Zeitschrift: Berichte des Geobotanischen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel

Herausgeber: Geobotanisches Institut der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel

Band: 54 (1988)

Artikel: Zum Regenerationsverhalten einiger Alpenpflanzen : Regeneration in some alpine plants

Autor: Tschurr, Floris Reto

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-377742

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: 13.07.2025

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

Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich *54* (1988), 111-140

Zum Regenerationsverhalten einiger Alpenpflanzen

Regeneration in some alpine plants

von

Floris Reto TSCHURR

INHALT

1.	Einleitung	112
2.	Material und Methoden	113
2.1.	Herkunft der Pflanzen	113
2.2.	Einzel-Ramet-Klonierung	114
3.	Resultate	119
3.1.	Gewächshausversuche	119
3.1.1.	Verhaltenstendenzen der Serie 1	119
3.1.2.	Verhaltenstendenzen der Serie 2	125
3.1.3.	Vergleich der Verhaltenstendenzen beider Klonierungsserien	130
3.2.	Feldversuche	131
4.	Diskussion	133
	Zusammenfassung - Summary	138
	Literaturverzeichnis	139

1. EINLEITUNG

Regeneration bei höheren Pflanzen wird in der Literatur durch recht unterschiedliche Konzepte vertreten. Beispielsweise versteht GRUBB (1977) Regeneration als Ersatz einer erwachsenen Pflanze durch eine neue erwachsene Pflanze. Er führt die Regenerationsnische ein, ein bislang ignorierter Teil im Nischenkonzept der Selektionstheorie, die bekanntlich auf der Nahrungsgrundlage von Populationen basiert. Die Regenerationsnische ist eine Lücke ("gap"), die beim Absterben einer Pflanze in der Population entsteht.
Nicht als demographischen, sondern als reinen Fortpflanzungsprozess deutet GRIME (1979) Regeneration. Er behandelt sie synonym mit Fortpflanzung.
In der Definition von URBANSKA (1986a) wird Regeneration als Erneuerung beschrieben. Darin enthalten ist ein eigentlicher Heilungs- und Erholungsprozess, also die Bildung neuer Organe nach einer Beschädigung. Der Unterschied im Konzept von URBANSKA liegt in der Zeitkomponente: Erneuerung findet innerhalb eines Individuenlebens statt, nicht allein zwischen Generationen einer Population und damit nur durch den Ersatz ganzer Individuen. Aus diesem Grunde ist Regeneration wichtig für das Überleben eines Genotyps.
Unsere Arbeit befasst sich mit dem bisher wenig erforschten Regenerationsverhalten ausgewählter Alpenpflanzen. Regeneration wurde im Sinne von URBANSKA (1986a) verstanden. In unseren Versuchen simulierten wir die Beschädigung durch die extreme Form der Einzel-Ramet-Klonierung.
Ziele unserer Untersuchungen waren:

- Regenerationstypen gruppieren zu können, falls verschiedene auftreten. Kriterien für eine solche Einteilung zu formulieren
- die Artspezifität von Regenerationsverhalten zu überprüfen
- die Verwendbarkeit einiger einheimischer Taxa für die biologische Erosionsbekämpfung oberhalb der Waldgrenze abzuschätzen.

Schwerpunkte in der Untersuchung des Regenerationsverhaltens nach der Klonierung bildeten die **Überlebensraten**, das **Wachstum** und die **Blütenbildung**.
In der vorliegenden Publikation sind unsere ersten Ergebnisse dargestellt.

Verdankungen
Ganz herzlicher Dank gebührt Frau Prof. Dr. K. Urbanska für die Betreuung des Projektes sowie T. Fotsch, M. Hofbauer, K. Rentsch und E. Schäffer für die Mitarbeit im Feld. Der Tricon AG, Schweizer Generalvertreterin von American Excelsior, danken wir für die zur Verfügung gestellten CURLEX-Decken.

2. MATERIAL UND METHODEN

2.1. HERKUNFT DER PFLANZEN

Ende August und im September 1986 wurden Klonteile der ausgewählten Taxa ausgegraben. Sämtliche Pflanzen entstammen entweder Silikat- oder Karbonatstandorten (Tab. 1).
Die gesammelten Pflanzen wurden in Clavadel (1660 m ü.M.) maximal drei Tage im Schatten zwischengelagert, dann nach Zürich (460 m ü.M.) gebracht, eingetopft und bis zur Klonierung im Gewächshaus belassen.

Tab. 1. Herkunft des Materials - *Origin of the material*

*)1 Ca = Karbonat, Ai = Silikat
*)2 in m
*)3 Landeskarte der Schweiz, 1:25000

Taxon	Fundort(e)	Substrat *)1	Höhe ü.M. *)2	Exposition	Koordinaten *)3
Achillea atrata	Schiahorn	Ca	2450	SE	780.800/187.650
	Ducantal	Ca	2100	E	784.520/175.550
Agrostis alpina	Strelagrat	Ca	2460	ESE	779.625/187.190
Arabis alpina	Ducantal	Ca	2100	E	784.520/175.550
Campanula cochleariifolia	Schiahorn	Ca	2580	SE	780.600/187.725
	Ducantal	Ca	2300	SE	783.320/174.280
Ranunculus montanus	Schiahorn	Ca	2440	SE	780.775/187.600
Hieracium alpinum	Jakobshorn	Si	2620	WSW	784.325/182.630
	Wannengrat	Si	2440	N	778.500/185.825
Ranunculus grenierianus	Latschüel	Si	2420	SE	779.075/186.450
Senecio carniolicus	Wannengrat	Si	2460	NNE	778.725/185.840
Veronica bellidioides	Wannengrat	Si	2460	NNW	778.530/185.825
Carex sempervirens	Gotschnagrat	Ca	2280	ENE	783.625/192.500
	Jakobshorn	Si	2620	WSW	784.325/182.630
Erigeron uniflorus	Strela	Ca	2440	SE	779.750/187.120
	Chörbshorn-Gipfel	Si	2640	o	777.775/184.800
Helictotrichon versicolor	Strela	Ca	2440	SE	779.500/187.150
	Latschüel	Si	2420	SE	778.900/186.450
Linaria alpina	Ducantal	Ca	2280	ESE	783.400/174.225
	Latschüel	Si	2460	SE	779.020/186.500
Myosotis alpestris	Schiahorn	Ca	2440	SE	780.775/187.600
	Wannengrat	Si	2440	NW	778.575/185.850

2.2. EINZEL-RAMET-KLONIERUNGEN UND VERSUCHSVERLAUF

Als Einzel-Ramet-Klonierung ("single ramet cloning") bezeichnen wir hier das Abtrennen von einzelnen Ramets eines Klons oder Klonteils. Je nach Wuchsform der Pflanzen geschieht das durch Auseinandernehmen der Ramets von Hand oder durch spezielle Schnittechniken.
Die einzelnen Ramets bzw. Triebe wurden in ROOTRAINERS (Spencer-Lemai-

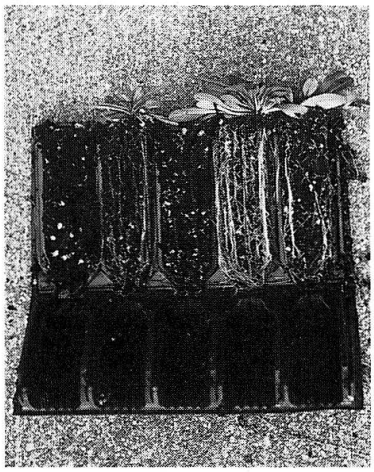


Fig. 1. Einzelnes ROOTRAINER-Element - *A single ROOTRAINER segment*

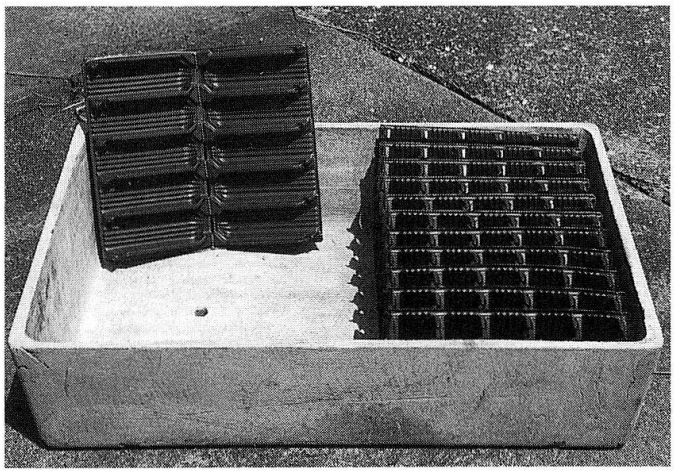


Fig. 2. Schale mit ROOTRAINER Elementen - *Box with the ROOTRAINER segments*

Fig. 3. Flächen am Jakobshorn (Silikat) - *Plots at Jakobshorn (silicate)*

Fig. 4. Flächen auf dem Strela (Karbonat) - *Plots at Strela (carbonate)*

re, Edmonton, Canada) gepflanzt, wobei immer alle Ramets Verwendung fanden, bewurzelte wie unbewurzelte (Fig. 1, 2).
Die Kammern der ROOTRAINERS wurden mit einer einheitlichen Erdemischung gefüllt: 8 Teile handelsübliche Blumentopferde, 2 Teile PERLIT, 1 Teil Sand.
Bei Pflanzen von Karbonat erhielt die Erdoberfläche vor dem Einpflanzen eine dünne Schicht Magnesiumkalk 95% (mindestens 52% $CaCO_3$, 43% $MgCO_3$) aufgepudert. Die erste Klonierung wurde am 14.10.86 durchgeführt. Danach untersuchten wir die Versuchsserien während sechs Wochen. Entstehende Blütenanlagen wurden abgeschnitten, um die Nährstoffe der Pflanzen zugunsten des klonalen Wachstums umzuleiten. Der Versuch fand im Gewächshaus statt bei natürlichen Tag-Nacht-Lichtbedingungen.
Im Mai 87 verlegten wir den grösseren Teil der Pflanzen in den Garten neben dem Gewächshaus. Dort erhielten sie weder eine Abdeckung noch Pflege. Wassergiessen erübrigte sich wegen der anhaltenden starken Regenfälle. Die Temperaturen waren im Jahresvergleich zu niedrig. Der Rest der Pflanzen, nämlich die besonders stark entwickelten der ersten Klonierungsserie, wurde am 8.5.87 einer zweiten Klonierung unterzogen. Nach der Beobachtungsdauer von abermals sechs Wochen gelangten auch diese Pflanzen in den Garten.
Am 27. Juni 87 brachten wir das Untersuchungsmaterial nach Clavadel (1660 m ü.M.) zur Akklimatisation. Dort wurde es gelegentlich gegossen, sonst aber nicht weiter gepflegt und auch keine Untersuchungen mehr durchgeführt.
Drei Wochen später, am 21./22. Juli 87 setzten wir die Pflanzen von Silikat am Jakobshorn (2400 m ü. M.), die Pflanzen von Karbonat auf dem Strela (2420 m ü. M.) in den Skipistenplanierungen ein (Fig. 3, 4).
In den Feldversuchen wurden insgesamt 900 Module von 11 Arten verwendet (Tab. 2).
Die Anordnung der Pflanzen in den Versuchsflächen erfolgte nach einem für jedes Taxon gleichartigen Muster (Fig. 5a). Dieses Grundmuster entspricht einer Dichte von 30 Modulen pro m^2. Mit Taxa, von denen überzählige Module vorhanden waren, bepflanzten wir zusätzliche Rechtecke. Die Dichte dieser Flächen betrug 120 Module pro m^2 (Fig. 5b). Der Vergleich beider Pflanzenmuster mit unterschiedlicher Dichte erleichtert das Abschätzen von eventuellen Nachbarschaftseinflüssen, da ja in diesen Versuchen nur das Regenerationsverhalten nach der Klonierung untersucht werden sollte.
Die Module wurden mitsamt der Erde ihrer ROOTRAINER-Kammern in gehackte oder gemeisselte Vertiefungen gepflanzt. Nach der Pflanzung begossen wir die Flächen mit Wasser und bedeckten alles mit biologisch abbaubaren CURLEX-Netzen.

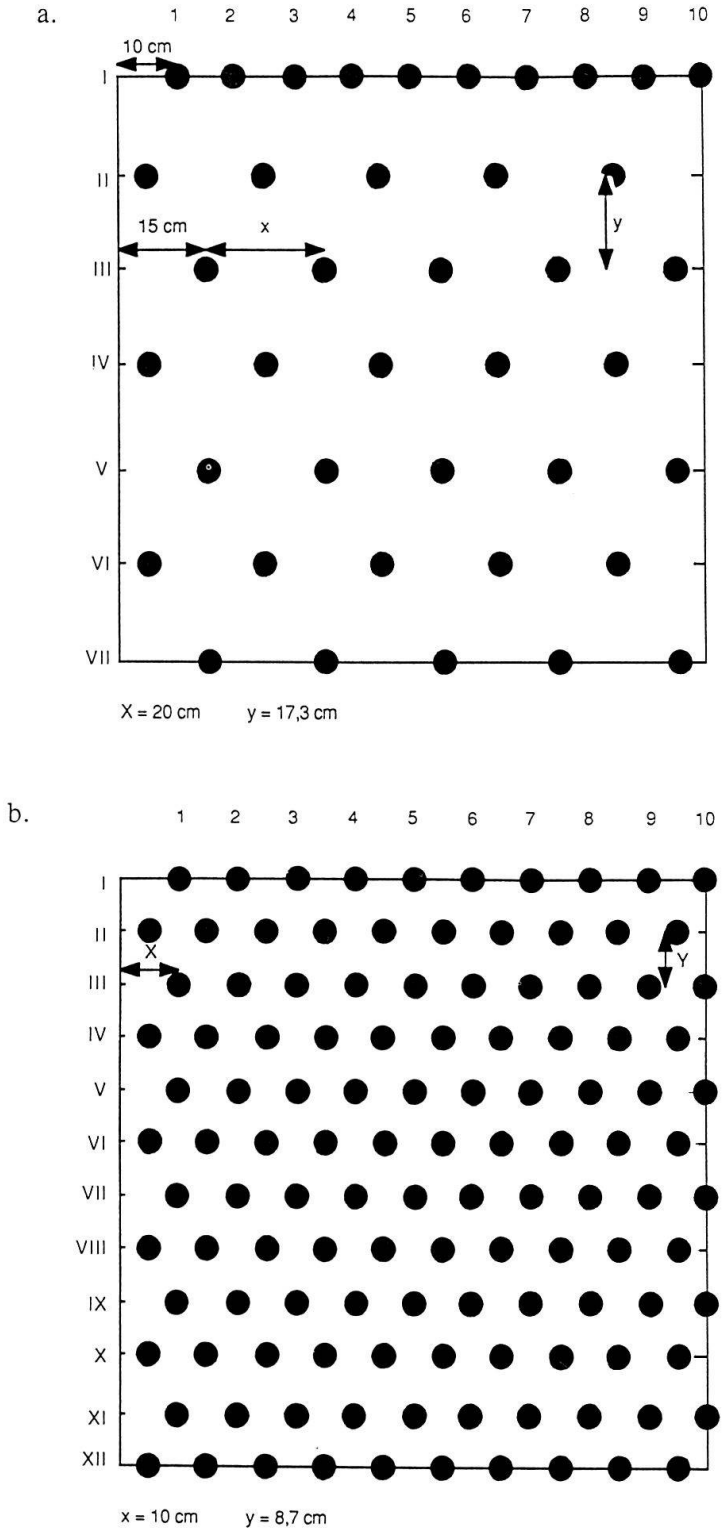


Fig. 5. a. Flächeneinheit mit 40 Modulen (30/m^2) - *Plot with 40 modules*
b. Flächeneinheit mit 120 Modulen (120/m^2) - *Plot with 120 modules*

Tab. 2. Material der Feldversuche - *Material used in field trials*

Taxa auf Karbonat	Anzahl Module
Achillea atrata	100
Agrostis alpina	40
Arabis alpina	100
Campanula cochleariifolia	100
Carex sempervirens	40
Erigeron uniflorus	40
Helictotrichon versicolor	100
Myosotis alpestris	40
Ranunculus montanus	40
Total Module	500

Taxa auf Silikat	Anzahl Module
Carex sempervirens	40
Erigeron uniflorus	40
Helictotrichon versicolor	40
Hieracium alpinum	45
Myosotis alpestris	35
Ranunculus grenierianus	100
Senecio carniolicus	100
Total Module	400

3. RESULTATE

3.1. GEWÄCHSHAUSVERSUCHE

Im Gewächshaus wurden die Überlebensraten der einzelklonierten Ausgangsmodule und die Anzahl der von ihnen gebildeten neuen Ramets aufgezeichnet.
Die *Ranunculaceaea* lieferten in beiden Serien keine gesicherten Daten, gleiches gilt für *Helictotrichon versicolor* der ersten Serie.

3.1.1. Verhaltenstendenzen der Serie 1

Die Pflanzen können bezüglich Überlebensrate sowie Rametzuwachs und -verlusten ("cummulative gains and losses") in vier Gruppen gegliedert werden:

1a Gruppe mit starker Rametzunahme

1b Gruppe mit schwacher Rametzunahme

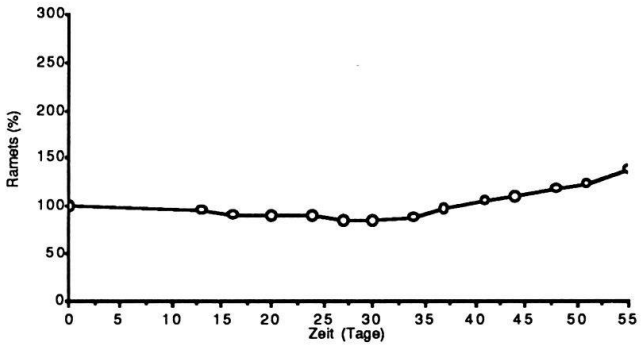
1c Gruppe, deren Rametanzahl konstant blieb

1d Gruppe mit abnehmender Rametzahl

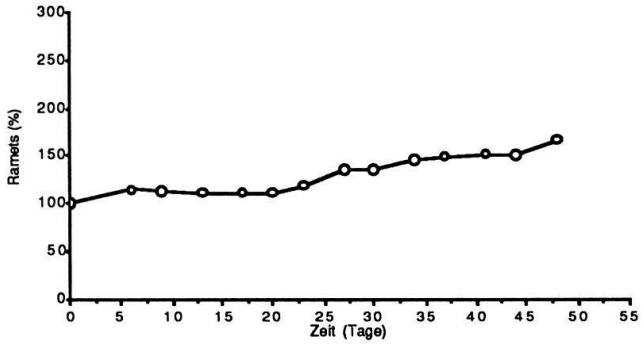
1a. Die Gruppe der Pflanzen mit starker Rametzunahme umfasst folgende Arten:
Achillea atrata (Fig. 6a)
Arabis alpina (Fig. 6b)
Campanula cochleariifolia (Fig. 6c)
Senecio carniolicus (Fig. 6d)

Diese Pflanzen verzeichneten die grössten klonalen Wachstumsraten, zwischen 30% (*Senecio carniolicus*) und 113% (*Campanula cochleariifolia*). Während die Sterberate für die Pflanzen von Karbonat mindestens 13% (*Campanula cochleariifolia*) betrug und zu den hohen zählt, machte sie für *Senecio carniolicus* nur 6% aus. Bei der letztgenannten Art schlug sich das klonale Wachstum zu 94% in Form neuer Ramets nieder. Die Zugehörigkeit zu dieser Gruppe wurde abgesichert durch Daten der Frühjahresbeobachtung, die für alle vier Arten noch höhere Zunahmen zeigte. Die Erholung vom Klonierungseingriff war vortreff-

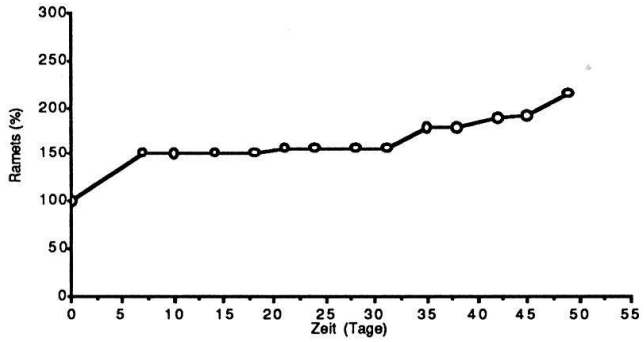
a.



b.



c.



d.

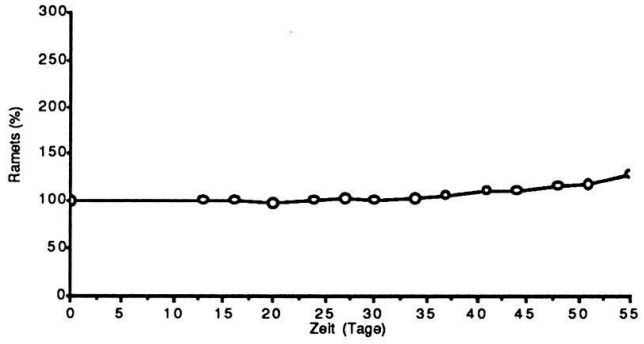
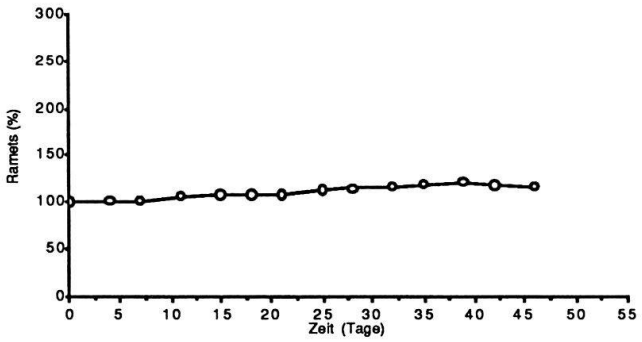


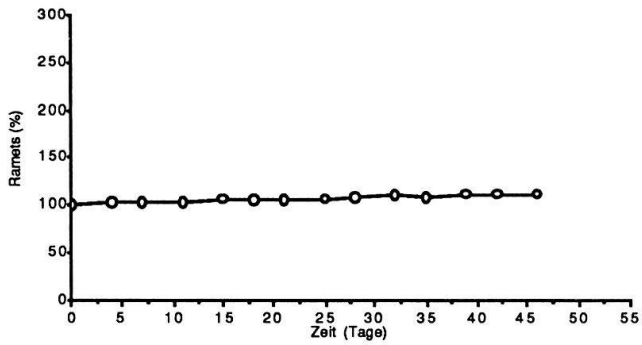
Fig. 6. Rametzuwachs und -verluste in Serie 1 - *Cumulative gains and losses in serie 1*

a *Achillea atrata*
b *Arabis alpina*
c *Campanula cochleariifolia*
d *Senecio carniolicus*

a.



b.



c.

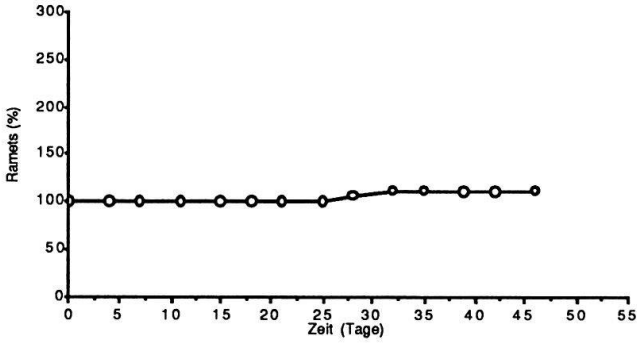


Fig. 7. Rametzuwachs und -verluste in Serie 1 - *Cumulative gains and losses in serie 1:*

a *Agrostis alpina*
b *Erigeron uniflorus* (Karbonat)
c *Hieracium alpinum*

lich in Gruppe 1a; dieser Aspekt der Regeneration trat somit ausgeprägt in Erscheinung.

1b. Die Gruppe mit schwacher Rametzunahme setzt sich zusammen aus:
Agrostis alpina (Fig. 7a)
Erigeron uniflorus (Karbonat, Fig. 7b)
Hieracium alpinum (Fig. 7c)
Eine geringe Zunahme der Rametzahl zwischen 11% (*Hieracium alpinum*) und 16% (*Agrostis alpina*) zeichnet diese Gruppe aus. Die längerfristige Kontrolle bestätigte das Verhalten für *Erigeron uniflorus* von Karbonat und *Hieracium alpinum*. *Agrostis alpina* hingegen müsste über diesen Zeitraum betrachtet der Gruppe Ia zugerechnet werden. Die Pflanzen der Gruppe 1b wiesen zusammen mit *Senecio carniolicus* die niedrigsten Sterberaten auf, sie erholten sich noch besser von der künstlichen Fragmentation als die Pflanzen der vorhergehenden Gruppe. *Ranunculus montanus* wäre im nachhinein ebenfalls in diese Gruppe einzuordnen.

1c. Zur Gruppe, deren Rametzahl konstant blieb, gehören:
Carex sempervirens (Karbonat, Fig. 8a)
Erigeron uniflorus (Silikat, Fig. 8b)
Myosotis alpestris (Karbonat, Fig. 8c)
Myosotis alpestris (Silikat, Fig. 8d)
Nach sieben Wochen wiesen die Pflanzen dieser Gruppe ähnlich viele Ramets auf wie bei Versuchsbeginn. Die maximale Streuung hielt sich dabei zwischen 11% und 18%. Darunter wird die grösste protokollierte Zuwachs- oder Sterberate verstanden.
Eine Verlängerung der Zähldauer bestätigt die Einteilung für *Carex sempervirens* von Karbonat und *Erigeron uniflorus* von Silikat. *Myosotis alpestris* von Karbonat und Silikat tendierten längerfristig zur Gruppe 1a mit starker Rametzunahme.
Zur Gruppe 1c ist nach Berücksichtigung der Frühjahreszählung auch *Ranunculus grenierianus* zu zählen.

1d. Der Gruppe mit Rametabnahme können zugeteilt werden:
Carex sempervirens (Silikat, Fig. 9a)
Linaria alpina (Karbonat, Fig. 9b)
Linaria alpina (Silikat, Fig. 9c)
Veronica bellidioides (Fig. 9d)

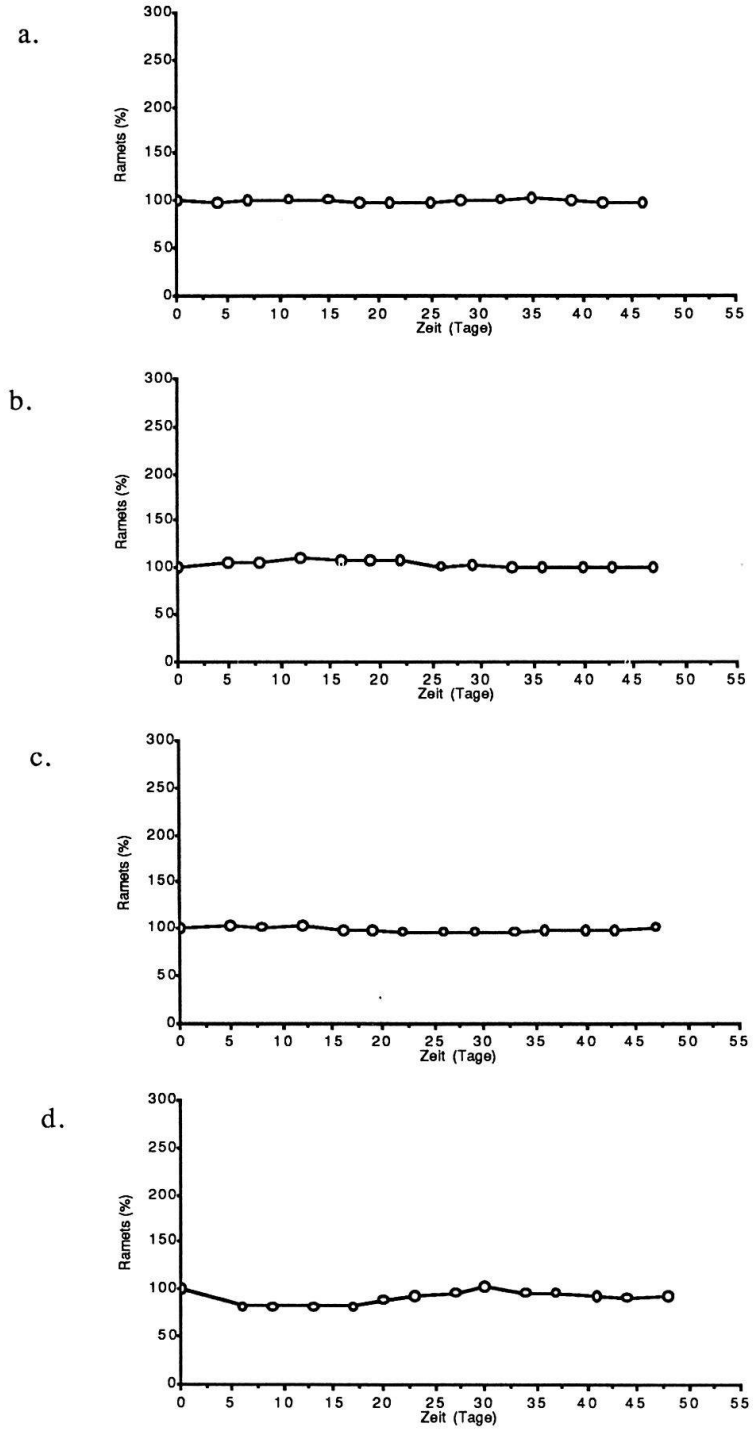


Fig. 8. Rametzuwachs und -verluste in Serie 1 - *Cumulative gains and losses in serie 1*

a *Carex sempervirens* (Karbonat)
b *Erigeron uniflorus* (Silikat)
c *Myosotis alpestris* (Karbonat)
d *Myosotis alpestris* (Silikat)

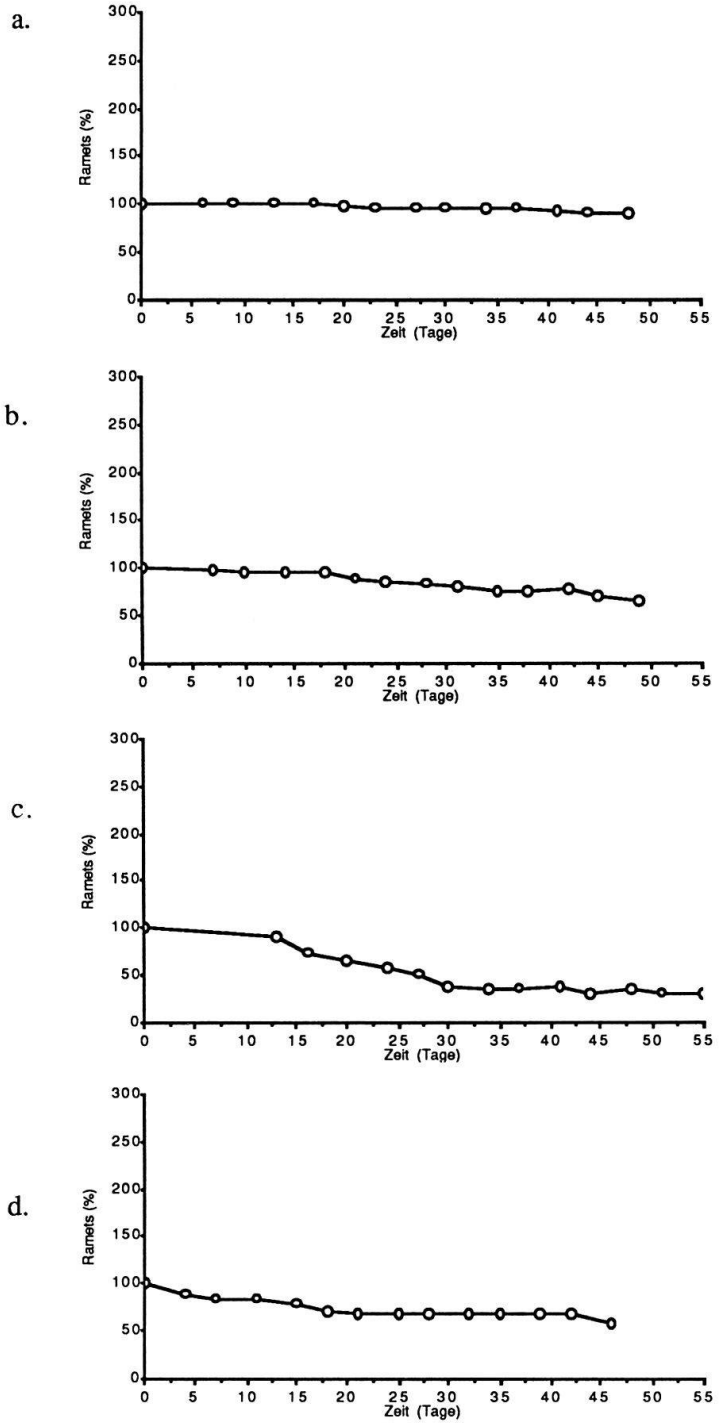


Fig. 9. Rametzuwachs und -verluste in Serie 1 - *Cumulative gains and losses in serie 1*

a *Carex sempervirens* (Silikat)
b *Linaria alpina* (Karbonat)
c *Linaria alpina* (Silikat)
d *Veronica bellidioides*

Erwartungsgemäss vereinigen sich in dieser Gruppe jene Pflanzen mit den höchsten Sterberaten. Der Zuwachs machte im besten Falle 15% (*Linaria alpina* von Silikat) aus, neben dem aber eine 76%-ige Sterblichkeit einherging. Die Regeneration war schlecht oder fand gar nicht statt.

3.1.2. Verhaltenstendenzen der Serie 2

Für die zweite Klonierungsserie (4.5. - 26.6.87) wurden nur Pflanzen mit starkem klonalem Wachstum oder hoher Widerstandskraft untersucht. *Helictotrichon versicolor* ergänzte die Auswahl, weil darüber noch keine Daten vorhanden waren.
Die Pflanzen der zweiten Klonierungsserie lassen sich bezüglich Überlebensrate und klonaler Wachstumsintensität drei Gruppen zuordnen:
2a Gruppe mit stark zunehmender Rametzahl
2b Gruppe mit gleichbleibender Rametzahl
2c Gruppe mit abnehmender Rametzahl

2a. Die Gruppe mit stark zunehmender Rametzahl besteht aus:
Achillea atrata (Fig. 10a)
Arabis alpina (Fig. 10b)
Campanula cochleariifolia (Fig. 10c)
Myosotis alpestris (Silikat, Fig. 10d)
In dieser Gruppe finden sich die niedrigsten Sterberaten, es gehören die am besten regenerierenden Pflanzen der zweiten Serie dazu. *Achillea atrata* und *Campanula cochleariifolia* gleichen sich weitgehend, sowohl im Ausmass des Zuwachses und der Verluste, wie auch in der Geschwindigkeit des Wachstums. Auffallend ist, dass der produktivste Vertreter der Gruppe 2a, *Arabis alpina*, zugleich die höchsten Ausfälle zu verkraften hatte.
Die Bildung neuer Ramets bei *Myosotis alpestris* von Silikat liegt weit unter jener der drei Arten von Karbonat, mit der geringen Sterberate liegt sie jedoch im selben Produktivitätsbereich. Die grosse Vitalität dieser Sippe, vor allem die vielen kräftigen und grossen Blätter und das Auftreten von Blüten, lässt eine Steigerung des Wachstumserfolges erwarten.

2b. Der Gruppe mit gleichbleibender Rametzahl sind folgende Vertreter zuzurechnen:

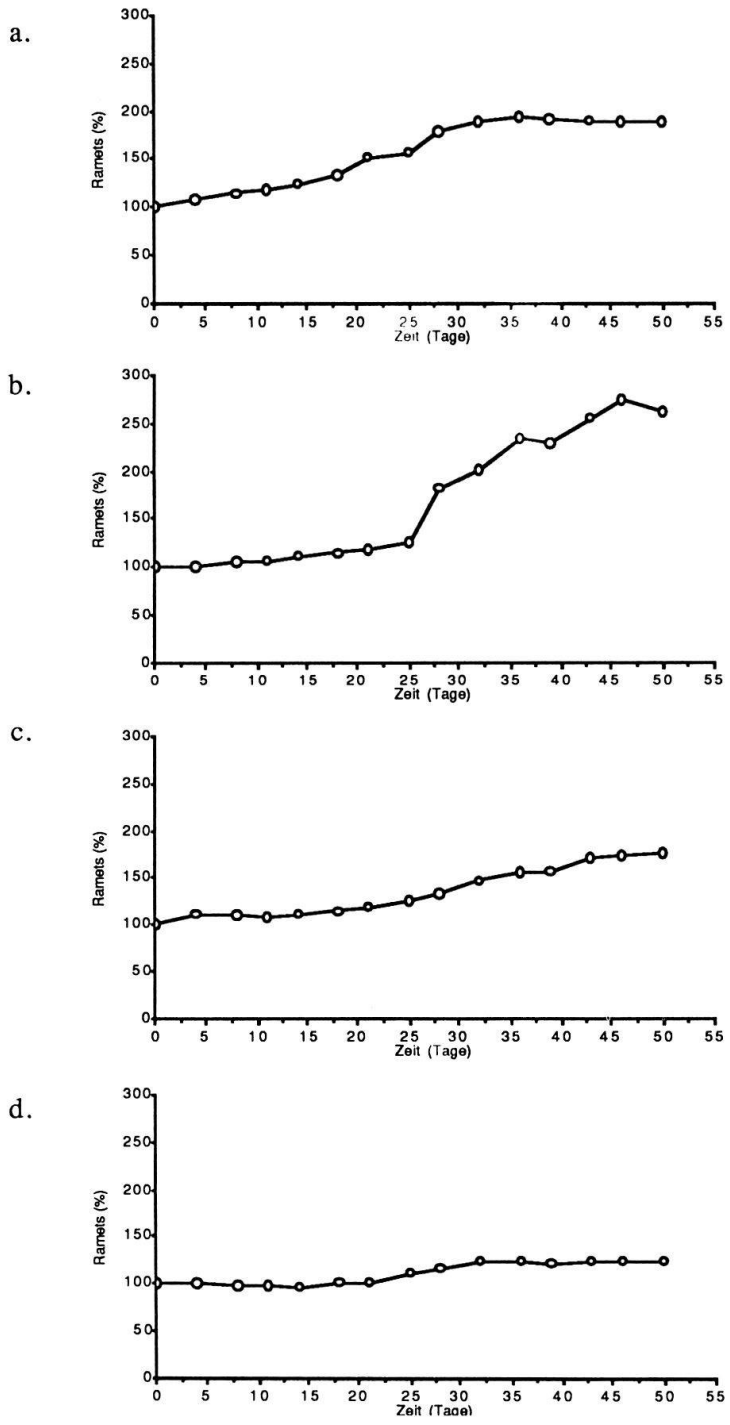


Fig. 10. Rametzuwachs und -verluste in Serie 2 - *Cumulative gains and losses in serie 2*

a *Achillea atrata*
b *Arabis alpina*
c *Campanula cochleariifolia*
d *Myosotis alpestris* (Silikat)

Helictotrichon versicolor (Karbonat, Fig. 11a)
Myosotis alpestris (Karbonat, Fig. 11b)
Beiden Arten gemeinsam ist eine Phase der Rametabnahme nach der Klonierung, nach deren Durchlaufen erst das klonale Wachstum einsetzte. Es handelte sich also nicht einfach um eine Verzögerung des Wachstums gegenüber dem Absterben, sondern um zwei offensichtlich voneinander abgrenzbare Abläufe. Dass *Myosotis alpestris* von Karbonat trotz hoher Sterblichkeit derartige Rametzahlen hervorbrachte, verweist abermals auf ein grosses Produktivitätsvermögen.

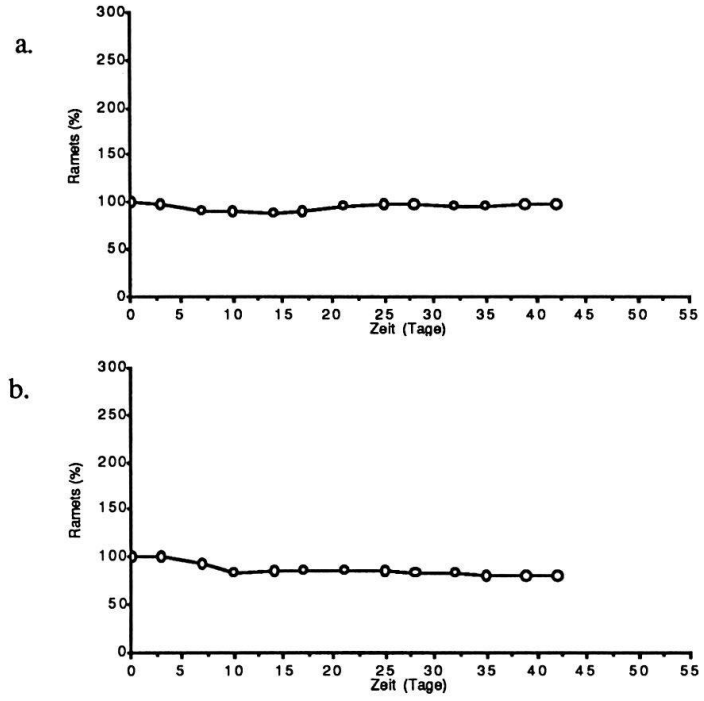


Fig. 11. Rametzuwachs und -verluste in Serie 2 - *Cumulative gains and losses in serie 2*

a *Helictotrichon versicolor* (Karbonat) b *Myosotis alpestris* (Karbonat)

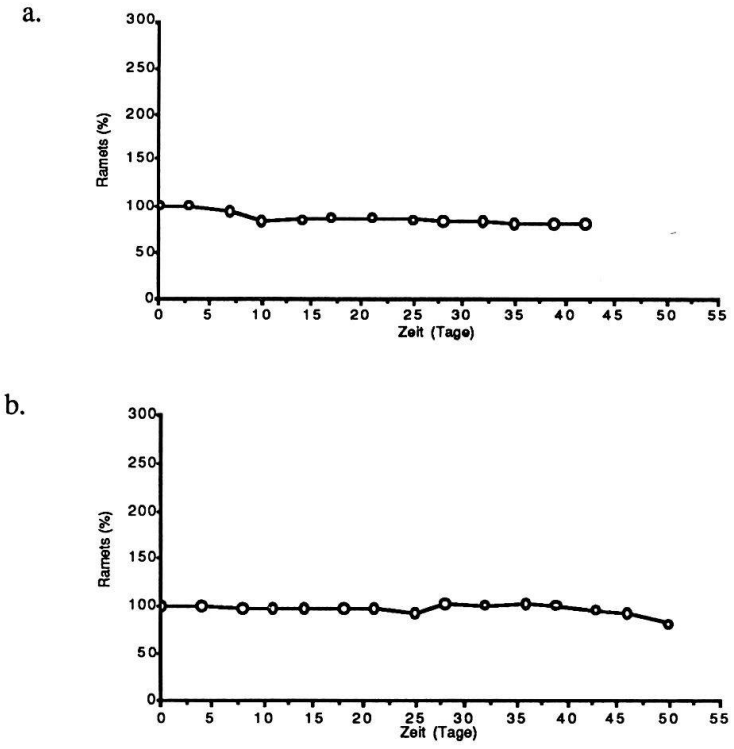


Fig. 12. Rametzuwachs und -verluste in Serie 2 - *Cumulative gains and losses in serie 2*

a *Helictotrichon versicolor* (Silikat) b *Senecio carniolicus*

Tab. 3. Einteilung des Materials nach Zugehörigkeit zu den Wachstumsgruppen, getrennt für jede Serie und nach Substrat.
Classification of the material studied according to the growth type, separate for either series and substratum.

Serie	Gruppe	Pflanzen von Karbonat (%)	Pflanzen von Silikat (%)
1	a	41,5	26,7
	b	23,9	12,3
	c	20,6	18,0
	d	14,0	43,0
2	a	69,1	18,4
	b	30,9	-
	c	-	81,6

2c. In die Gruppe mit abnehmender Rametzahl gehören:
Helictotrichon versicolor (Silikat, Fig. 12a)
Senecio carniolicus (Fig. 12b)
Ähnlich wie die Pflanzen von Karbonat der Gruppe 2b zeigten die Pflanzen von Silikat der dritten Gruppe eine Depression nach der Klonierung, die sie durch Rametbildung aufzufangen versuchten. Der Absterbeprozess schritt jedoch weiter voran und dezimierte die Populationen stark, sie erholten sich nicht mehr. In dieser Gruppe blühte keine einzige Pflanze.
Die Sterberaten der untersuchten Arten bzw. Sippen lassen sich für jedes Substrat den besprochenen Verhaltensgruppen zuordnen (Tab. 3). Die je nach Herkunft von Karbonat oder Silikat unterschiedliche Grösse der einzelnen Gruppen ist dabei augenfällig. Gesamthaft wurden untersucht in

Serie 1	854 Module von Karbonat	674 Module von Silikat
Serie 2	447 Module von Karbonat	244 Module von Silikat.

In der ersten Serie verhielten sich 41,5% aller Pflanzen von Karbonat entsprechend der Gruppe 1a mit starkem Rametwachstum. Module mit abnehmender Rametzahl wurden nur bei einer einzigen Sippe von Karbonat beobachtet, bei *Linaria alpina*, und bildeten mit 14% die kleinste der vier Verhaltensgruppen. Umgekehrt bei den Pflanzen von Silikat, wo 43% aller Module die grösste Gruppe 1d mit abnehmender Rametzahl darstellen.
Die zweite Serie bestätigt diese Verteilung in noch viel ausgeprägterem Masse. Pflanzen von Karbonat mit abnehmender Rametzahl traten nicht auf, bei den Pflanzen von Silikat gehört der Löwenanteil (82%) in diese Gruppe.
Die Sterberaten der beiden Klonierungsserien vermitteln den Zusammenhang zwischen Substratherkunft und Verhaltenstyp anschaulich, wenn man sie zusammenfasst (Tab. 4). Die weitaus grösste Verhaltensgruppe der Pflanzen von Karbonat ist jene mit stark zunehmender Rametzahl. Bei den Pflanzen von Sili-

Tab. 4. Einteilung des gemeinsamen Materials von Serie 1 und 2 nach Wachstumsgruppen und Substrat.
Classification of the material studied in both series according to the behaviour type and substratum.

Gruppe	Pflanzen von Karbonat (%)	Pflanzen von Silikat (%)
a starke Rametzunahme	51,0	24,5
b schwache Rametzunahme	15,7	9,0
c gleichbleibende Rametzahl	24,1	13,2
d abnehmende Rametzahl	9,2	53,3

kat umfasst die Gruppe mit abnehmender Rametzahl die Mehrheit aller Module.

3.1.3. Vergleich der Verhaltenstendenzen beider Klonierungsserien

Die Gegenüberstellung der Ergebnisse aus beiden Klonierungsserien lässt folgende Verhaltensweisen erkennen:

- Ähnlich in beiden Serien entwickelten sich *Arabis alpina* und *Campanula cochleariifolia* sowie *Myosotis alpestris* von Karbonat und Silikat. In der zweiten Serie waren *Arabis alpina* sowie *Myosotis alpestris* von Silikat produktiver als in der ersten, bei den anderen beiden Taxa war es umgekehrt.
- Starkes Wachstum mit Verzögerung in der ersten, ohne Verzögerung in der zweiten Serie entspricht dem Verhalten von *Achillea atrata.*
- Der umgekehrte Fall, eine geringe Sterblichkeit, begleitet von guter Rametbildung in der ersten Serie, drastischer Bestandesrückgang in der zweiten Serie, liegt bei *Senecio carniolicus* vor.

Insgesamt war die Produktivität viel höher in der zweiten Serie, was vor allem auf die geringere Sterblichkeit zurückzuführen ist.

Die Sterberaten der vergleichbaren sechs Arten bzw. Sippen (Tab. 4) lagen in der ersten Serie zwischen 5,6% (*Senecio carniolicus*) und 22,2% (*Achillea atrata*), in der zweiten Serie zwischen 6,7% (*Myosotis alpestris* von Silikat) und 35,5% (*Senecio carniolicus*).

Interessanterweise nehmen alle Arten bzw. Sippen bei Bildung des Durchschnittes der Sterberaten beider Serien denselben Rang ein wie in Serie 2 (Tab. 5). Deshalb wird vermutet, dass die zweite Serie das Verhalten der untersuchten Pflanzen besser wiederspiegelt als die erste. Das würde bedeuten, dass die Frühjahresklonierungen repräsentativer sind als die Herbstversuche.

Tab. 5. Sterberaten des gemeinsamen Materials beider Serien.
Mortality rates in the material studied in both series.

Taxon	Sterberate Serie 1 (%)	Rang	Sterberate Serie 2 (%)	Rang	Mittel in (%) Serie 1 und 2	Rang
Myosotis alpestris(Silikat)	12,1	3	6,7	1	9,4	1
Campanula cochleariifolia	13,7	4	7,6	2	10,7	2
Achillea atrata	22,2	6	8,3	3	15,3	3
Arabis alpina	19,2	5	15,4	4	17,3	4
Myosotis alpestris(Karbon.)	8,9	2	28,9	5	18,9	5
Senecio carniolicus	5,6	1	35,5	6	20,6	6

Blütenbildung trat in der ersten Serie am intensivsten in Gruppe 1a mit starker Rametzunahme auf (*Arabis alpina, Campanula cochleariifolia*), sowie bei *Myosotis alpestris* beider Substrate aus Gruppe 1c mit konstantem Rametbestand.
In der zweiten Serie produzierte wieder Gruppe 2a am meisten Blüten (*Myosotis alpestris* von Silikat, *Arabis alpina, Campanula cochleariifolia*), neben *Myosotis alpestris* von Karbonat aus der Gruppe 2b mit gleichbleibender Rametzahl. Alle diese Arten bzw. Sippen der zweiten Serie produzierten während eines Monats oder länger Blüten.
Weder in der ersten noch in der zweiten Serie blühten Pflanzen von Gruppen, deren Population im Laufe des Versuches abnahm.

3.2. FELDVERSUCHE

Die Frühsommereinpflanzungen wurden während 11 Wochen kontrolliert. Einige Fröste und Schneefälle blieben den Pflanzen in dieser Periode nicht erspart, die eigentliche Bewährungsprobe, der kommende Winter, stand ihnen bei Abschluss dieser Arbeit allerdings noch bevor. Die Beobachtungen werden deshalb hier nur summarisch betrachtet (Tab. 6).
Das **Überleben** der Einpflanzung war unproblematisch für die Module von *Agrostis alpina* und *Carex sempervirens* sowie *Hieracium alpinum* und *Myosotis alpestris* auf Silikat. Um die 10% ihrer Module verloren *Myosotis alpestris, Achillea atrata, Campanula cochleariifolia* auf Karbonat und *Erigeron uniflorus* auf Silikat. Noch grössere Einbussen hatten *Erigeron uniflorus* auf Karbonat, *Helictotrichon versicolor* und *Senecio carniolicus* auf Silikat, zu verzeichnen (ca. 20 - 40%).
Wachstumsveränderungen traten in erstaunlichem Ausmass auf: *Agrostis alpina* entwickelte schon nach der ersten Kontrolle kräftige Horste mit Dutzenden von Trieben. Weniger Triebe, aber umso grössere Horste erschienen bei *Helictotrichon versicolor*. *Myosotis alpestris* produzierte einige neue Ramets, überraschte aber mit starkem lateralem Wachstum. *Campanula cochleariifolia* bildete viele Tochterramets und bedeckte nach kurzer Zeit ein Mehrfaches der Pflanzfläche. Sofort nach der Bepflanzung zogen sich die *Ranunculaceae* unterirdisch zurück und entwichen einer Kontrolle.
Blütenbildung konnte für *Arabis alpina, Campanula cochleariifolia, Erigeron uniflorus* und *Hieracium alpinum* notiert werden. Am meisten Blüten fanden

sich bei *Hieracium alpinum* während der dritten, bei den anderen Taxa während der zweiten Kontrolle. Mehr als die Hälfte der Module von *Campanula cochleariifolia* produzierten Blüten, bis vier pro Modul. Meistens durchwuchsen sie die CURLEX-Decke und wurden von Vieh und Wild abgefressen.

Tab. 6. Ergebnisse der Feldversuche - *Field results.*

Strela (Karbonat)	Anzahl Module			
Datum (1987)	4.8.	19.8.	4.9.	2.10
Agrostis alpina	40	40	40	40
Carex sempervirens	40	40	40	39
Arabis alpina	39	39	39	37
Myosotis alpestris	40	39	39	37
Campanula cochleariifolia	40	39	38	36
Achillea atrata	40	40	40	33
Helictotrichon versicolor	40	38	34	31
Erigeron uniflorus	38	37	32	17

Jakobshorn (Silikat)	Anzahl Module			
Datum (1987)	4.8.	19.8.	4.9.	2.10.
Carex sempervirens	40	40	40	40
Hieracium alpinum	45	45	45	45
Myosotis alpestris	35	35	35	34
Erigeron uniflorus	40	39	39	38
Helictotrichon versicolor	40	40	37	33
Senecio carniolicus	40	38	32	32

5. DISKUSSION

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit liefern Daten zur genaueren Erfassung der Regeneration bei höheren Pflanzen mit klonalem Wachstum. Regeneration wurde von URBANSKA (1986a) definiert als Erholung nach einer Beschädigung, wobei der Wiederbildung von beschädigten oder zerstörten Organen eine primäre Rolle zukommt. Dieses Regenerationskonzept enthält verschiedene Komponenten: Regeneration beginnt mit der Wundverheilung (Überleben der Beschädigung), gefolgt von der Erholung oder Erneuerung verletzter Gewebe. Ein weiterer Aspekt im Regenerationsprozess klonal wachsender Pflanzen betrifft die Bildung neuer Ramets. Regenerierende Klonteile können später Blüten und Samen bilden, die vegetativen Prozesse werden also durch generative Phasen ergänzt.
Ungeachtet einer genauen Abgrenzung zwischen Wundverheilung und eigentlicher Wiederbildung von Organen sowie zwischen dem Erholungsprozess an sich und der Blüten- und Samenbildung, zeigt allein schon das Abwägen dieser verschiedenen Gedanken, dass das von GRIME (1979) vorgeschlagene Konzept für Regeneration viel zu kurz greift und nicht für alle Bereiche der Populationsdynamik verwendbar ist. Deshalb wurde hier das breiter ausgelegte Konzept von URBANSKA (1986a) akzeptiert. Die während dieser Arbeit angewandte Einzel-Ramet-Klonierung bedeutet für die Klone eine massive Beschädigung, weshalb sie sich gut zur Erforschung von Regenerationsvorgängen eignet.
Vergleichende Literatur zum Thema "Regeneration von Pflanzen" im Sinne einer Erholung nach Beschädigung, die sich mit individuellem Verhalten befasst, ist unseres Wissens noch äusserst spärlich vorhanden. Die meisten Arbeiten drücken sich nur mittels sehr allgemeinen Beschreibungen ("Die Pflanzen reagierten mit weiterem klonalem Wachstum...", LOVETT DOUST 1981a) aus, während sich andere Publikationen am häufigsten mit dem Verhalten integrierter Klone befassen, deren Ramets miteinander verbunden bleiben (z.B. MARSHALL und SAGAR 1968, HARTNETT und BAZZAZ 1983, PITELKA und ASHMUN 1985). Zwei der wenigen Arbeiten, in denen Klonierungen von Ramets oder Rametgruppen durchgeführt wurden, sind die Untersuchungen von KIRBY (1980) über *Rubus vestitus* und von LOVETT DOUST (1981a) über *Ranunculus repens*. Die einzigen uns bekannten Arbeiten, die detaillierte Angaben über das Verhalten von Pflanzen nach Einzel-Ramet-Klonierungen liefern, befassen sich mit einigen alpinen Gräsern (URBANSKA et al. 1987) und Kräutern (TSCHURR 1987).
Die in der vorliegenden Arbeit untersuchten alpinen Taxa wiesen drei Typen

von Regenerationsstrategien auf. Der erste Typ zeichnete sich durch sofortiges Weiterwachsen nach der Klonierung aus. Beim zweiten Typ folgte dem sofortigen Wachstum eine Dormanzphase, während der dritte Typ unmittelbar nach der Klonierung einen Wachstumsstillstand zeigte und erst später weiterwuchs. Eine vergleichbare Klassierung nahm McCLURE (1966) vor für das Wachstumsverhalten von Bambusarten nach dem Blühen und Fruchten.
Die zur ersten Gruppe gehörenden Taxa scheinen an Klonverletzungen bestens adaptiert zu sein und reagierten nicht mit einem Klonierungsschock. Ungeklärt bleibt, ob das ungebremste Wachstum eine Folge der Klonierung ist (beispielsweise durch Remobilisierung von Reserven), und ob das Regenerationspotential durch das vermehrte Wachstum stärker ausgeschöpft wird als bei Pflanzen der beiden anderen Verhaltensgruppen. Interessanterweise weisen die drei Taxa der ersten Gruppe unterschiedliche klonale Strukturen auf: *Achillea atrata* bildet ein lockeres Netz von Rosetten, *Agrostis alpina* ist horstbildend, während *Erigeron uniflorus* in Form kompakter, durch Rhizome eng miteinander verbundener Rosetten wächst. Versucht man diese Wachstumstypen nach den Kriterien von HARPER (1977, 1981) zu klassifizieren, entspricht das Verhalten von *Agrostis alpina* und *Erigeron uniflorus* der "phalanx-Strategie", jenes von *Achillea atrata* eher der "guerilla-Strategie" (vgl. auch LOVETT DOUST 1981b). Diese Einteilung nach populationsdynamischen Gesichtspunkten ist dem nach morphologischen Kriterien konzipierten System von HARTMANN (1957) vorzuziehen. Wachstumstypen von HARTMANN bilden eine Vielzahl von Gruppen, denen kaum eine gemeinsame Strategie abzugewinnen ist.
Pflanzen der zweiten Gruppe leisteten den Wachstumsschub unmittelbar nach der Klonierung vermutlich aus gespeicherten Reserven. Nachdem diese verbraucht waren, setzte eine Ruhephase ein. In dieser Hinsicht stimmt das Verhalten der hier beobachteten *Campanula cochleariifolia* und *Arabis alpina* mit jenem von alpinen Gräsern überein (URBANSKA et al. 1987). Beide Arten kann man als "guerilla-Strategen" bezeichnen. Auch *Dupontia fischeri* ist damit vergleichbar (ALLESSIO und TIESZEN 1975). Die Module dieses arktischen Grases wurden allerdings von zahlreichen miteinander verbundenen Ramets gebildet, sodass die gespeicherten Reserven grösser waren als in unserem Material.
Pflanzen der dritten Gruppe verwenden ihre Reserven offenbar in erster Linie, um den Klonierungsschock überhaupt zu überleben. Am deutlichsten kam dies bei *Hieracium alpinum* zum Ausdruck. Die Taxa sind den "phalanx-Strategen" zuzurechnen. Waren wenig Reserven vorhanden, erlitten die Bestände Einbussen und die Sterblichkeitsraten stiegen an. Der Klonierungsschock dürfte hier durch die drastische Verminderung der Pflanzengrösse bedingt sein, denn es ist

zu erwarten, dass die plötzliche Unterbrechung der Verbindungen zu anderen Ramets, welche unterstützend wirkten durch Nachlieferung von Reserven, den Wachstumsstopp noch beschleunigten. In diesem Fall scheinen die Kosten der Einzel-Ramet-Klonierung besonders hoch zu sein, während untereinander verbundene Ramets, die integrierte Klone bilden, eine Beschädigung eher auszugleichen imstande sind (vgl. LYTLE und HULL 1980, GIFFORD und MARSHALL 1973, NYAHOZA et al. 1973, COOK 1985). Dieser **Pufferungseffekt** fehlt bei einzel klonierten Ramets und es scheint, dass einige Arten besonders empfindlich auf eine Zerstückelung reagieren, weil ihr Regenerationspotential eng mit der Grösse des klonalen Moduls gekoppelt ist, wobei die Grösse des einzelnen Ramets kaum eine Rolle spielen dürfte. Die Angaben von TIETEMA (1980) unterstützen diese Vermutung. Er fand eine Abhängigkeit des Reserveverteilungsmusters von der Anzahl der miteinander verbundenen Ramets, also von der Modulgrösse. Die Wachstumsverzögerung nach der Klonierung könnte auch als Dormanz interpretiert werden, die bei äusserer Beeinträchtigung eingeschaltet wird, also genetische Ursachen hat und nicht rein physiologische. Eine vergleichende Untersuchung zwischen "einzel-Ramet-kloniertem" und "multi-Ramet-kloniertem" Material würde hier entscheidende Anhaltspunkte liefern.

Die eingangs gestellte Frage nach der Artspezifität von Regeneratiosstrategien kann dahingehend beantwortet werden, dass für einige Taxa (wie z.B. *Myosotis alpestris* und *Campanula cochleariifolia*) spezifisches Verhalten angenommen werden kann, im allgemeinen aber ähnliche Muster existieren, die gruppiert werden können, und zwar unabhängig von der taxonomischen Stellung der betreffenden Taxa. Ein herausragendes Merkmal in unseren Versuchen liefert der systematische Vergleich: in jeder der sieben Verhaltensgruppen (1a-d, 2a-c) sind mehrere Familien vertreten; die Diversität ist enorm. Das dürfte eine Folge der extremen Lebensbedingungen alpiner Ökosysteme sein, die solche Anpassungen erfordern, und weniger das Produkt einer Selektion innerhalb der jeweiligen Taxa.

Ein wichtiger Aspekt der Regeneration ist der Umsatz ("turnover") an Ramets. Für die Erfassung der Regenerationsstrategie ist von Bedeutung ob 1.) Ausgangsmodule ("initials") durch neue Ramets ersetzt werden, 2.) Ausgangsmodule lange überdauern, während Generationen von neuen Ramets absterben, oder 3.) Ausgangsmodule zusammen mit neuen Ramets jeweils ein physiologisches Individuum bilden. Bei den von URBANSKA et al. (1987) experimentell untersuchten alpinen Gräsern starben meistens die Ausgangsmodule ("initial tillers") und wurden nicht ersetzt. In einigen Fällen gingen Ausgangsmodule erst ein, nachdem Tochtertriebe bereits etabliert waren. Dieses Verhalten ist ver-

gleichbar jenem von natürlich wachsenden Klonen von Arten, die durch andere Autoren untersucht wurden. So starben beispielsweise bei *Carex arenaria* ältere Ramets erst ab, als neue Triebe gebildet waren (NOBLE et al. 1979). Auch Beobachtungen von SARUKHAN und HARPER (1975) sowie von YEUNG und PETERSON (1972) lassen vermuten, dass die Sterblichkeit älterer Ramets mit der Etablierung von Tochter-Ramets zusammenhängt.
In unseren Versuchen wurden die Ausgangsmodule von *Arabis alpina, Carex sempervirens* und *Myosotis alpestris* jeweils durch neue Ramets ersetzt. Neue Rametgenerationen starben einzig bei *Helictotrichon versicolor* ab, währenddem die betreffenden Ausgangsmodule überlebten. Die dritte Strategie, Bildung sowohl von Ausgangsmodulen wie von neuen Ramets, die zusammen je physiologische Einheiten formten, wurde bei den meisten anderen Taxa beobachtet.
Unterschiedlich fiel die Blütenbildung aus nach der Klonierung. Vertreter der ersten Gruppe blühten nur vereinzelt, *Achillea atrata* überhaupt nicht. Die zweite Gruppe mit *Arabis alpina* und *Campanula cochleariifolia* zeigte derart sensationelle Blütenbildung, dass mit Recht nach der Stimulationswirkung der Klonierung gefragt werden darf. Diese Arten verhielten sich ähnlich wie die von URBANSKA et al. (1987) untersuchten alpinen Gräser. Die Blütenbildung bei Pflanzen der dritten Gruppe entwickelte sich recht unterschiedlich: *Hieracium alpinum* und *Senecio carniolicus* blühten nur vereinzelt, *Myosotis alpestris* unterstrich hingegen durch anhaltende Blütenproduktion während eines Monats seine eigenständige Stellung (s. u.). *Helictotrichon versicolor* von Karbonat blühte nicht.
Allgemein wird Blütenbildung bei mehrjährigen Pflanzen als ein Zeichen von Fitness angesehen (vgl. URBANSKA und SCHÜTZ 1986). Für *Arabis alpina* und *Campanula cochleariifolia* trifft diese Erklärung bestimmt zu. Ihr sei jedoch die Ansicht gegenübergestellt, dass Blütenbildung auch eine "Notfallstrategie" sein könnte, um sich vor dem Absterben noch mittels Samen fortzupflanzen: *Erigeron uniflorus* und *Helictotrichon versicolor,* beide von Silikat, bildeten Blüten, erlitten jedoch Bestandeseinbussen, andererseits blühte die kräftig wachsende *Achillea atrata* nicht.
Es fragt sich, ob die Produktion vegetativer Nachkommen nicht einen noch grösseren Energieeinsatz erfordert als die Blütenbildung, ob also eine Pflanze mit sehr grossen Reserven nicht mehr Ramets bildet als Blüten.
Für die Interpretation der Blütenbildung als Fitnesskomponente spricht die Beobachtung von Modulen aus Einzel-Ramet-Klonierungsexperimenten, die im

Feldversuch bereits nach einem Jahr Keimlinge aus neuproduzierten Samen hervorbrachten (HEFTI-HOLENSTEIN, in Vorb.). Ausserdem lassen einige Angaben (z.B. von HIGAZY 1962) vermuten, dass Standortbedingungen, die vegetatives Wachstum begünstigen, im allgemeinen die nichtreproduktive Phase verkürzen, obwohl im Vergleich zwischen verschiedenen Arten jene mit vermehrtem vegetativem Wachstum später blühen (HARPER und WHITE 1974). In den Alpen darf demnach früheres Blühen erwartet werden, was durch neuere Arbeiten auch bestätigt wurde (GASSER 1986, SCHÜTZ 1988).

An dieser Stelle ist einschränkend zu erwähnen, dass fast alle für unsere Versuche verwendeten Klonteile im blühenden Zustand gesammelt worden waren, die Selektion während der früheren Entwicklungsphasen demnach bereits überstanden hatten. Ihr chronologisches Alter ist jedoch unbekannt und es ist nicht ausgeschlossen, dass Blütenbildung durch Klonierung nur bei jenen Genotypen stimuliert wurde, die das fortpflanzungsfähige Alter bereits vorher erreicht hatten.

Die Ergebnisse unserer Arbeit sollen als vorläufig interpretiert werden, insbesondere für jene Taxa, die nur in einer Klonierungsserie untersucht worden sind. Sechs Wochen Versuchsdauer sind sehr kurz bemessen. Weitere Vorbehalte gelten den Lichtverhältnissen im Gewächshaus sowie der Gartenerdemischung, die nicht für alle Taxa optimal gewesen sein dürfte.

Unsere Arbeit liefert Anhaltspunkte zum Problem der biologischen Erosionsbekämpfung oberhalb der Waldgrenze. Die Etablierung der Pflanzen wird durch Aussaaten bzw. Bepflanzungen bewerkstelligt. Diese beiden Verfahren sind als einander gegenseitig ergänzbar anzusehen (DEPUIT 1986, URBANSKA et al. 1987). Direkte Verpflanzungen aus benachbarten Vegetationen sind in der alpinen Vegetationsstufe strikte zu vermeiden, um keine natürlichen Populationen zu gefährden (vgl. URBANSKA 1986a,b). Mit der Klonierung bietet sich ein biotechnisches Verfahren an, das mit wenig Ausgangsmaterial eine rasche Produktion von zur Bepflanzung notwendigen Pflanzen erlaubt. Unsere Versuche zeigen, welche der untersuchten einheimischen Pflanzenarten geeignet sind für Einzel-Ramet-Klonierungen. Die Taxa der ersten Gruppe können also verwendet werden, ohne dass natürliche Populationen erheblich geschädigt werden müssen. Ähnlich vielversprechend ist der Einsatz von Pflanzen der zweiten Gruppe, die überdies intensive Blütenbildung zeigten und die Bepflanzung durch Samenbildung noch verstärken dürften. Dieser Effekt ist bereits aus anderen Versuchen (HEFTI-HOLENSTEIN) bekannt. Was die Vertreter der dritten Verhaltensgruppe betrifft, sind weitere Untersuchungen angezeigt, um eine **kritische Modulgrösse** bei der "Multi-Ramet-Klonierung" definieren zu

können. Klonales Wachstum mit allen seinen Konsequenzen für die Lebensstrategien der betreffenden Pflanzen unterscheidet sich immens vom Wachstum solcher Pflanzen mit unitärer Struktur. Der Anteil der Forschung über Ökologie und Evolution, der sich allein mit dem Verhalten unitärer Organismen befasst, ist unverhältnismässig gross. Regenerationsverhalten und -strategien bei klonalen Pflanzen öffnen ein Arbeitsfeld, das nicht nur grosse Bedeutung für die Grundlagenforschung hat, sondern ebenso anwendungsorientierte Seiten enthält. Deshalb werden zusätzliche Hinweise aus diesem Forschungsbereich mit grossem Interesse erwartet. Weitere Untersuchungen unsererseits sind im Gange.

ZUSAMMENFASSUNG

13 alpine Pflanzenarten wurden auf ihr Regenerationsverhalten hin untersucht. Regeneration wurde definiert als Erholung nach einer Beschädigung von verletzten oder zerstörten Organen. Als experimentelle Beschädigung kamen Einzel-Ramet-Klonierungen zur Anwendung.
Drei Typen von Regenerationsstrategien zeichneten sich ab: Pflanzen des ersten Typs reagierten mit sofortigem Weiterwachsen nach der Klonierung. Beim zweiten Typ folgte dem sofortigen Wachstum eine Dormanzphase, während Vertreter des dritten Typs unmittelbar nach der Klonierung einen Wachstumsstillstand zeigten und erst später weiterwuchsen.
Die zur ersten Gruppe gehörenden Taxa schienen an Klonverletzungen bestens adaptiert zu sein und antworteten nicht mit einem Klonierungsschock. Pflanzen der zweiten Gruppe leisteten den Wachstumsschub unmittelbar nach der Klonierung vermutlich aus gespeicherten Reserven. In der dritten Gruppe wurden die Reserven offenbar in erster Linie dazu verwendet, den Klonierungsschock überhaupt zu überleben. Im letzten Fall scheinen die Kosten der Einzel-Ramet-Klonierung besonders hoch gewesen zu sein.
Unterschiedlich fiel die Blütenbildung aus nach der Klonierung: Vertreter der ersten Gruppe blühten nur vereinzelt. In der zweiten Gruppe zeigte sich derart sensationelle Blütenbildung, dass eine Stimulationswirkung durch die Klonierung angenommen werden darf. Das Verhalten der dritten Gruppe war nicht einheitlich.
Regenerationsstrategien dürften für einige Taxa artspezifisch sein, im allgemeinen scheinen aber ähnliche Muster zu existieren, die gruppiert werden können, und zwar unabhängig von der taxonomischen Stellung der betreffenden Taxa.
Unsere Versuche zeigen klar, dass die einheimischen Pflanzenarten der ersten Gruppe gut für Einzel-Ramet-Klonierungen geeignet sind. Ähnlich scheint es mit der Verwendbarkeit der Pflanzen aus der zweiten Gruppe zu stehen, die darüber hinaus intensive Blütenbildung aufwiesen und deshalb die Bepflanzungen durch Samenbildung noch verstärken dürften. In diesem Sinne bietet die vorliegende Arbeit nicht nur Anhaltspunkte zur Populationsbiologie und -ökologie, sondern leistet auch einen Beitrag zum Problem der biologischen Erosionsbekämpfung oberhalb der Waldgrenze.

SUMMARY

The paper deals with regeneration in 13 alpine taxa, the regeneration being understood as the process of recuperation of individuals and regrowth of damaged or destroyed organs. The plants

studied were experimentally damaged by single-ramet cloning.
Three types of regeneration strategies were observed. The first type was characterized by undisturbed growth after cloning. In the second type, the continuous growth after cloning was followed after a while by a dormancy phase, whereas in the third type the damage resulted in arrested growth and the actual development occured only later.
Taxa of the first group seem to be best adapted to the clone damage so that no shock occurs after cloning. Plants of the second group possibly use their resources to grow immediately after cloning, but after a period of growth a dormancy sets in. On the other hand, plants of the third group apparently have to use their resources to survive the shock of cloning in the first place; in this case, costs of the single-ramet cloning are likely to be particularly high.
Flowering in the material cloned followed no consistent patterns. Plants of the first group developed flowers but sparingly; in contrast, flowering in the second group was so extensive that a stimulation by cloning seems to be the right interpretation. The flower development in plants of the third group was rather erratic.
The results obtained suggest that regeneration strategies may be considered as taxon-specific only in some cases; on the whole, however, regenerative behaviour of individuals follows patterns that apparently are independent of taxonomical characteristics of a given species.
The study clearly shows that native alpine plants of the first group are well-sui ted to the single-ramet cloning. Taxa of the second group represent a suitable material, too, especially in view of their extensive flowering that may reinforce the establishment of planted populations by seed production. In this way, the results presented not only contribute to a better understanding of plant population biology and ecology, but also are useful in research on biological erosion control above the timberline.

LITERATUR

ALLESSIO M. L., TIESZEN L. L., 1975: Patterns of carbon allocation in an arctic tundra grass, *Dupontia fischeri* (*Gramineae*), at Barrow, Alaska. Am.J.Bot. *62*, 797-807.

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

DEPUIT E. J., 1986: Western revegetation in perspective: past progress, present status and future needs. Proc. 7th HAR Workshop Colorado State Univ. Info. Ser.*58*, 6-34.

GASSER M., 1986: Genetic-ecological investigations in *Biscutella levigata*. Veröff.Geobot. Inst.ETH,Stiftung Rübel,Zürich *85*. 86 S.

GRIME J. P., 1979: Plant strategies and vegetation processes.Wiley, New York. 222 pp.

GRUBB P. J., 1977: The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biol.Rev. *52*, 107-145.

GIFFORD R. M., MARSHALL C., 1973: Photosynthesis and assimilate distribution in *Lolium multiflorum* Lam. following differential tiller defoliation. Aust.J.Biol.Sci. *26*, 517-526.

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

HARPER J. L., 1981: The concept of population in modular organisms. In: MAY R. M.(ed.), Theoretical ecology. Blackwell, Oxford. 53-77.

HARPER J. L., WHITE J., 1974: The demography of plants. Ann.Rev.Ecol.Syst. *5*, 419-463.

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

HARTNETT D.C., BAZZAZ F.A., 1983: Physiological integration among intraclonal ramets in *Solidago canadensis*. Ecol. *64(4)*, 779-788.

HIGAZY M. K. M. T., 1962: Shortening the juvenile phase for flowering. Meded.Landbouw. Wageningen, *62*, 47.

KIRBY K. J., 1980: Experiments on vegetative reproduction in bramble (*Rubus vestitus*). J. Ecol. *68*, 513-520.

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

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

LYTLE R. W. , HULL R. J., 1980: Photoassimilate distribution in *Spartina alterniflora* Loisel. Agron.J. *72*, 933-938.

MARSHALL C. M., SAGAR G.R., 1968: The distribution of assimilates in *Lolium multiflorum* Lam. following differential defoliation. Ann.Bot. *32*, 715-719.

McCLURE F. A., 1966: The Bamboos - A fresh perspective. Harvard Univ.Press, Cambridge, Massachusetts.

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

NYAHOZA F., MARSHALL C., SAGAR G. R., 1973: The relationship between tillers and rhizomes in *Poa pratensis* L. - an autoradiographic study. Weed Res. *13*, 304-307.

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

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

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

TIETEMA T., 1980: Ecophysiology of the sand sedge *Carex arenaria* L. II. The distribution of ^{14}C assimilates. Acta Bot. Neerl. *29(2/3)*, 165-178.

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

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

URBANSKA K. M., 1986b: Behaviour of alpine plants and high altitude revegetation research. Proc. 7th HAR Workshop, Colorado State Univ. Info Aer. *58*, 214-226.

URBANSKA K. M., SCHÜTZ M., 1986: Reproduction by seed in alpine plants and revegetation research above timberline. Bot.Helv. *96(1)*, 43-60.

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

YEUNG E. C., PETERSON R. L., 1972: Studies on the rosette plant *Hieracium floribundum*. I. Observations related to flowering and auxillary bud development. Can.J.Bot. *50*, 73-78.

Adresse des Autors: Floris Reto Tschurr, Dipl. Natw. ETH
Geobotanisches Institut ETH
Stiftung Rübel
Zürichbergstr. 38
CH-8044 Zürich