. — Oxford at the Clarendon Press 1934.
- RIKLI M.: Die den 80° erreichenden oder überschreitenden Gefäßpflanzen. (Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich LXII, p. 169—194.) 1917.
- Alpin-arktische Arten und einige Bemerkungen über die Beziehungen der Flora unserer Alpen mit derjenigen der Polarländer. (Veröff. Geobot. Inst. Rübel 1925, 3, 96—108.)
- RÜBEL E.: Alpenmatten-Überwinterungsstadien. In: Festschrift C. Schröter, Zürich 1925.
- Pflanzengeographische Monographie des Berningebietes. (Englers bot. Jahrb., Bd. 47.) Leipzig 1912.
- SAMUELSSON G.: Studien über die Vegetation der Hochgebirgsgegenden von Dalarna. (Nova Acta R. Soc. Scient. Upsal., Ser. IV, vol. 4, Nr. 8.) Upsala 1917.
- SCHARLOK: Vegetative Vermehrung bei *Oxygraphis vulgaris* Freyn. Sonder-Abdruck aus Leimbach, Deutsche bot. Monatsschrift, Jahrg. XIII, Nr. 6. 1895.
- SCHMID E.: Vegetationsgürtel und Biocönose. S.A. aus: Ber. Schweiz. Bot. Ges., Bd. 51, 1941, Nr. 1352 S.
- Die Vegetationskartierung der Schweiz im Maßstab 1:200 000. S.A. aus: Rübel, Ber. des geobot. Inst. für 1939. Zürich 1940.
- SCHMUCKER TH.: Zur Morphologie und Biologie geophiler Pflanzen. Bot. Archiv 4, 201. 1923.
- SCHRÖTER C.: Das Pflanzenleben der Alpen. 2. Aufl. 1288 S. Zürich 1926.
- SCHWARZ M.: Über Regeneration und Verzweigung der Rhizome einiger Asparagoideen, bes. von *Paris quadrifolius*. In: Bot. Archiv, IV. Bd. 1923.
- SEEGER R. und KANNGIESSER: Ein Beitrag zur Kenntnis der Lebensdauer arktischer und alpiner Holzpflanzen. — Mitteil. d. dendrol. Ges. 1923, XXXIII (37—40).
- SEIDENFADEN G. and SORENSEN TH.: The vascular plants of Northeast Greenland from 74°30' to 79°00' N. Lat. Meddelelser om Grønland, Bd. 101, Nr. 4. 1937.
- SERNANDER R.: Zur Verbreitungsbiologie der skandinavischen Pflanzenwelt. Upsala 1901.

- SORENSEN TH.: The vascular plants of East Greenland from 71°00' to 73°30' N. Lat. Medd. om Gronland, Bd. 101, Nr. 3. 1933.
- SÖYRINKI N.: Studien über die generative und vegetative Vermehrung der Samenpflanzen in der alpinen Vegetation Petsamo-Lapplands. II. Spez. Teil. Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo 1939, 14, X+406 S.
- I. Allgem. Teil. Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo 1938, Tom 11, IX+311 S.
- STRASBURGER E.: Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. 23. und 24. Aufl. Jena 1947.
- TROLL W.: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. 1. Bd.: Vegetationsorgane. Berlin 1937.
- VOGLER P.: Über die Verbreitungsmittel der schweizerischen Alpenpflanzen. In: Flora oder allgem. bot. Zeitung. 89. Bd. Marburg 1901.
- WARMING E., GRÄBNER P.: Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. 3. Aufl. Berlin 1918.
- WEBER H.: Vergleichend-morphologische Studien über sproßbürtige Bewurzelung. Nova Acta Leop. N.F. Bd. 4, Nr. 21. 1936.
- WETTER E.: Ökologie der Felsflora kalkarmer Gesteine. Diss. ETH Zürich 1918.