Diskussion

Objekttyp: **Chapter**

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

Band (Jahr): **108 (1992)**

PDF erstellt am: **29.04.2024**

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

4. DISKUSSION

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

Die räumlichen Aspekte des regenerativen Verhaltens werden einerseits durch die Wuchsform der Pflanzen selbst induziert, andererseits durch das Ressourcenangebot bestimmt. Der Einfluss der Wuchsform könnte in der vorliegenden Arbeit bei einigen Arten mit einer drastischen Veränderung des Mikroklimas durch die Klonierung erklärt werden, z.B. bei *Linaria alpina*. Vor allem erwiesen sich aber die unterschiedlichen Raumbesetzungsstrategien der untersuchten Pflanzen als wichtige Faktoren: Guerillastrategen verbuchten im SRC-Versuch durchschnittlich höhere Zuwachsraten. Die Gültigkeit dieser Beobachtung wurde mit zusätzlichen Experimenten näher abgeklärt.
Im Multirametklonierungsversuch zeigte sich eine unerwartet deutliche Effizienzzunahme punkto Rametbildung, begonnen bei Rametverbänden (6er-Gruppen) bis hin zu Einzelramets. Die Effizienzquotienten von Guerillastrategen lagen über den Werten von Phalanxpflanzen, Beschädigungen wurden also eher von Guerillastrategen mit regenerativem Wachstum beantwortet. Allerdings traten punkto Überleben der Module keine Unterschiede zwischen Guerilla- und Phalanxtyp auf, die Rametgruppen von beiden Typen überleb-

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

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

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

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

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

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

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

Die Selbständigkeit der Ramets wurde im Pflanzdichteversuch untermauert, weil keine der Populationen so hohe Dichten erreichte, dass Konkurren-

zerscheinungen eine Rolle gespielt hätten, und trotzdem keine signifikanten Unterschiede zwischen den Populationsdichten gefunden werden konnten. Entweder waren die mikroklimatischen Bedingungen als Folge der Curlexbedekkung bereits gut genug und nicht mehr verbesserungsfähig durch eine veränderte Populationsdichte, oder die Ausbildung eines günstigen Mikroklimas wurde möglicherweise eher von einem Individuum erreicht als von einer ganzen Population. Dahingehend wäre auch die lückige Struktur der dichteren Population von *Campanula cochleariifolia* zu verstehen.
Der Düngerversuch im Gewächshaus zeigte klar, dass zu hohe Nährstoffgaben von Alpenpflanzen nicht ertragen werden. Auch mittlere Düngung konnten bloss zwei der vier Arten estimieren. Dieses Resultat erstaunt nicht, da die Kontrollen in der ohnehin leicht gedüngten Gartenerde, unter konkurrenzfreien Bedingungen und bei regelmässiger Bewässerung angesetzt waren. Anders im Feldversuch, wo vier der sechs Arten nach der Düngung einen markanten Zuwachs produzierten. Anhand der ausgegrabenen Module konnten die erfolgten viel grösseren als im SRC-Versuch gebildeten Reserven kontrolliert werden. Diese Beobachtungen unterstützen die beim Direktklonierungsexperiment geäusserte Vermutung, es seien für das Überleben im Feld genügend Reserven für den Winter anzulegen. Ähnliches Verhalten konstatierten CARLSSON und CALLAGHAN (1990) im dreijährigen Feldversuch bei *Carex bigelowii,* allerdings nach wiederholter Düngung. Auch bei *Carex arenaria* bewirkte zweimalige Düngung anfangs einer Saison stark erhöhten Rametzuwachs und höhere Rametsterberaten (NOBLE et al. 1979).
Hohe und wiederholte Düngergaben scheinen meistens einen Biomassezuwachs nach sich zu ziehen. Der Zuwachs im bloss einjährigen Dünger-Feldexperiment lassen allein jedoch noch nicht auf die Nachhaltigkeit des Erfolges schliessen, denn Pflanzen von natürlicherweise nährstoffarmen Standorten scheinen befähigt zu sein, das vorhandene knappe Angebot effizienter für ihr Wachstum zu nutzen (CANHAM und MARKS 1985, CHAPIN et al. 1987). Die ober- wie unterirdische Biomassezunahme könnte sich als eine kurzfristige Überausgabung der Pflanzen herausstellen, wie sie in den Arbeiten von KÖRNER (1984) nach der einmal jährlichen Düngung verschiedener alpiner Zwergsträucher auftrat. In diesen Versuchen folgten dem anfänglich zunehmenden regenerativen Wachstum mittelfristig Biomasseverluste. In einer Pflanzengemeinschaft wirken immer mehrere Faktoren limitierend auf das Wachstum der verschiedenen Arten (CHAPIN und SHAVER 1985). Im hier präsentierten Versuch handelte es sich zwar nicht um eine intakte Pflanzengesellschaft, es ist jedoch anzunehmen, dass die Überkompensationen wegen

des Verzichts auf Nachdüngungen mit der Zeit wieder abnehmen, wenn nicht sogar Schäden, wie sie KÖRNER beschrieb, eintreten sollten.
Der verfügbare Wurzelraum ist, wenn die Bedeutung des ober-/unterirdischen Biomasseverhältnisses zutrifft, ein wichtiger Parameter. Eine grosse Bodentiefe wurde mit den Rootrainerkammern bereits verwirklicht, ob dabei dem lateralen Wachstum verschiedener Guerillapflanzen Genüge getan war, folgte auch aus dem Experiment nicht signifikant. Aus Gewächshausbeobachtungen kann auf die eher nebensächliche Bedeutung des Wurzelraumes nach Beschädigung geschlossen werden. Wichtiger dürfte der Wurzelraum sein, wenn keine Beschädigung stattgefunden hatte und einjährige Pflanzen verwendet wurden wie beispielsweise in den Versuchen von HARPER und OGDEN (1970) mit *Senecio vulgaris*.
Der Einfluss der Temperatur auf das regenerative Verhalten der untersuchten Pflanzen erwies sich als beträchtlich. Im Feld wirkte die Temperatur indirekt limitierend, indem die Vegetationsdauer sehr eingeschränkt war (KÖRNER und LARCHER 1988) und kleine, schwach bewurzelte Module, wie solche von *Erigeron uniflorus,* durch Frosthebung ausfielen. Damit wird die Meinung vieler Autoren geteilt, dass grosse Temperaturschwankungen zu den wichtigsten ökosystemspezifischen Faktoren oberhalb der Waldgrenze zählen (BILLINGS und MOONEY 1968, BLISS 1971, LANDOLT 1983, 1984, URBANSKA und SCHÜTZ 1986), und zwar nicht allein als direkt lebensbedrohendes Ereignis, sondern auch als heilungshemmender Einfluss nach einer Beschädigung.
Als Begleiteffekt fielen die veränderten Strahlungsverhältnisse zwischen Feld- und Gewächshausstandorten auf. Sie wirkten als begrenzender Faktor für eine erfolgreiche Regeneration im Feld, wo starke Vergeilung während der Akklimatisationsphase in der subalpinen Stufe nicht mehr rückgängig gemacht werden konnte und die aufgeschossenen Triebe, z.B. von *Arabis alpina,* unter der Curlexbedeckung abbrachen. Ob eine längere Akklimatisationsdauer diesen Mangel wettmachen könnte, muss erst noch abgeklärt werden.
Es ist also festzuhalten, dass tiefe Temperaturen eine dämpfende Wirkung auf das regenerative Wachstum von Alpenpflanzen ausüben, dass ferner der Wurzelraum von zweitrangiger Bedeutung für das Regenerationsverhalten gewesen sein könnte, und dass zusätzliche Nährstoffe nicht unbedingt genutzt werden. Diese Aussagen sollten durch weitere langfristige Beobachtungen überprüft werden.

Die zeitlichen Aspekte des regenerativen Verhaltens spiegelten sich in sei-

nem Verlauf, im Zeitpunkt der Klonierung bzw. der Einpflanzung und in der Dauer der Beobachtung der untersuchten Arten.
Die Überlebenskurven wurden ähnlich der von BELSKY (1986) vorgeschlagenen Einteilung gruppiert und gaben die Konstitution und das regenerative Verhalten gut wieder. Weder eine hohe Überlebensfähigkeit allein, repräsentiert durch die Modulkurve, (wie z.B. bei *Hieracium alpinum*), noch ein grosses vegetatives Wachstumsvermögen, verkörpert durch die Rametkurve, (wie z.B. bei *Arabis alpina*), boten jedoch Gewähr für eine erfolgreiche Entwicklung nach der Beschädigung. Es hatten immer beide Kurven einem Maximum zuzustreben. Der Verlauf der Überlebenskurven liess eine Gruppe von Pflanzen erkennen, die einen Klonierungsschock erlitten hatten. Ihr Wachstum war für eine gewisse Zeitspanne unterbrochen, während der offenbar bloss eine Wundverheilung vollzogen und möglicherweise eine Stoffumverteilung in der Pflanze eingeleitet wurde. In Anbetracht der Verlangsamung von Wachstumsprozessen in kalten Gebieten (KÖRNER und LARCHER 1988) fragt sich, wie und ob ein im Gewächshaus beobachteter Klonierungsschock in natürlichen Verhältnissen überwunden würde.
Die Einteilung in die verschiedenen Gruppen (s. Kap. 3.1.1. und 3.2.1.) bestätigte sich im Vergleich zwischen Gewächshaus- und Feldversuchen. 10 der 18 untersuchten Taxa erhielten eine übereinstimmende Klassierung und deckten sich mit der früheren Gruppierung von TSCHURR (1987, 1988). Für diese Pflanzen kann deshalb angenommen werden, dass das Wachstumsverhalten richtig erfasst wurde. Auch die Unterscheidung zwischen Guerilla- und Phalanxpflanzen entsprach dem gewonnenen Bild. Im Gewächshaus verhielten sich alle Guerillapflanzen gemäss der Gruppe "a" mit grossem Rametzuwachs, die Phalanxpflanzen teilten sich in die Gruppen "b" und "c". Im Feld konnten die meisten Abweichungen gegenüber dem erwarteten Verhalten anhand verschiedener Faktoren erklärt werden, z.B. durch veränderte Licht- oder Bodenverhältnisse. Weshalb die Silikatpopulation von *Helictorichon versicolor* im Gewächshaus weniger Rametwachstum zeigte als im Feld, ist unklar. Für Gräser wurden sonst generell sehr hohe Zuwachsraten im Gewächshaus vermeldet (URBANSKA et al. 1987), die sich auch im Feldversuch bestätigten (GASSER 1989). WILHALM (1990) teilte die von ihm untersuchten alpinen Gräser ebenfalls nach dem regenerativen Wachstum in drei, allerdings anders definierte, Gruppen ein.
Der Zeitpunkt von Klonierung und Einpflanzung im Verlauf der Saison ist entscheidend für das Regenerationsverhalten von Alpenpflanzen. Für den Erfolg der Klonierung im Frühjahr sind zwei mögliche Erklärungen anzuführen.

1. Die Pflanzen sind so stark auf den bevorstehenden Wachstumsschub optimiert, dass die Beschädigung energetisch eine zweitrangige Rolle spielt; 2. Gerade im Frühjahr treten in natürlichen Verhältnissen die meisten Beschädigungen auf, durch Schmelzwasser verursachte Geländerutschungen zum Beispiel; sie sind deshalb im Verhalten der Pflanzen mit eingeplant. Im Frühsommer wurde eine Klonierung oft am schlechtesten ertragen, weil die Pflanzen ihren Metabolismus für die Fortpflanzung durch Samen einsetzten, während der mittlere Erfolg im Herbst mit der bereits einsetzenden Einwinterung und dem Rückzug der Reserven begründet werden kann. Die Bedeutung des Zeitpunktes der Anpflanzung lässt sich ähnlich erforschen unter Berücksichtigung der kurzen Vegetationsdauer über der Waldgrenze. Die Pflanzen sind dort vermutlich gezwungen, Reaktionen auf drastische Veränderungen über mehrere Jahre zu etappieren. Die jährliche Abnahme der Unterschiede im Versuch mit verschiedenen Rametgrössenklassen könnte in diesem Kontext als Hinweis dafür gelten, dass die Grössenklassen nur alters- bzw. entwicklungsbedingter Natur gewesen waren. Der Düngerversuch im Feld wirft ebenfalls die Frage nach dem optimalen Zeitpunkt einer eventuellen Düngung auf (vgl. BROWN et al. 1978, RABOTNOV 1978).
Die Versuchsdauer von sechs bis acht Wochen im Gewächshaus bzw. von drei Jahren im Feld war für verschiedene Reaktionen der Pflanzen zu kurz bemessen. Ähnlich wie Überkompensationen nach Herbivorie erst bewertet werden können, wenn bekannt ist, in welchem Bereich der Herbivor-Optimierungskurve (MCNAUGHTON 1983) eine Pflanze geantwortet hat, ist im Gewächshausversuch mit der gewählten Versuchsdauer vermutlich nur ein Ausschnitt des Reaktionsverlaufs erfasst worden. So sind auch die abweichenden SRC-Daten von GASSER (1989) zu erklären, der zum Teil dieselben Arten während bloss drei bis vier Wochen beobachtete. Einerseits dürften Regenerationsprozesse durch die höheren Temperaturen im Gewächshaus rascher und verstärkt ablaufen als unter natürlichen Bedingungen und so überbewertet werden in der Anfangsphase. Andererseits wurde das regenerative Wachstum von Pflanzen, die einen Klonierungsschock erlitten hatten, nicht erfasst. Im Feld dürften sich ebenfalls Verhaltenstendenzen, z.B. im Direktklonierungsversuch, besser herausschälen nach einer längeren Beobachtungsperiode.

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

verhalten nicht taxonomisch geprägt war oder wenn, dass es von ökologischen Faktoren überlagert wurde. Dieser Eindruck deckt sich mit den Beobachtungen von HASLER (1988), der die Familie der *Leguminosae* näher untersuchte. Die Variabilität der hier untersuchten Arten äusserte sich einerseits in grossen Schwankungen zwischen den einzelnen Versuchsjahren, andererseits in einer enormen phänotypischen Plastizität, die als Puffermechanismus gegenüber kleinstandörtlich variierenden Umgebungsbedingungen interpretiert werden kann. Die grösste phänotypische Plastizität im Regenerationsverhalten nach SRC bewiesen *Arabis alpina* und *Senecio carniolicus*. Umgekehrt zeigte sich im Vergleich zwischen Gewächshaus- und Klimakammerbehandlung, dass verschiedenartige Umgebungsbedingungen nicht zwangsläufig unterschiedliches Verhalten hervorzurufen brauchen: Die auftretenden Unterschiede konnten im SRC-Versuch statistisch nicht abgesichert werden.
Die Schwankungen von Diversität und Variabilität wurden nicht ermittelt. Es kann aber angenommen werden, dass die Variabilität im Vergleich zur Diversität stärker variierte als bei HUNT (1984), der Streuungen auf vier biologischen Organisationsstufen untersuchte. Vermutlich sind die extremen Wachstumsbedingungen in der alpinen Stufe für die höheren Variabilitäten verantwortlich.

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

nach Wachstumsbedingungen unter anderem für regeneratives Wachstum oder als Beitrag zur Fortpflanzungskapazität oberirdischer Teile eingesetzt werden können. Die Tiefe der Wurzelstücke im Boden kann eine limitierende Rolle für die Ausnutzung des Regenerationspotentials darstellen, wie HARRIS und DAVY (1986) an *Elymus farctus* beobachteten. Die Feststellung, dass die unterirdischen Organe einen beträchtlichen Anteil zum Regenerationserfolg einer Pflanze beitragen, verträgt sich gut mit jener, dass das Verhältnis von ober- zu unterirdischer Biomasse entscheidend sei.
Mit Umschaltungen im Metabolismus kann die Nutzung des Regenerationspotentials von der Individuum- auf die Populationsstufe transponiert werden. Eine bekannte Umschaltung fand sowohl im Gewächshaus- wie im Feld-SRC-Versuch statt: Jene von vegetativem Wachstum zur Blütenbildung. Die beiden stärksten Blüher im Gewächshaus setzten ihr Regenerationspotential verschieden ein. *Campanula cochleariifolia* legte nach einer Phase starken regenerativen Wachstums eine einmonatige Phase der Blütenbildung bei allen Individuen ein. Das Ziel dieser "Alles-oder-nichts"-Strategie weist sowohl eine örtliche wie auch eine zeitliche Komponente auf, da einerseits das Überleben der Individuen im Vordergrund stand, andererseits der Populationsumsatz. Bei *Myosotis alpestris* ging die Blühphase während längerer Zeit mit langsamem regenerativem Wachstum einher. Mit dieser Strategie wurde offenbar eine gleichzeitige Optimierung beider Prozesse angestrebt, etwa im Sinne einer "Vollkaskoversicherung". Ob in diesem Fall tatsächlich Umschaltungen stattgefunden hatten, ist unklar. Zur Absicherung dieser spekulativen Erklärungen und um allfällige weitere Strategien erkennen zu können, sind unbedingt zusätzliche Informationen erforderlich, etwa über die Menge und Fertilität der gebildeten Samen und ihre Keimfähigkeit. Immerhin gab die Blütenbildung im Feldversuch Anhaltspunkte über die Konstitution und den Etablierungsgrad einer Population. Zahlreiche Blüten bereits im ersten Jahr nach der Klonierung und regelmässiges Blühen in den Folgejahren (*Campanula cochleariifolia, Hieracium alpinum, Myosotis alpestris, Ranunculus grenierianus, R. montanus*) können als Zeichen einer guten Fitness gewertet werden. Dagegen dürfte nur einmaliges Blühen (*Arabis alpina*) oder anfänglich ausgeprägte und danach kontinuierlich abnehmende Blütenbildung (*Helictotrichon versicolor* von Karbonat) eher als "Notfallstrategie" der Pflanzen gedeutet werden, die oft kurz vor dem lokalen Verschwinden einer Population gewählt wird. Das Ausbleiben von Blüten in den drei Jahren Versuchsdauer lässt keine Schlüsse zu, weil die Blütenproduktion an extremen Standorten mitunter mehrere Jahre auf sich warten lassen kann. SCHÜTZ

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

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

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

Die im Laufe der Arbeit gewonnenen Ergebnisse weisen darauf hin, dass ei-

nem durch ökologische Faktoren dominierten Regenerationsverlauf ein möglicherweise genetisch dominiertes Regenerationspotential zugrunde liegt, das jedoch erst gewissen Alters- bzw. Entwicklungsstadien zur Verfügung steht. Der Einsatz des Potentials geschah unterschiedlich und beinhaltete Verknüpfungen zwischen Individuum- und Populationsstufe. Einerseits besteht eine strategische Wahlmöglichkeit zwischen vegetativem Wachstum und Blütenbildung. Andererseits wird eine, vermutlich je nach Art, zeitlich unterschiedliche Portionierung des Regenerationspotentials vorgenommen. Bei einem kurzfristigen Einsatz zeigte sich, dass nicht das Regenerationspotential aller einzelnen Individuen reduziert wurde, sondern die Zahl der regenerationsfähigen Individuen stark abnahm, die Überlebenden blieben jedoch unvermindert potent. Es wurde also das Regenerationspotential auf Populationsstufe gesteuert, im Gegensatz zur langfristigen Strategie, wo eine Einteilung von den einzelnen Individuen vorgenommen wurde.
Für eine optimale Regenerationsleistung dürften ober- und unterirdische Organe in vergleichbarem Masse ihre Beiträge erbringen.
Allgemein ist festzustellen, dass mit einer SRC-Behandlung das Regenerationspotential einer Pflanze selten ausgeschöpft ist, dass demzufolge aus diesen Rametzuwachsraten nicht auf die Grösse des Potentials geschlossen werden darf.

Zu den weiteren Faktoren, die die Regeneration auf Populationsstufe beeinflussten, zählen die künstlichen Versuchsbedingungen im Feld. Das galt insbesondere für die Textur der Skipistenböden, darüberhinaus wurden die Flächen vor der Bepflanzung von Vegetation befreit und den Modulen Gartenerde mitgeliefert. Verschiedene wichtige Parameter für das Populationswachstum mussten deshalb unberücksichtigt bleiben.
Eine begleitende Eigenschaft der Curlexdecke wurde bei der Kontrolle der Einwanderung untersucht: Die netzartige Holzstruktur diente als Diasporenfalle. Diese Eigenschaft war für die Vergrösserung der Populationen weitaus bedeutsamer als der Nachteil, dass sich etablierende Keimlinge weniger Licht erhielten. Die weitere Entwicklung der Diasporen bleibt noch ungewiss. Immerhin wies das jährlich wechselnde Artenspektrum der eingewanderten Diasporen auf stattfindende Sukzessionsprozesse hin. Die starke jährliche Abnahme der Anzahl Keimlinge nach Versuchsbeginn konnte mit mehreren Faktoren zusammenhängen. Wichtigster war wohl der parallel einhergehende Abbau der Curlexmatte, mit der einerseits ein vorher günstiges Mikroklima verlorenging und die andererseits nicht mehr als Diasporenfänger wirkte. Ein

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

ZUSAMMENFASSUNG

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

Die räumlichen Aspekte des Regenerationsverlaufs äusserten sich folgendermassen:

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

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