

Der sexuelle Fortpflanzungszyklus mit besonderer Berücksichtigung der alpinen Bedingungen

Objekttyp: **Chapter**

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

Band (Jahr): **73 (1980)**

PDF erstellt am: **22.07.2024**

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.

2. Der sexuelle Fortpflanzungszyklus mit besonderer Berücksichtigung der alpinen Bedingungen

2.1. Produktion und Verbreitung der Samen

Blühen. - In der alpinen Zone stellt die rasche Blüten- und Fruchtentwicklung der Arten eine Anpassung an die kurze Vegetationsperiode dar. Dieses schnelle Blühen, kurz nach der Schneeschmelze, ist aber nur dann möglich, wenn die Blütenanlagen bereits im Vorjahr gebildet wurden und als Knospen erfolgreich überwinterten (BLISS 1971). Ueberwinternde Blütenanlagen wurden bei frühblühenden Arten in den Zentralalpen (SCHRÖTER 1926), in den englischen Gebirgen (RAVEN und WALTERS 1956), in den Rocky Mountains (SPOMER 1964) und in Neuseeland (MARK 1970) beobachtet, ausserdem bei einigen Gräsern Alaskas (HODGSON 1966). SØRENSEN (1941) berichtete, dass etwa 92% der Blütenpflanzen Nordostgrönlands überwinterte Blütenanlagen aufweisen. MOONEY und BILLINGS (1961) haben in ihren Studien über *Oxyria digyna* nachgewiesen, dass das Blühen vom Photoperiodismus abhängt und temperaturbedingten Schwankungen unterliegt. Die Autoren beschreiben die alpinen Arten als Langtagspflanzen, von denen keine bei einer Photoperiode kürzer als 12 Stunden blüht. BLISS (1971) berichtet ausserdem, dass bei einer gegebenen Photoperiode eine Temperaturerhöhung eine beschleunigte Blütenentwicklung zur Folge hat.

Bestäubung. - Im Alpengebiet erfolgt die Bestäubung hauptsächlich durch Insekten, bedeutend seltener durch den Wind. Die niedrigen Temperaturen beschränken jedoch die Insektenaktivität auf eine Zeitspanne von wenigen Wochen und auch dann hauptsächlich auf die Sonnenstunden (MANI 1962). Daher sind die insektenbestäubten Pflanzen visuell ausgesprochen attraktiv, verfügen über Locksignale (leuchtende Farben, Duftstoffe u.a.), bieten den Insekten viel feste und flüssige Nahrung und darüber hinaus oft auch Schutz, Unterschlupf und Wärme (KEVAN 1972). Ausser der beschränkten Aktivität der Bestäuber können Schwankungen und Grenzen einer erfolgreichen Bestäubung auch durch starke Winde und heftige Regenfälle beeinflusst werden (GRUBB 1977).

Samenbildung. - In höheren Lagen kann die Samenbildung je nach mehr oder minder günstiger Wetterlage erfolgen oder ausbleiben, auch nach einer reichen Blüte (HOLWAY und WARD 1965). Die Zahl der lebensfähigen Samen kann

sogar in verhältnismässig günstigen Jahren gering sein (BILLINGS und MOONEY 1968). BLISS (1956) stellte fest, dass die Samenbildung mit extremer werdendem Standort im selben Gebiet abnimmt, so dass z.B. Arten die in Wiesen zahlreiche Samen hervorbrachten, an windexponierten Kanten oder unter spät schmelzenden Schneebänken wenige oder gar keine Samen trugen. MARK (1965) beobachtete im Rahmen seiner Untersuchungen über *Chionochoa rigida*, wie das Samengewicht bei dieser Art mit zunehmender Höhe deutlich abnimmt. Im allgemeinen aber bilden die Gebirgssippen, im Vergleich zu nahverwandten Tieflandsippen, grössere Samen (LANDOLT 1967).

Nach SALISBURY (1942) kann die Konkurrenz manchmal bei der Samenbildung wichtiger sein als die klimatischen und edaphischen Faktoren selbst; der Autor hebt als besonderen Aspekt der Konkurrenz die Tatsache hervor, dass diese eine Verzögerung in der geschlechtlichen Reife bewirken kann, und führt u.a. das Beispiel der *Gentiana lutea* an, die bei fehlender Konkurrenz nach 10 Jahren, bei vorhandener Konkurrenz jedoch manchmal erst nach 20-30 Jahren blüht.

Das Samenpotential einer Art kann durch Verluste verringert werden, hervorgerufen durch samenfressende Insekten und Vögel sowie durch Pilz- und Bakterienbefall (GRUBB 1977). Auf diesem Gebiet verfügt man jedoch bisher nur über mangelhafte Informationen.

Die genannten Faktoren können auch erklären warum bedeutende jährliche Schwankungen in der Produktion der Samen bei den verschiedenen Arten auftreten.

In der alpinen Stufe reifen Samen je nach Art, von Ende Juli bis Ende Oktober. Sie können sich dann entweder nackt oder zusammen mit bestimmten Organen von der Mutterpflanze trennen: bei *Anthyllis alpestris* bleiben z.B. die Früchte im Kelch und fallen mit ihm zusammen auf den Boden (MÜLLER 1955).

Samenverbreitung. - Mannigfaltige Mechanismen regeln die räumliche Verbreitung der Samen und werden von MÜLLER (1955, 1977) eingehend beschrieben.

Die Alpenpflanzen bestehen hauptsächlich aus Windwanderern (59,5%, VOGLER 1901). Viele Samen dieser Gruppe besitzen entweder besondere Vorrichtungen, die ihre Sinkgeschwindigkeit in der Luft verringern oder sie werden ballistisch durch den Wind verbreitet (KERNER von MARILAUN 1891). Im ersten Fall kann es sich um einen langen Federschweif (*Pulsatilla sulphurea*, *Geum montanum*, *Dryas octopetala*), pinselartige Haarschöpfe (*Salix*) oder einen Pappus

handeln, wie es bei einem Grossteil der Kompositen zutrifft, im zweiten Fall ist es normalerweise der Stengel, der sich zur Fruchtreife versteift und im Wind elastisch wirkt, so dass die in einer Kapsel enthaltenen Samen bei jedem Windstoss ausgestreut werden (*Gentiana Clusii* und *G. Kochiana*).

Viele Pflanzen werden durch Tiere, vor allem durch Vögel und Säuger verbreitet. Das kann auf verschiedene Weise geschehen: die Samen heften sich mittels schleimiger Drüsenhaare, Haken (*Ranunculus*) oder kleiner Dornen an das Fell oder Gefieder der Tiere und werden so herumgetragen und gelegentlich wieder abgestreift, oder sie werden von den Tieren gefressen und dann mit dem Kot keimfähig wieder ausgeschieden (*Ranunculus montanus*, *Potentilla erecta*, *Phleum alpinum*). Weitere Tierverbreiter sind mit einem Elaiosom versehen und die Verbreitung erfolgt durch Ameisen (*Carex ornithopoda*, *Thesium alpinum*), andere sind fleischig, die Vögel fressen das Fruchtfleisch und speien den Steinkern aus. Ausserdem können Früchte und Samen durch Tiere an einem Platz gespeichert und dann vergessen werden. Einige besitzen Lockmittel wie Düfte und leuchtende Farben.

Mehrere Pflanzen entwickeln ihrerseits die Verbreitungseinheiten auf einem offenen Fruchtblatt (*Caltha palustris*) oder auf elastischen Hebelmechanismen (*Thlaspi*), so dass ihre Keime von Regentropfen abgespült bzw. weggeschleudert werden können. Samen von Alpenpflanzen werden zudem gelegentlich durch Bäche über weite Strecken ins Tal geschwemmt (*Dryas octopetala*, *Linaria alpina*).

Während der vier Jahre, in denen ich das Material für die vorliegende Arbeit gesammelt habe, konnte ich auch im Alpengebiet selbst feststellen, was PORSILD (1951) über einige arktische Arten geschrieben hat: in vielen Fällen erfolgen Reife und Trennung der Samen von der Mutterpflanze erst nach dem ersten Schneefall im Herbst, die Samen können später beim Abrutschen des Schnees im Winter weggetragen werden.

Lebensfähigkeit der Samen. - Neben der räumlichen Verbreitung spielt auch die zeitliche Verbreitung eine wesentliche Rolle. Es ist eine bekannte Tatsache, dass die Lebensdauer der Samen von Art zu Art verschieden ist und dass sich diese Unterschiede in der Anzahl lebender Samen im Boden widerspiegeln (GRUBB 1977).

Die Lebensfähigkeit der Samen ist nicht nur von genetischen Faktoren abhängig. Auch Umweltfaktoren, denen die Mutterpflanze unterworfen ist, können

die Lebensdauer der Samen beeinflussen. HARRINGTON (1960) wies nach, dass Pflanzen, die unter ungünstigen Nährstoffbedingungen wachsen, mangelhaft Samen produzieren. AMEN (1965) stellte bei den Populationen von *Luzula spicata* in den Central Rocky Mountains fest, dass die Lebensfähigkeit der Samen mit zunehmender Höhe der untersuchten Standorte abnimmt. Im allgemeinen weisen jedoch die Samen der Alpenpflanzen eine hohe Lebensfähigkeit auf (AMEN 1966), die gemäss BILLINGS und MOONEY (1968) bei Dauerfrost im Boden sehr lange erhalten werden kann.

2.2. Keimruhe

Definition. - EVENARI (1956) definiert die Keimruhe als einen Zustand in dem der lebende Samen trotz der für das vegetative Wachstum günstigen Feuchtigkeits-, Temperatur- und Sauerstoffbedingungen nicht keimt.

Gemäss AMEN (1968) befindet sich ein Samen im Keimruhezustand, wenn gewisse Bedingungen ein weiteres Wachstum und die Entwicklung solange unterbinden, bis dem System ein bestimmter Faktor (Auslöser) zugeführt wird. Diese Bedingungen können aktive oder passive Inhibitionen sowie Undurchlässigkeit der Schale sein, was den Stoffwechsel vermindert. Während dieses Stadiums bleiben Wachstumspotential und biologische Integrität des Samens jedoch erhalten. VILLIERS (1972, 1975) unterscheidet drei klar voneinander abgegrenzte Fälle: die *eigentliche Keimruhe*, die *Quieszenz* und die *sekundäre Keimruhe* und definiert sie wie folgt:

- *Keimruhe*: Vorübergehender Entwicklungsstillstand, bei dem der Samen aufgrund seiner Struktur oder seiner chemischen Zusammensetzung über einen oder mehrere Mechanismen verfügt, die seine Keimung verhindern.
- *Quieszenz*: Vorübergehender Entwicklungsstillstand, der nur auf ungünstigen Umweltbedingungen beruht.
- *Sekundäre Keimruhe*: Während der Samenquellung sekundär durch ungünstige Keimungsbedingungen aufgedrängte Keimruhe.

Keimruhetypen. - Die Gründe für die Keimruhe sind verschiedener Art und ebenso verschieden sind die Klassifizierungen in der Fachliteratur (u.a. CROCKER 1916, NIKOLAEVA 1969 zit. in VILLIERS 1972). Die Auslösefaktoren liegen im allgemeinen entweder im Embryo, der rudimentär unreif oder physiologisch in-

aktiv sein kann, oder in der Samenschale, die mechanisch schwer zu durchbrechen oder für Wasser oder Gase undurchlässig sein kann, oder auch im Vorhandensein von Inhibitoren (keimungshemmenden Stoffen). In mehreren Fällen treten Kombinationen von Keimruhetypen auf.

- *Rudimentärer oder unreifer Embryo*. Der Embryo ist zum Zeitpunkt der Trennung von der Mutterpflanze noch nicht voll ausgebildet: In einigen Fällen, wie z.B. bei den von IVES (1923) untersuchten Samen von *Ilex opaca* oder bei den von mir untersuchten Samen von *Ranunculus alpestris* (Abb. 2, S. 34) besteht der Embryo aus zahlreichen meristematischen Zellen, seine Organe sind jedoch noch nicht ausdifferenziert. Weitere Arten besitzen Embryos, die zum Zeitpunkt der Verbreitung schon ausdifferenziert, jedoch sehr klein und vom Endosperm umhüllt sind; deswegen müssen sie nach der Quellung noch einige Zeit im Samen weiterwachsen, bevor sie keimungsfähig werden. Dies ist u.a. der Fall bei einigen *Viburnum*- (GIERSBACH 1937a) und *Fraxinus*-Arten (STEINBAUER 1937) sowie bei einigen von mir untersuchten alpinen Arten (vgl. FOSSATI 1976).
- *Physiologisch inaktiver Embryo*. Der Embryo ist voll ausgebildet aber das embryonale Enzymsystem noch inaktiv. Zu dieser Gruppe sollen auch die Samen gehören, die eine Stratifikationsperiode oder eine Nachreifezeit bei niedrigen Temperaturen benötigen (BARTON 1965a, VILLIERS 1972). Dieser Keimruhetyp tritt oft gleichzeitig mit dem Vorhandensein von Inhibitoren im Embryo auf. Werden solche Embryos freigelegt und mit H₂O gespült, erfolgt häufig eine Keimung. Dagegen verharren auch freigelegte und in feuchter Umgebung aufbewahrte Embryos in Keimruhe, solange kein Wasserverlust der Gewebe erfolgt und somit das Auswaschen von Substanzen aus dem Embryo unmöglich ist (VILLIERS 1972).
- *Undurchlässigkeit der Samenschale*. Während der Entwicklung des Samens bildet sich eine wasser- bzw. gasundurchlässige Samenschale. Typisch ist der Fall zahlreicher Leguminosen; ihre Samen sind mit einem hygroskopischen Ventil, dem sogenannten Hilum, versehen, das sich bei Trockenheit öffnet und bei Feuchtigkeit sofort wieder schliesst und somit das Eindringen von Wasser und folglich die Keimung verhindert (HYDE 1954). Das Beseitigen dieses Hindernisses führt zur sofortigen Keimung. Auch bei der Keimungsempfindlichkeit gegenüber hohen oder niedrigen Wasserspannungen, die bei vie-

len Arten nachgewiesen wurde, stellt die Samenschale einen bedeutenden Faktor dar. Es wurde nachgewiesen, dass mit der Entfernung der Schale auch diese Empfindlichkeit verschwindet (OGAWARA und ONO 1960, zit. in KOLLER et al. 1962).

Bei anderen Arten beruht die Keimruhe auf der Undurchlässigkeit der Samenschale für Gase, insbesondere Sauerstoff, und dadurch entstehende, teilweise anaeroben Bedingungen im Innern des Samens (AMEN 1968). CROCKER (1906) hat nachgewiesen, dass bei *Xanthium pennsylvanicum* die Samenschale eine Barriere gegen die Sauerstoffverbreitung im Samen darstellt. Bei Entfernung oder Beschädigung derselben sowie bei Zunahme des Sauerstoffpartialdrucks in der Umwelt erfolgt die Keimung. Dasselbe gilt für die Samen vieler Gramineen (VILLIERS 1972, 1975), die eine Nachreifezeit in trockenem Zustand benötigen (BARTON 1965b). Häufig wurde jedoch schon gezeigt, dass die Wirkungen der Schale auf die in ihr enthaltenen Inhibitoren zurückzuführen oder zumindest mit ihnen gekoppelt sind (BLACK und WAREING 1959, WAREING und SAUNDERS 1971).

- *Mechanisch schwer zu durchbrechende Samenschale.* Der Embryo kann die zu harte Samenschale aus eigenen Kräften nicht durchbrechen und ohne die Einwirkung von äusseren Faktoren nicht keimen. Dieser Keimruhetyp ist in letzter Zeit sehr umstritten. VILLIERS (1972) ist der Ansicht, dass die Ursache in vielen Fällen eher bei einem physiologisch inaktiven Embryo oder beim Vorhandensein von Inhibitoren zu suchen ist. Auch WAREING und SAUNDERS (1971) erachten es für unwahrscheinlich, dass das Ueberwinden der Keimruhe auf irgendwelche direkten Veränderungen in der Beschaffenheit der Samenschale zurückgeht, sondern eher auf eine grössere Fähigkeit des Embryos, die Samenschale zu durchbrechen. BARTON (1965a) gibt genaue Anweisungen, wie das durch die Samenschale dargestellte Hindernis beseitigt werden kann, nämlich durch Behandlung mit konzentrierter Schwefelsäure, durch Ritzen der Samenschale oder durch Bakterien und Pilze, falls die Samen bei warmer Temperatur auf einer feuchten Unterlage inkubiert werden.
- *Inhibitoren.* WAREING und SAUNDERS (1971) fassen die durch Versuche gewonnenen Nachweise dafür, dass Hormone bei der Kontrolle der Keimruhe eine Rolle spielen in drei Kategorien zusammen: a) Beobachtungen weisen direkt darauf hin, dass in bestimmten Fällen ein übertragbarer hormoneller Anreiz vorhanden sein muss, damit die Keimruhe erfolgt oder unterbleibt. b) Es

lassen sich manchmal Beziehungen zwischen einer Veränderung des endogenen Spiegels eines bestimmten Hormons und dem Zustand der Keimruhe feststellen.

c) Viele Beobachtungen haben gezeigt, dass exogene Hormone einen Einfluss auf das Auftreten oder Ausbleiben der Keimruhe ausüben können. Inhibitoren wurden nicht nur im Perikarp, sondern auch in Testa, Endosperm und im Embryo selbst, d.h. in allen Samenteilchen gefunden (WAREING und SAUNDERS 1971).

Meistens handelt es sich um flüchtige Stoffe, die sich in ihrem Chemismus stark voneinander unterscheiden. EVENARI (1949) gibt eine lange Liste von Inhibitoren an, die aus mehr als hundert Pflanzenarten isoliert wurden: Aldehyde, Alkaloide, ungesättigte Laktone und Säuren, Äthylen, Kumin, Dormin usw. Die Samen verschiedener Pflanzenarten sind gegenüber den gleichen Inhibitoren meist nicht gleich empfindlich. Zudem ist auch anzunehmen, dass in mehreren Fällen die Keimruhe gleichzeitig von mehreren Stoffen und deren Konzentrationsverhältnissen beeinflusst wird (AMEN 1968).

Die vegetativen Organe der Pflanzen können oft auch Stoffe enthalten, die als allelopathische Inhibitoren wirken. Betroffen werden dann die Samen, die sich in der Nachbarschaft dieser Pflanzen befinden. Die Hemmstoffe besitzen in diesem Fall eher einen ökologischen als einen physiologischen Charakter (KONIS 1947, BONNER 1950, BOULLAND 1967), weil sie möglicherweise um die Mutterpflanze herum ein gewisses freies Areal sichern. Beispiele allelopathischer Keimhemmung werden auch von DELEUIL (1951) und McPHERSON und MÜLLER (1969) berichtet. In einigen Fällen kommt es sogar zur Keimhemmung durch erwachsene Individuen derselben Art (WEBB et al. 1967, McNAUGHTON 1968, FRIEDMAN und ORSHAN 1975).

- *Kombinierte Keimruhe*. Die Schwierigkeit, einer bestimmten Art einen Keimruhetyp zuzuordnen, besteht darin, dass ein Keimruhemechanismus das Vorhandensein eines anderen nicht ausschließt und ein Samen Kombinationen mehrerer solcher Mechanismen aufweisen kann. *Fraxinus excelsior* (VILLIERS und WAREING 1964) besitzt bei der Trennung von der Mutterpflanze einen ausdifferenzierten aber noch sehr kleinen Embryo, dessen Wachstum im Samen bei warmer Temperatur relativ schnell erfolgt, obwohl es durch ein Perikarp, das die Sauerstoffzufuhr einschränkt, behindert wird. Aber auch wenn der Embryo ausgewachsen ist, zeigt er eine Keimruhe und benötigt eine Stratifikationsperiode, bevor er keimfähig wird. In diesem Fall liegen einerseits Sauerstoffmangel, andererseits ein zuerst unreifer und dann physiologisch

inaktiver Embryo vor, alles Faktoren, die zur Verlängerung der effektiven Keimruheperiode des Samens beitragen.

Oekologische Bedeutung der Keimruhe. - Sie wird von AMEN (1963, 1966, 1974) klar definiert: bei ungünstigen Wachstumsbedingungen werden in einem lebensfähigen, aber sich im Keimruhezustand befindenden Samen sowohl die Lebensfähigkeit als auch das Differenzierungspotential des Individuums erhalten, wenn auch in einem scheinbar leblosen Zustand ("kryptobiotische Phase"). Tatsächlich besteht das Hauptziel der verschiedenen Keimruhemechanismen darin, die Keimung auf günstige Perioden zu beschränken, um das Ueberleben eines möglichst grossen Teils der Keimlinge zu sichern. Die Samen, die eine Stratifikationsperiode benötigen, verfügen über ein Kontrollsystem, das eine Keimung nur bei nachwinterlichen Bedingungen zulässt, wodurch vor allem die Gefahr des Erfrierens verringert wird (VILLIERS 1975).

Keimruhemechanismen wie z.B. die in einigen Samen enthaltenen wasserlöslichen Inhibitoren, die eine sehr grosse Regenmenge ertragen bevor sie ausgewachsen sind, dehnen die Keimungsperiode der Population über eine lange Zeitspanne aus. Somit werden einerseits Ueberbevölkerung durch Keimlinge und andererseits hohe Verluste als Folge ungünstiger Bedingungen nach einer massiven Keimung vermieden.

Zwei Systeme von Regulierungsmechanismen der Keimung werden von KOLLER (1960) anhand der wasserundurchlässigen Samenschalen beschrieben: entweder kann die Wasserundurchlässigkeit unregelmässig und über eine lange Zeit hin von der Samenpopulation verschwinden, oder sie kann unter Einwirkung eines bestimmten Umweltfaktors gleichzeitig bei fast der ganzen Population verschwinden. Im ersten Fall würden sich zufällig auftretende, für die Keimung ungünstige Bedingungen weniger stark auswirken. Im zweiten Fall würden besondere Standorte begünstigt.

Arten, die eine Keimruhe aufweisen, sind *in der alpinen Stufe* häufig. Nach PELTON (1956) weisen von den 18 von ihm untersuchten Arten 50% Keimruhe auf, nach BLISS (1958) von den 26 von ihm untersuchten Arten 25%.

Wie bei den Tieflandarten scheinen die Ursachen für die Keimruhe bei den Alpenpflanzen unterschiedlich zu sein, die häufigsten dürften jedoch mit der Samenschale zusammenhängen. Tatsächlich ist es im Labor bei mehreren Alpenpflanzen gelungen, durch Skarifikation die Keimruhe zu brechen oder die Keimrate zu erhöhen (PELTON 1956, AMEN und BONDE 1964, AMEN 1965, 1966, 1967,

BELL und AMEN 1970, FOSSATI 1976 und die vorliegende Arbeit). AMEN (1966) erklärt diesen Keimruhetyp durch einen offensichtlichen Zusammenhang zwischen Skarifikation und den normalerweise durch Solifluktion und Wind an den Standorten dieser Arten verursachten Reibungen. Eine zusätzliche Skarifikationsmöglichkeit ist in der Natur durch die Verdauungswirkung der epiphytischen Pilze gegeben; PELTON (1956) meint, dass während der natürlichen Stratifikationszeit im Winter die Pilze die Samenschale soweit aufweichen können, dass im folgenden Frühling eine Keimung ermöglicht wird. Die Samen bestimmter Arten werden auch von Weidetieren und Vögeln gefressen und unterliegen damit der Wirkung der Magensäuren, was ebenfalls einer chemischen Skarifikation der Schale entspricht.

MIROV (1936) hat bei seinen Untersuchungen einen direkten Zusammenhang zwischen der Meereshöhe und der Anzahl Pflanzen, die eine Stratifikation benötigen, festgestellt. KINZEL (1913, 1915, 1920) und LÜDI (1932) bezeichneten verschiedene Arten als "Frostkeimer"; das Kältebedürfnis für die Samenkeimung scheint jedoch in der alpinen Stufe nicht sehr häufig aufzutreten. AMEN (1966) führt diese Tatsache auf die isolierende Wirkung der Schneedecke und auf die kurze Vegetationsperiode der meisten Alpenpflanzen zurück. Nach Aussage von AMEN wäre eine temperaturabhängige Keimruhe unter solchen Bedingungen für das Ueberleben der Samen nicht von Vorteil. In einigen Fällen konnten jedoch bestimmte Stratifikationsbehandlungen experimentell als nützlich nachgewiesen werden (GIERSBACH 1937b, SCHROEDER und BARTON 1939, FAVARGER 1953, PELTON 1956, AMEN und BONDE 1964, BIANCO und BULARD 1976b).

In der alpinen Stufe erfolgt die Keimung normalerweise nicht früher als eine Woche nach der Schneeschmelze (SÖYRINKI 1938, 1939, SØRENSEN 1941); diese Tatsache kann mit der Bodentemperatur, die sich tagsüber auf 10-15°C erhöht, aber auch mit der Strahlungsstärke in Verbindung gebracht werden, wenn man bedenkt, dass 5 cm Schnee bestenfalls 30%, 20 cm nur noch 5% des Lichtes durchdringen lassen (TRANQUILLINI 1957). Dass Licht und Temperatur gekoppelt wirken können, d.h. dass bestimmte Lichtbedingungen von gewissen Temperaturen in ihrer Wirkung gesteigert, vermindert, eliminiert oder qualitativ geändert werden können, wurde auch von KOLLER et al. (1962) gezeigt.

Das Muster der Lichtempfindlichkeit bei Samen von Alpenpflanzen ist wenig bekannt, da die Lichtverhältnisse für die verschiedenen alpinen Standorte noch nicht systematisch untersucht wurden (AMEN 1966). Bei den Laboruntersu-

chungen, wo die Samen in parallelen Serien bei Licht und Dunkelheit getestet wurden (BLISS 1958, MOONEY und BILLINGS 1961, SAYERS und WARD 1966, FOSSATI 1976), keimte der grössere Teil der Arten besser bei Licht. Es konnte auch nachgewiesen werden, dass bestimmte Arten auf verschiedene Sektoren des Lichtspektrums oder auf phosphoreszierendes Licht positiv reagieren (KINZEL 1907, 1908a,b, BIANCO 1972, BIANCO und PELLEGRIN 1973, BIANCO und BULARD 1974 1976a). Ein Beispiel dafür stellt die von AMEN und BONDE (1974) untersuchte *Carex ebenea* vom Colorado Front Range dar, die bei fluoreszierendem und hellrotem Licht am besten keimt; die amerikanischen Autoren erklären diese Verhaltensweise als ökologische Anpassung: bekanntlich nimmt das Verhältnis von hellrotem zu dunkelrotem Licht vom Sommer bis zum Herbst ab; da die Samen von *Carex ebenea* im Spätsommer oder Anfang Herbst reifen, ist im Winterhalbjahr zu wenig hellrotes Licht vorhanden, so dass die Samen erst im Frühjahr keimen können.

Die Wirkungen des Lichtes können weiter in bestimmten Fällen durch die Zufuhr von Gibberellinsäuren ersetzt werden: BIANCO und PELLEGRIN (1973) haben gezeigt, dass bei Samen von *Loiseleuria procumbens* durch die Anwendung von fluoreszierendem Licht zum Teil eine Keimung hervorgerufen werden kann, während diese bei Dunkelheit ausbleibt. Die Zufuhr von verschiedenen Gibberellinsäuren in genau festgelegten Konzentrationen kann hingegen, auch bei Dunkelheit, zu einer vollständigen Keimung der Samen führen.

In bestimmten Fällen kann die einzelne Pflanze verschiedene Keimruhetypen aufweisen; sogar aus derselben Blüte gehen häufig Samen mit unterschiedlichem Keimruhegrad hervor, und es ist eine bekannte Tatsache, dass sich bei den Kompositen die Keimungsmerkmale der Samen der gleichen Pflanze voneinander unterscheiden (VILLIERS 1972). AMEN (1966) stellte anhand von alpinen Pflanzen aus den Rocky Mountains die Hypothese auf, dass die Keimruhe den Arten nicht nur Ueberleben und Fortdauer, sondern möglicherweise auch eine wichtige oder dominante Stellung in der Gemeinschaft sichert: die meisten von ihm untersuchten Arten, die Keimruhe aufwiesen, gehören zu den dominierenden Arten der alpinen Pflanzengesellschaften. Er nimmt deswegen an, dass die Keimruhe zur Organisation und Zusammensetzung der Pflanzengesellschaft beiträgt.

2.3. Keimbedingungen

BILLINGS und MOONEY (1968) stellen fest, dass die Keimruhe und somit der Zeitpunkt der Keimung in der arktischen und alpinen Vegetationszone von der Tundra-Umwelt und ihren niedrigen Temperaturen gesteuert werden. Diese Feststellung wird von CHABOT und BILLINGS (1972) erweitert: diese Autoren betrachten die Feuchtigkeit - und damit das Wasser - sowie die Temperatur als primäre und sekundäre, andere limitierende Faktoren als tertiäre Steuerungselemente.

Wasser. - Zum Zeitpunkt der Verbreitung enthalten die Samen normalerweise wenig Wasser. In diesem Zustand sind sie nicht keimfähig, weil sich ein Grossteil der lebenswichtigen biochemischen Prozesse im wässrigen Milieu abspielt. Sie müssen zunächst Wasser aufnehmen, und zwar - artspezifisch - mehr oder weniger viel (HUNTER und ERIKSON 1952); Wasser ist also für die Keimung unerlässlich.

Einige Untersuchungen haben weiter ergeben, dass die Keimung in bestimmten Fällen von den verschiedenen Feuchtigkeitsmengen abhängt (TEVIS 1958); in der Mehrzahl dieser Fälle ist anzunehmen, dass in der Natur der Regen eine Wirkung auf die Keimung ausübt, indem er zur Auswaschung von löslichen Hemmstoffen beiträgt (KOLLER 1955).

Temperatur (s. auch S. 17). - Biochemische und biophysikalische Aenderungen werden im Embryo von verschiedenen Temperaturen ausgelöst. Die Arten weisen spezifische Temperaturoptima auf (HESS 1974). Es wurde z.B. nachgewiesen, dass die optimale Keimungstemperatur der Alpenpflanzen im Labor zwischen 20°C und 30°C liegt (SAYERS und WARD 1966, BILLINGS und MOONEY 1968, CHABOT und BILLINGS 1972). *Gewm turbinatum*, aus den Rocky Mountains, keimt schnell (zu mehr als 50% innerhalb 3 Tagen) bei täglich zwischen 5°C und 15°C schwankenden Temperaturen. BLISS (1971) bezeichnete dieses Verhalten als Anpassung, die eine schnelle Keimung im Sommer ermöglicht, wenn das verfügbare Bodenwasser oft nur auf kurze Zeiträume beschränkt ist. Nach AMEN (1966) liegt kein Beweis dafür vor, dass Samen von Alpenpflanzen bei konstanten Temperaturen unter 10°C keimen können. HARPER (1965) deutete seinerseits an, dass doch ein gewisser Prozentsatz einer Samenpopulation an die Keimung bei niedrigen Temperaturen besonders angepasst sein könnte. CHABOT und BIL-

LINGS (1972) sind der Ansicht, dass, obwohl die durch niedrige Temperaturen hervorgerufene Verlangsamung des Stoffwechsels eine ausreichende Erklärung für die Nichtkeimung bei niedrigen Temperaturen darstellen könnte, die von HARPER angedeutete Möglichkeit geprüft werden sollte.

Alternierende Temperaturen wirken sich während der Keimungszeit sehr günstig aus. SAYERS und WARD (1966) haben festgestellt, dass bei den alpinen Pflanzen durch einen Wechsel von 10°C in der Nacht und 20°C am Tag die höchste Keimungsrate erzielt wird. Dies lässt sich nach TOOLE et al. (1956) damit erklären, dass die intermediären Atmungsprodukte, die bei höherer Temperatur erzeugt werden und sich für die Keimung bei dieser Temperatur als ungünstig erweisen, bei tieferen Temperaturen als Promotoren wirken können.

Nach KOLLER (1962) brauchen viele Arten zuerst eine Aktivierungsperiode bei tiefer Temperatur und dann eine Periode mit mittlerer Temperatur für die eigentliche Keimung.

Eine Wirkung üben auch tiefe Temperaturen auf bereits gequollene Samen aus: die Stratifikation kann einerseits zur Vermeidung von "physiologischen Zwergen" (COME 1970) und andererseits zur Aufhebung von Inhibitoren führen. Die Gibberellinsäure ersetzt möglicherweise die Kälteeinwirkung. Es wird deshalb angenommen, dass die Kälteeinwirkung eine Erhöhung des endogenen GA₃-Spiegels induziert (HESS 1974).

Schliesslich kann Kälte auch bewirken, dass die Samenschale weicher wird (COME 1970).

Sauerstoff. - Die Bereitstellung der für die Keimung notwendigen Energie aus der Atmung setzt Sauerstoff voraus. Das Vorhandensein von Sauerstoff in der Umgebung und im Samen stellt also in der Regel eine der Keimbedingungen dar.

THORNTON (1935) hat gezeigt, dass der ganze Samen (mit Schale) 50-60mal mehr Sauerstoff benötigt als der nackte Embryo. Daraus lässt sich schliessen, dass die Samenschale der Sauerstoffdiffusion einen grossen Widerstand entgegengesetzt. Der Autor meint, dass die Keimruhe u.a. von einem Sauerstoffmangel zu einem gewissen Zeitpunkt der Ontogenie induziert wird. Sauerstoff ist in Wasser nur schwer löslich. Bilden sich um den Samen Wasserfilme, so können sie zu einem Sauerstoffmangel innerhalb des Samens führen und somit einen Keimverzug verursachen (COME 1970).

Eine Wirkung von Sauerstoff als Promotor ist ebenfalls bekannt. Im Samen

sind nämlich Hemmstoffe nachgewiesen worden, die durch Oxydation ihre Wirkung verlieren (BLACK 1956, WAREING und FONDA 1956). DAVIS (1930) zeigte an *Xanthium*-Samen, dass ein zu schwacher Sauerstoffpartialdruck eine sekundäre Keimruhe zur Folge haben kann.

Licht (s. auch S. 17). - Ueber die Lichtempfindlichkeit von Samen sind viele Arbeiten veröffentlicht worden, u.a. jene von CHOUARD (1954), EVENARI (1956, 1965) und ROLLIN (1963, 1966, 1968). Die Untersuchungen haben zu einer Unterteilung der Samen in drei Gruppen geführt: die positiv lichtempfindlichen Samen (70%), deren Keimung durch Weisslicht begünstigt wird; die negativ lichtempfindlichen Samen (25%), deren Keimung durch Licht gehemmt und durch Dunkelheit begünstigt wird; und die nicht lichtempfindlichen Samen (5%), die bei Tageslicht und bei Dunkelheit gleich gut keimen. Diese Gruppierung gilt für ganze und frisch geerntete Samen, die bei normalen Temperatur- und Feuchtigkeitsbedingungen inkubiert werden. Werden sie dagegen trocken aufbewahrt, kann die Photoempfindlichkeit verloren gehen (COME 1970). Nach BARTON (1965a) kann die Lichtempfindlichkeit ausserdem von Faktoren wie Alter der Samenschale, Temperatur, Vorhandensein gewisser Lösungen usw. abhängen. ROLLIN (1956) sowie BLACK und WAREING (1959) zeigten, dass in der Samenschale Hemmstoffe photochemisch reagieren und inaktiviert werden.

2.4. Keimung

Definition. - Im allgemeinen wird im Labor ein Samen als gekeimt betrachtet, wenn die Radicula die Samenschale durchbrochen hat. Diese Definition wird auch im Rahmen dieser Arbeit für die Versuche in Petrischalen verwendet. Vom physiologischen Standpunkt aus gesehen, bedeutet das Durchbrechen der Samenschale durch die Radicula den Endpunkt des Keimungsprozesses (EVENARI 1957). In der Zeitspanne zwischen Quellung und Durchbrechen der Samenschale hat im Embryo eine irreversible Veränderung stattgefunden: vor der Verlängerung der Radicula kann nämlich der Samen ohne Schaden wieder entwässert werden; findet aber die Entwässerung erst nach Beginn des Wachstums statt, dann ist der Embryo, ausser in seltenen Ausnahmen, bereits tot. COME (1970) berichtet, dass mehrere Autoren diese irreversible Veränderung als die beste Charakterisierung der Keimung betrachten.

Die aus dem Samen austretende Radicula sorgt zuerst für die Befestigung des Keimlings im Boden. Bei den dikotylen Pflanzen wächst das Hypokotyl aus der Samenschale heraus, während die Kotyledonen zum grössten Teil noch darin stecken. Schliesslich zieht die sich beim weiteren Wachsen steigernde Spannung die Kotyledonen aus der Samenschale heraus, worauf der Keimling die Blätter zur Assimilation ausbreitet und ein selbständiges Leben beginnt. Bei den monokotylen Pflanzen tritt nach der Hauptwurzel - in einigen Fällen vor ihr - das einzige Keimblatt mit seinem Scheidenteil aus dem Samen heraus. Der Teil, der im Samen bleibt, dient als Saugorgan und führt dem Keimling die im Endosperm gespeicherten Reservestoffe zu. Dieser schiebt ziemlich bald sein erstes Blatt aus dem Scheidenteil des Kotyledons hervor (STRASBURGER et al. 1911).

In der *alpinen Stufe* ist die Zeitspanne, in der die Umweltbedingungen eine Keimung zulassen, sehr kurz. Die höchste Keimungsrate lässt sich normalerweise zu Beginn des Sommers feststellen (SÖYRINKI 1938, 1939, SØRENSEN 1941). Die in diesem Zeitraum, direkt nach der Schneeschmelze, keimenden Samen verfügen über einige Monate Zeit um Wurzeln zu schlagen, die ihnen die Nahrungsaufnahme ermöglichen und vor allem die Festigkeit während des folgenden Winters sichern. Risikoreicher und weniger vorteilhaft ist hingegen die Herbstkeimung, da die Keimlinge am Ende der Vegetationsperiode fast sofort ungünstigen Bedingungen ausgesetzt sind (s. Kap. 2.5., S. 23). BILLINGS und MOONEY (1968) stellten fest, dass in Hochlandtundren, wo im Spätsommer die Keimung grösstenteils durch den Mangel an Bodenfeuchtigkeit verhindert wird, die meisten Arten Samen ohne Keimruhe bilden. In Nasswiesen hingegen, wo sich die Bodenfeuchtigkeit lange hält, weisen viele der wichtigsten Arten eine Keimruhe auf (AMEN 1966).

Auch in der alpinen Stufe sind die Keimungsstrategien unterschiedlich. Einige Arten weisen einen verspäteten und verlängerten Keimungstyp auf (u.a. BONDE 1965 a,b); für andere dürfte z.B. die Hypothese von HESS (1974) zutreffen, nach der innere, temperaturabhängige Regulationen die Samenkeimung bei Eintritt einer niedrigen Temperatur unterbinden und sie erst später, nach Einwirkung der niedrigen Temperaturen über eine bestimmte, längere Zeitspanne hinaus zulassen.

2.5. Keimlings- und Jungpflanzenstadium

Keimlings- und Jungpflanzenphase stellen zweifellos die kritischsten und entscheidenden Zeitabschnitte im Lebenszyklus einer Pflanze dar, da sie gegenüber Umwelteinflüssen äusserst empfindlich sind. Nach CAVERS und HARPER (1967) sowie HAWTHORN und CAVERS (1976) ist anzunehmen, dass die grössten Unterschiede in der Häufigkeit einer Art an verschiedenen Standorten nicht auf die Keimung, sondern auf die unterschiedliche Ueberlebensrate der Keimlinge zurückzuführen sind und dass das Fehlen einer Art in einem bestimmten Biotop wenigstens teilweise an ihrer Unfähigkeit liegt, in diesem Biotop das Keimlingsstadium zu überleben. Die Autoren stellten fest, dass die Keimlinge eine grössere Sterblichkeit aufwiesen als erwachsene Pflanzen, und dies vor allem in den ersten Wochen, im Kotyledonenstadium oder kurz danach. CAVERS und HARPER (1967) haben in ihren Versuchen festgestellt, dass dort, wo Winterraussaaten durchgeführt worden waren, in den Monaten März und April eine Fülle von Keimlingen auftraten. Im späten Juni oder im Juli waren jedoch die meisten Keimlinge zugrunde gegangen. Ein zweiter Schub von Keimlingen folgte im späten Juli und im August, doch nur wenige überlebten Herbst und Winter. In der alpinen Stufe bestimmt die Unfähigkeit der Keimlinge sich zu etablieren die obere Verbreitungsgrenze einer Art (BLISS 1971).

WAGER (1938) stelle fest, dass die Sterblichkeit der weniger als 5 Jahre alten Jungpflanzen in der alpinen Stufe ca. 50% pro Jahr beträgt. Auch nach ZUBER (1968) gehen dort durchschnittlich mehr als die Hälfte der Keimlinge eines Sommers, die bis in den Herbst überleben, während des Winters zugrunde. Seiner Ansicht nach sind Frosthebungen und Gleitbewegungen des Bodens die Ursachen dafür. Die Frostwirkung, die oft zur Entwurzelung und Auswaschung der kleinen Pflanzen sowie zur physiologischen Austrocknung des Bodens führt, wird auch von BLISS (1971) und MILES (1973) für die hohe Sterblichkeit von Keimlingen und Jungpflanzen während des ersten Winters verantwortlich gemacht. Obwohl die Pflanzen in der alpinen Stufe der Alpen im Sommer nur selten der Trockenheit ausgesetzt sind (TRANQUILLINI 1964), können für die Jungpflanzen am Anfang ihres Entwicklungsstadiums, solange ihre Wurzeln noch sehr kurz sind, schon wenige niederschlagsfreie Tage tödlich sein. Weniger ausgeprägt sind diese Gefahren an Standorten mit einer geschlossenen

Pflanzendecke, die den Neuankömmlingen Schutz vor Frost und Solifluktion bietet. Nach BILLINGS und MOONEY (1968) könnte dies die Beobachtungen von GRIGGS (1956) in den Rocky Mountains erklären, wo Keimlinge vieler alpiner Arten in Polstern von *Silene acaulis* und ähnlichen Pflanzen häufiger auftreten und besser überleben als auf nacktem Boden. Im allgemeinen jedoch neigen geschlossene Gesellschaften dazu, neuen Pflanzen das Eindringen mittels Samen zu verwehren (CAVERS und HARPER 1967). Besonders in keimungsgünstigen Jahren führen die Licht-, vor allem aber die Wurzelkonkurrenz der Keimlinge untereinander sowie zwischen Keimlingen und ausgewachsenen Pflanzen zu einer erhöhten Keimlingssterblichkeit, insbesondere während der stärksten Wachstumsperioden (HAWTHORN und CAVERS 1976). Aus diesem Grunde sind die sogenannten "safe sites" - kleine offene Nischen, wo sich die Keimlinge etablieren können - von grosser Bedeutung (u.a. HARPER et al. 1961). Die äusserst geringe Keimlingsdichte in geschlossenen Gesellschaften lässt sich auch damit erklären, dass "safe sites" dort nur selten anzutreffen sind (MILES 1973). Einen weiteren limitierenden Faktor der Keimlingsdichte sind weidende Tiere. Ihr Einfluss wurde in bezug auf Wald und Grasland untersucht (SALISBURY 1942, CONNELL 1971, HARPER 1969, MILES 1974). Daten für die alpine Stufe liegen nicht vor, es ist aber anzunehmen, dass auch dort Pflanzenfresser, vor allem Nager, aber auch Vögel und niedere Tiere, wenigstens zum Teil eine selektive Rolle spielen.

Unter den limitierenden Faktoren seien auch die natürlichen intraspezifischen Selektionsprozesse erwähnt, ob sie nun stabilisierend (bei konstanter Umwelt) oder richtungsweisend (bei progressiver Umweltveränderung) sind.

Das Keimlingswachstum erfolgt in der alpinen Stufe unter natürlichen Bedingungen sehr langsam, am Ende der ersten Vegetationsperiode ist die Pflanze bei fast allen Arten noch winzig klein. Nach BILLINGS und MOONEY (1968) dient die erste Vegetationsperiode im Feld vornehmlich der Entwicklung des Wurzelsystems, da dies für das Ueberleben des Keimlings wegen der im Spätsommer in vielen alpinen Regionen stark austrocknenden Bodenoberfläche wichtig ist.

WAGER (1938) stellte fest, dass Jungpflanzen von *Luzula spicata* nach einem Jahr nur vier kleine Blätter aufwiesen, bei *Saxifraga oppositifolia* war das Wachstum so langsam, dass sich die Blätter erst im zweiten Jahr entwickelten. BONDE (1968) verglich die Jungpflanzen im ersten und dritten Sommer und

beobachtete dabei, dass die Anzahl der Blätter ziemlich konstant blieb (3 bis 3,8); nach zweimonatigem Aufenthalt im Gewächshaus vergrößerte sich die Blattzahl bei den gleichen Individuen von 3,8 auf 15 pro Pflanze und es entwickelten sich sogar Seitentriebe.

Ueber die Bedingungen, die die Entwicklung einer Pflanze vom Keimlings- bis zum Erwachsenenstadium braucht, ist wenig bekannt. Obwohl Keimlingsstadium und nachfolgende Entwicklungsphasen der Pflanze eng zusammenhängen, weisen verschiedene Autoren (u.a. MILES 1974, GRUBB 1977) darauf hin, dass bei mehreren Arten die optimalen Bedingungen für diese beiden Lebensphasen verschieden sein können.

Abiotische und biotische Umweltfaktoren beeinflussen den weiteren Verlauf der Pflanzenentwicklung. SCOTT und BILLINGS (1964) bewiesen, dass das Zusammenspiel mehrerer Faktoren ausschlaggebend ist und kein einzelner Faktor vorherrscht. In Untersuchungen von einwöchiger Dauer über die Wirkung bestimmter Umweltfaktoren auf das Jungpflanzenwachstum stellte BLISS (1956) fest, dass sich kaum Zusammenhänge herstellen lassen, da in einer so kurzen Zeitspanne die ausschlaggebenden Umweltbedingungen oft verwischt sind.