

Anwendung quantitativ embryologischer Methoden in Entwicklungsbiologie und Reproduktionsökologie der Pflanzen

Von JOHANNA WAGNER*, MAJA ACHALKAZI** und STEFAN MAYR*

(Vorgelegt in der Sitzung der math.-nat. Klasse am 3. März 1994 durch das w. M.
W. LARCHER)

Zusammenfassung

Am Beispiel von Gebirgspflanzen der Zentralalpen und des Zankaukasus mit unterschiedlicher Phänologie wird die Anwendung quantitativ embryologischer Meßmethoden vorgestellt. Am natürlichen Standort wurden vom Knospenzustand bis zur Fruchtreife kontinuierlich Proben gesammelt und in eine Fixierlösung eingelegt. Nach Präparation und Aufhellung können die Samenanlagen und Samen unter dem Mikroskop bei Interferenzkontrast untersucht und vermessen werden. Über ein selbsterstelltes Computerprogramm lassen sich die Meßdaten statistisch auswerten, abgeleitete Dimensionsquotienten (z. B. Embryoindex) und Größenparameter (z. B. Volumina) berechnen und grafisch darstellen. Aus dem zeitlichen Verlauf des Längen- und Dickenwachstums und der Volumenzunahme des Samens, des Nährgewebes und des Keimlings ist der jeweilige Entwicklungszustand und der spezifische Zeitbedarf für die Samenbildung zahlenmäßig genau erfassbar.

Der Zeitbedarf vom Blühbeginn bis zur Samenreife („spezifische Reproduktionsdauer“) beträgt bei der einjährigen Enzianart *Gentianella caucasea* nur zwei Wochen, bei der ausdauernden Art *Gentiana pyrenaica* etwa ein Monat. Der sehr früh blühende Steinbrech *Saxifraga oppositifolia* mit nachfolgenden Wachstumsschüben und reichlicher Fettspeicherung in den vegetativen Organen benötigt 70 bis 80 Tage für die Samenbildung. Die spezifische Reproduktionsdauer von Gebirgspflanzen mit typischem phänologischen Verhalten wie *Primula minima* und *Carex curvula* beträgt rund 55 Tage. Ein Vergleich des spezifischen Zeitbedarfs für die Samenbildung mit dem am Wuchsplatz verfügbaren Zeitraum zwischen Blühbeginn und regelmäßigen Herbstfrösten („potentieller Reproduktionszeitraum“) ergibt, daß in der alpinen Stufe nur etwa die Hälfte bis zwei Drittel dieses Zeitrahmens benötigt wird.

1. Einleitung

Die klassische Embryologie der Blütenpflanzen befaßt sich mit den morphologischen und zytologischen Veränderungen während der Bildung der männlichen und weiblichen Gametophyten und der Embryo- und Samenentwicklung (SCHNARF 1929, MAHESHWARI 1950, RUTISHAUSER

* Institut für Botanik, Universität Innsbruck
Botanisches Institut, Georgische Akademie der Wissenschaften, Tiflis

1969). In einer Vielzahl von Studien an zahlreichen Familien, Gattungen und Arten der Angiospermen wurde ein hoher Kenntnisstand erreicht (JAKOVLEV 1981, 1993; BATYGINA und JAKOVLEV 1985, 1987; JOHRI et al. 1992). Dadurch wurde die vergleichende Embryologie der Blütenpflanzen, über ihre eigenständige Zielsetzung hinaus, zu einer wichtigen Grundlagenwissenschaft für die Entwicklungsbiologie, die Taxonomie und die Evolutionsforschung. Die Ergebnisse der morphologischen Embryologie sind auch die Grundlagen für physiologische Untersuchungen, hauptsächlich über Befruchtungsprobleme, über hormonelle Auslöser für reproduktive Prozesse und über die Auswirkung der Assimilatversorgung auf das Samen- und Fruchtwachstum (MARSHALL und GRACE 1992). Der Einsatz molekularbiologischer Konzepte und Methoden wird künftig verstärkt Einblicke in die differentielle Genaktivität und Genexpression geben, wobei bedeutende Erkenntnisfortschritte bezüglich der Regulation der Embryonalentwicklung zu erwarten sind (THOMAS 1993).

Über den exakten Verlauf der Samenentwicklung der Pflanzen auf ihrem natürlichen Standort und unter den dort gegebenen Umweltbedingungen ist wenig bekannt. „How the environment controls reproductive behavior in wild plants in most natural communities is simply not known and is an obvious subject for future research“ (LYNDON 1992: p. 27). Derartige Untersuchungen sind für populations- und genökologische Fragestellungen wichtig, und sie liefern, zusammen mit phänologischen Aufnahmen und Zuwachsdaten, wertvolle Informationen für die Standortcharakterisierung (URBANSKA und LANDOLT 1990).

Die quantitative Erfassung des Differenzierungs- und Wachstumsverlaufs des Keimlings und des Nährgewebes im Samen gibt Einblicke in funktionelle und reproduktionsökologische Eigenheiten der Pflanzen. Vergleichende Untersuchungen der Samenentwicklung an klimatisch unterschiedlichen Standorten lassen die Reaktionsamplitude einer Art erkennen. Für derartige Untersuchungen müssen verschiedene embryologische Meßparameter an zahlreichen Vergleichsproben aufgenommen werden. Dies ist nur unter Einsatz von geeigneten Präparations- und mikroskopischen Untersuchungsmethoden sowie computergestützter Datenverarbeitung möglich.

2. Methodik

Probenentnahme: Innerhalb abgesteckter Dauerflächen oder von markierten Pflanzen werden ab dem Erscheinen der Blütenknospen bis zur Fruchtreife Proben in statistisch repräsentativer Menge entnommen. Vor allem während der Aufblühphase bis etwa zwei Wochen nach dem Abblühen sind wöchentlich mindestens zweimal, wenn nötig auch täglich, Proben zu nehmen. Gleichzeitig wird der phänologische Zustand der Pflanze bzw. der Population numerisch definiert.

Probenfixierung und Konservierung: Ganze Knospen, Blüten oder Früchte werden sofort nach der Entnahme in ein Fixiergemisch aus Formalin, Propionsäure und 50%igem Ethanol im Verhältnis 5 : 5 : 90 eingelegt und bis zum Aufarbeiten bei 5° C aufbewahrt.

Präparation für die mikroskopische Untersuchung: Samenanlagen und Samen, bei Gräsern die ganzen Karyopsen, werden unter dem Präpariermikroskop in der Fixierlösung freigelegt und auf einen Objektträger in einen Tropfen Aufhellmedium nach HERR (1971) übertragen. Die verwendete Mischung besteht aus 85%iger Milchsäure, Chloralhydrat, Phenol, Nelkenöl und Xylol im Gewichtsverhältnis 2 : 2 : 2 : 2 : 1. Der Brechungsindex dieser Mischung ist dem der Untersuchungsobjekte ähnlich, wodurch die Samenanlagen durchsichtig erscheinen. Der Aufhellungsprozeß dauert je nach Objektgröße zwei Stunden bis zwei Tage. Diese Präparationsmethode eignet sich wegen ihrer Einfachheit und Schnelligkeit besonders für die Bearbeitung großer Probenmengen. Allerdings kann man die Präparate nur wenige Wochen aufbewahren. Die Dokumentation erfolgt daher durch mikrophotographische Serienaufnahmen.

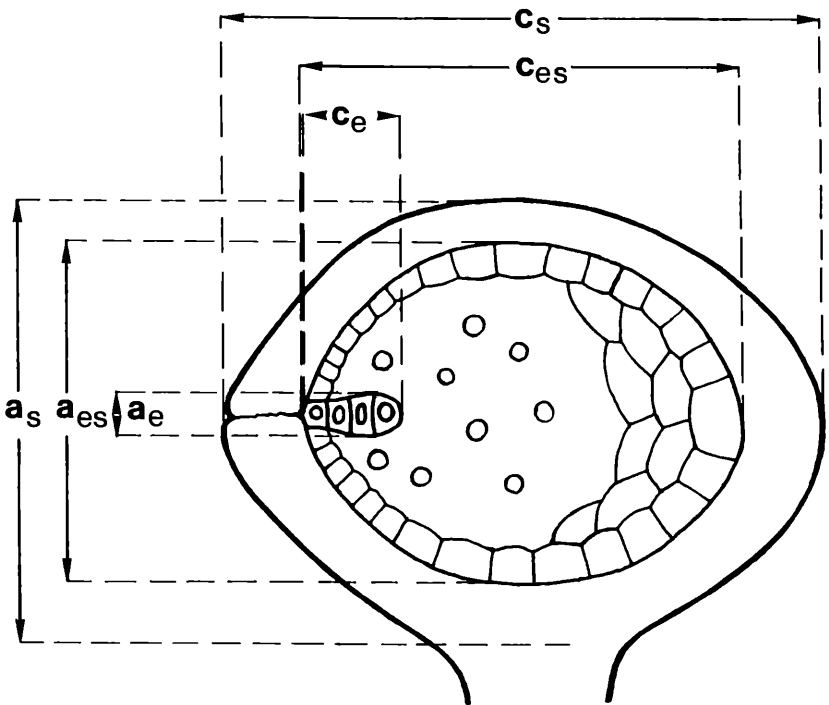


Abb. 1: Hemitrope Samenanlage vom Typ *Gentianella germanica* nach der Befruchtung. Das Integument umschließt den Embryosack. Dieser enthält einen vierzelligen Proembryo, nucleäres und zelluläres Endosperm und ein antipodiales Gewebe am chalazalen Ende. Meßgrößen: Längster Durchmesser der (C_s) Samenanlage, (C_{es}) des Embryosacks und (C_e) des Embryos. Größte Breite von (a_s) Samenanlage, (a_{es}) Embryosack und (a_e) Embryo. Der Durchmesser b steht senkrecht auf a , je nach Lage der Samenanlage im Präparat kann a oder b bestimmt werden.

Interferenzmikroskopie: Die durchsichtigen Objekte werden unter dem Mikroskop im Interferenzkontrast nach NOMARSKI untersucht. Durch dieses Verfahren werden Strukturen in verschiedenen optischen Ebenen eines Totalpräparates kontrastreich dargestellt. Dies erspart das zeitaufwendige Herstellen von Schnittserien. Die Aufhelltechnik ist aber nur bis zu einer Objektdicke von 0,5 mm einsetzbar, da sonst die Transparenz unbefriedigend ist. Schwierigkeiten ergeben sich auch bei phenolischen Einlagerungen in der Samenschale und der Anhäufung von Speicherstoffen im Nährgewebe. In diesen Fällen müssen die undurchsichtigen Samentteile abpräpariert oder der Embryo herausgelöst werden. Um die untersuchten Objekte nicht zu quetschen und ihre Form nicht zu verändern, wird das Deckglas mit dünnen Glasstreifen oder Knetmasse seitlich unterlegt. Dies hat aber zur Folge, daß bei stärkeren Vergrößerungen (ab 40facher Objektvergrößerung) die Abbildungsschärfe vermindert ist.

Meßvorgang: Pro Entnahmeterrain werden mindestens 30 Samen oder Samenanlagen aus einer repräsentativen Anzahl von Blüten untersucht und abgemessen. Dabei werden die drei zueinander senkrecht stehenden Durchmesserachsen von Samenanlage und Embryosack bzw. Embryo, Nährgewebe und gesamtem Samen in Einheiten eines Okularmikrometers abgelesen und protokolliert. Bei anatropen Samenanlagen verläuft die Längsachse (c) annähernd parallel zum Funiculus, bei hemitropen und campylotropen Samenanlagen senkrecht dazu (Abb. 1). Von gekrümmten Embryosäcken und Embryonen wird die tatsächliche Länge durch Nachsetzen des Okularmikrometers bestimmt. Je nach Lage der untersuchten Objekte im Präparat kann die Querachse a oder b bestimmt werden. Das vollständige Meßprotokoll enthält in tabellarischer Form die morphologischen und phänologischen Angaben zur Pflanze, alle embryologischen Parameter zu jeder Einzelmessung und die Berechnungsfaktoren für die Umrechnung von Skalenteilen in absolute Einheiten (μm).

3. Meßdatenverarbeitung

Für die Auswertung der zahlreichen Meßdaten und die Visualisierung der Größenverhältnisse wurde ein eigenes Computerprogramm erstellt. Das Programm ist in QBasic geschrieben und gliedert sich in folgende Operationsebenen:

Dateneingabe: Die einzelnen Meßwerte werden in Skalenteilen des Objektmikrometers eingegeben. Die Rohdaten werden als Datenblöcke in eigenen Datendateien gespeichert und können jederzeit korrigiert, ergänzt und verarbeitet werden.

Datenberechnung: In dieser Verarbeitungsebene werden die Rohdaten mit den entsprechenden Umrechnungsfaktoren multipliziert und in μm abgespeichert. Von diesen Primärdaten ausgehend, werden Mittelwerte und Standardabweichungen der einzelnen Achsenlängen berechnet. Aus den Primärdaten werden in der Folge allometrische Indices (a/b , a/c) und Volumina abgeleitet. Ein wichtiger Dimensionsquotient ist

der *Embryoindex* (EI), der das Verhältnis Embryolänge zu Samenlänge ausdrückt (SMIRNOVA 1965) und quantitative Auskunft über den Entwicklungsgrad des Embryos gibt. Die Berechnungen können nach verschiedenen wählbaren Ordnungskriterien durchgeführt werden, z. B. nach dem Datum der Probenentnahme oder nach dem phänologischen oder embryologischen Entwicklungszustand.

Grafische Darstellung: Im Grafikmodus des Programms lassen sich für die verschiedenen Entwicklungsphasen die Größenverhältnisse von Samenanlagen und Samen und ihrer Teile modellhaft darstellen. Derzeit beruhen die schematischen Modelle auf einfacher Berechnung von Ellipsoiden auf Grundlage der drei Achsenmaße. Daher vermitteln sie zwar eine Vorstellung der räumlichen Ausdehnung der einzelnen Komponenten der Samenanlagen und Samen, geben aber nicht ein wirkliches Abbild von Form oder Position der Samenstrukturen.

4. Anwendung quantitativ embryologischer Methoden

Anhand von Fallbeispielen soll die Eignung und Aussagefähigkeit embryologisch-phänometrischer Untersuchungen für entwicklungsbiologische und reproduktionsökologische Fragestellungen vorgestellt werden.

4.1. Quantitative Charakterisierung der embryologischen Stadien während der Samenbildung

Die Entwicklung von der Embryosackbildung über die Befruchtung bis zur Samenreife läuft über bezeichnende Stadien. Im Regelfall entwickelt sich aus der chalazalen Megaspore der Embryosack mit dem Eiapparat, den Antipoden und einer stark vakuolisierten Zentralzelle mit zwei Polkernen oder einem bereits sekundären Embryosackkern. Nach der Befruchtung entsteht meist aus dem triploiden Endospermkern durch freie Kernteilungen ein nukleäres Endosperm. Je nach Pflanzenart wird das Endosperm früher oder später zellulär, oder es wird durch das Perisperm oder einen cotyledonar speichernden Embryo verdrängt. Die Embryogenese durchläuft folgende charakteristische Stadien: Zygontenteilung und Suspensorbildung, Quadranten- und Oktantenstadium (vier- bis achtzelliger Embryo), Globulärstadium (vielzellige Embryokugel), Ausbildung der Cotyledonarprimordien (Cardioidstadium bei Dicotylen) und beginnende Streckung der Embryoachse (Torpedostadium). In der letzten Phase der Samenentwicklung können sich die Cotyledonen und die Embryoachse noch weiter verlängern.

Bei den bisher von uns untersuchten Gebirgspflanzen beginnt die Embryoentwicklung später als die Endospermentwicklung. Zum Zeitpunkt der Zygontenteilung ist der Embryosack schon durch eine endospermale Kerntapete ausgekleidet. Mit Eintritt in das Globulärstadium ist das zelluläre Speichergewebe weitgehend fertiggestellt und mit Reservestoffen ausgestattet. Wenig später sind Samen und Nährgewebe in ihrer Größe ausgewachsen und die Samenschale verfestigt sich. Meist erst im

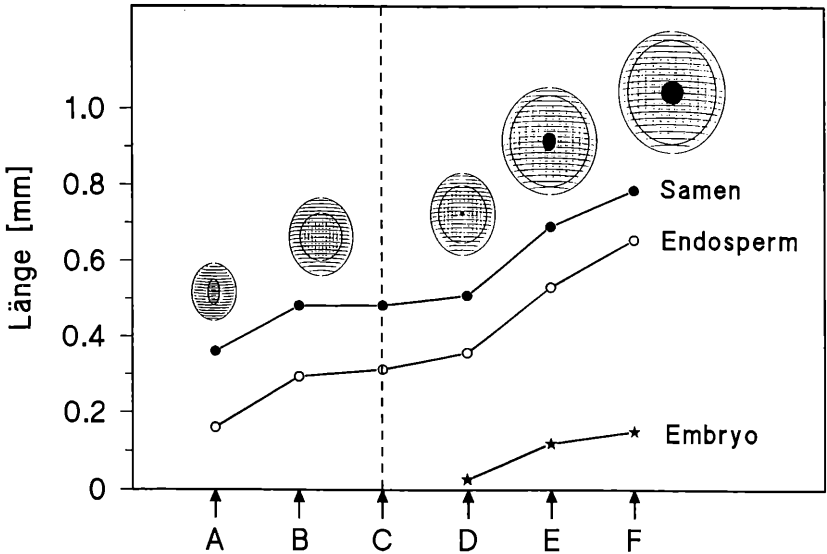


Abb. 2: Größenveränderungen während der Samenenwicklung bei *Gentianella germanica*. Die Kurve zeigt die stadienbezogene Längenzunahme von (●—●) Samenanlagen und Samen, (○—○) Embryosack und Endosperm sowie des (*—*) Embryos. Stadien: A Embryosackbildung; B Embryosack befruchtungsreif; C Befruchtung; D Zygote, Endosperm nucleär; E Embryo im Globulärstadium, Endosperm zellulär; F Embryo im Cardioidstadium, Samenreife. Die Ellipsoidmodelle veranschaulichen die Volumenverhältnisse. Die äußere Kontur entspricht der Oberfläche der Samenanlage bzw. des Samens, die innere Kontur umgrenzt den Embryosack (Stadien A, B, C) bzw. das Endosperm (Stadien D, E, F); Zentrum: Zygote (D) bzw. Embryo (E, F).

Stadium der abschließenden Samenreife beginnt der Keimling mit der Ausformung der Embryonalorgane.

Den verschiedenen Erscheinungsbildern aufeinanderfolgender Stadien der Samenenwicklung entsprechen Größenordnungen und Größenverhältnisse zwischen Keimling, Nährgewebe und Samenhülle (Abb. 2). Zahlenmäßige Angaben über Zuwachsverlauf und Verschiebungen der Größenverhältnisse geben Auskunft über den Reifegrad des Keimlings und die Ausstattung des Samens mit Nährgewebe in den verschiedenen Entwicklungsphasen unter den am Standort gegebenen Bedingungen.

Die gestaffelte Abfolge in der Samenenwicklung ist vor allem für Pflanzen aus Gebieten mit kurzer Vegetationsperiode, also auch für Gebirgspflanzen, von großer Bedeutung. Bei vorzeitiger Unterbrechung der Versorgung durch die Mutterpflanze, etwa bei frühem Einschneien im Herbst, können unterentwickelte Embryonen weiterwachsen und nachreifen, falls das Nährgewebe rechtzeitig ausgebildet ist. Ein typisches Beispiel für eine rasche Endospermentwicklung bei gleichzeitig verzögerter Embryogenese bietet die einjährige *Gentianella germanica* (Willd.) BÖRNER. Der Übertritt vom Kugelstadium in das Cardioidstadium er-

folgt kurz vor dem Aufspringen der Samenkapsel. Abgeworfene Samen enthalten einen sehr kleinen Keimling im Cardiodstadium. Die Keimfähigkeit wird erst erreicht, nachdem der Embryo nachgewachsen ist und mögliche weitere Keimsperrern abgebaut worden sind. Unter Umständen könnte das mehrere Jahre in Anspruch nehmen. Durch Behandlung mit dem Phytohormon Gibberellinsäure läßt sich feststellen, ab welchem Differenzierungsgrad unreife Embryonen zur Keimung gebracht werden können. Samen von *Gentianella germanica* können schon zur Keimung angeregt werden, wenn sich der Embryo noch im Globulärstadium befindet, vorausgesetzt das Nährgewebe ist ausgereift und die Samenschale weitgehend differenziert.

4.2. Zeitverlauf der Samenentwicklung bei Gebirgspflanzen

In Abbildung 3 werden Zeitverläufe der Samenentwicklung einer einjährigen und einer ausdauernden Enzianart aus 2100–2200 m MH im Zentralkaukasus verglichen. Die annuelle *Gentianella caucasea* (LODDIGES ex SIMS) HOLUB beginnt in der ersten Dekade des August zu blühen,

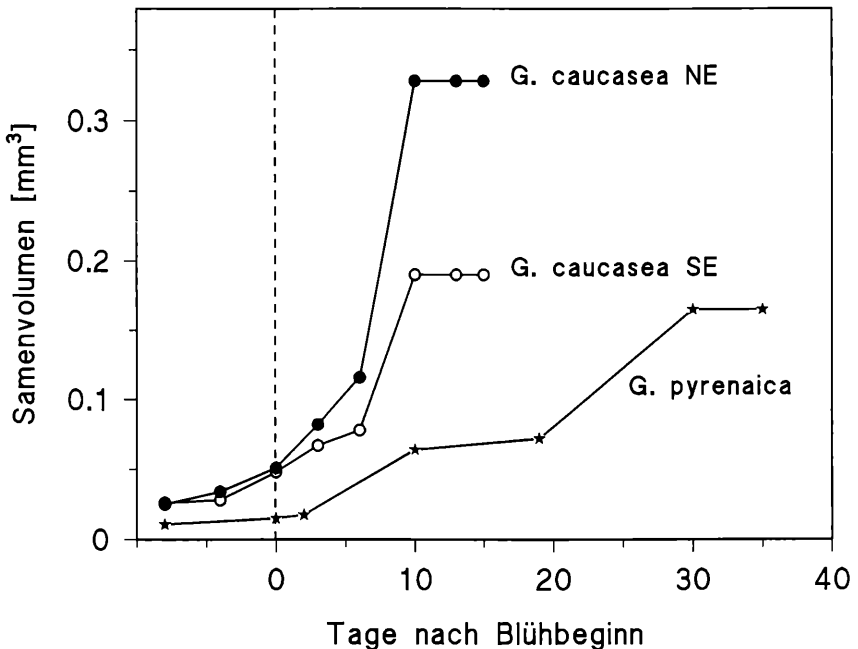


Abb. 3: Zeitlicher Verlauf der Volumenzunahme von Samenanlagen und Samen des einjährigen Enzians *Gentianella caucasea* von einem Nordoststandort (NE) und einem Südhang (SE) in 2100–2200 m MH und der perennierenden *Gentiana pyrenaica* aus gleicher Höhenlage. Strichlierte Linie: Öffnen der Blüten.

schon zwei Wochen später sind die ersten Samen reif. Von dieser Art wurden Proben von zwei verschiedenen Standorten entnommen, nämlich von einer nordostgeneigten Lichtung zwischen Birkengestrüpp („NE-Standort“) und von einem stark windausgesetzten, südostgeneigten Grashang („SE-Standort“). Es stellte sich heraus, daß auf den unterschiedlichen Standorten die Samenentwicklung gleich schnell verlief, die Samen der Pflanzen vom feuchteren NE-Standort aber größer waren. Die Samenentwicklung des perennierenden Enzians *Gentiana pyrenaica* L. aus gleicher Höhenlage, von der auch die Proben von *Gentianella caucasea* entnommen wurden, verlief wesentlich langsamer als jene des einjährigen Enzians. *Gentiana pyrenaica* beginnt im Juni zu blühen und benötigt ca. 30 Tage für die Samenreifung. Wenn sich die Fruchtkapseln von *Gentiana pyrenaica* öffnen, befindet sich der Embryo im Torpedostadium mit einer durchschnittlichen Länge von 332 µm. Die Kapseln von *Gentianella caucasea* entlassen ihre Samen hingegen im Cardioidstadium mit einem Embryo von durchschnittlich 224 µm Länge.

Die quantitative Analyse des reproduktiven Entwicklungsverhaltens der untersuchten Enzianarten zeigt grundsätzliche Unterschiede auf: Der zeitliche und allometrische Verlauf des Wachstums von Keimling und Nährgewebe folgt dem spezifischen (genotypischen) Entwicklungsmuster, die größenmäßige Ausgestaltung wird aber zusätzlich vor allem durch den Ernährungszustand der Mutterpflanze und die Assimilatanteile aus den vegetativen Organen modifiziert.

Zur Charakterisierung des Entwicklungsfortschritts während der Samenbildung eignet sich besonders die Darstellung des Zeitverlaufs von Embryoindices. In Abbildung 4 sind solche Zeitverläufe für vier standortstypische Pflanzenarten der alpinen und subnivalen Stufe der Zentralalpen gegenübergestellt: *Carex curvula* ALL. aus einem alpinen Krummseggenrasen in 2500 m MH (ERSCHBAMER et al. 1994); *Primula minima* L. von schneereichen Stellen in 2000 m MH (unveröffentlichte Messungen); *Saxifraga oppositifolia* L. aus der Polsterpflanzenstufe in 2300 m MH und *Cerastium uniflorum* CLAIRV. aus einem Gletschervorfeld in 3250 m MH (WAGNER und TENGG 1993). *Primula minima* und *Saxifraga oppositifolia* bilden die Blütenprimordien im Sommer des Vorjahres aus, und schon vor Winterbeginn sind die Blütenknospen ausgestaltet (ZACHHUBER 1975; LARCHER 1980), so daß sich die Blüten sehr bald nach der Frühjahrsschneesmelze öffnen. Auch *Carex curvula* überwintert mit differenzierten Blütenanlagen und blüht in der ersten Junidekade. In *Cerastium uniflorum* erfolgt die Blüteninduktion während des Winters unter der Schneedecke, und die Blütenknospen werden im Laufe eines Monats am Frühjahrsaustrieb ausgestaltet (ZACHHUBER 1969); die Blüten öffnen sich daher erst im Hochsommer.

Das Keimlingswachstum ist bei *Cerastium uniflorum* am schnellsten, obwohl die klimatischen Bedingungen in der subnivalen Stufe erheblich ungünstiger sind als auf den Standorten der anderen Arten. Am langsamsten und mit anfänglicher Verzögerung entwickeln sich die Embryonen von *Saxifraga oppositifolia*. Dieser Steinbrech blüht sehr früh.

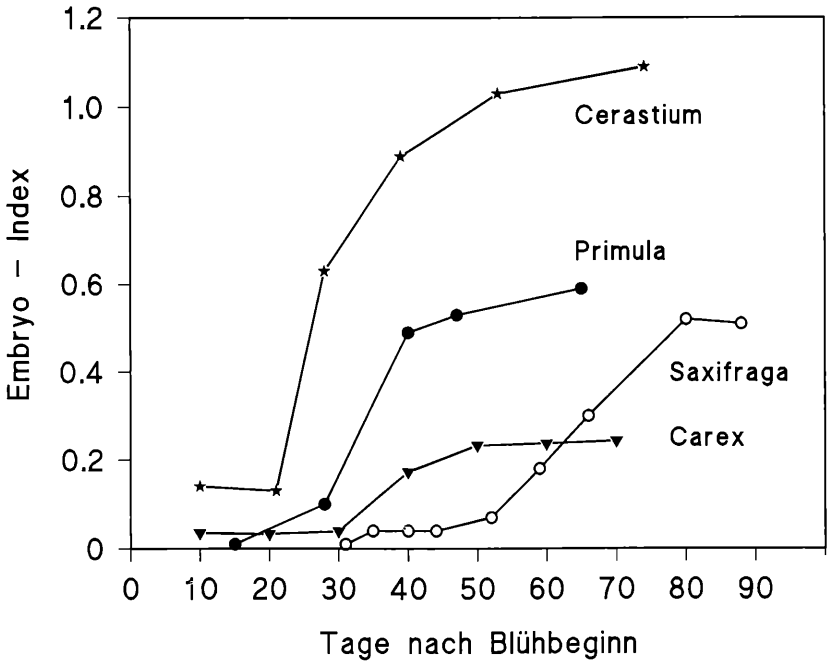


Abb. 4: Zeitlicher Verlauf der Embryoindices (Embryolänge/Samenlänge) während der Samenentwicklung von *Cerastium uniflorum*, *Primula minima*, *Carex curvula* und *Saxifraga oppositifolia*. Ein steiler Anstieg des Embryoindex zeigt die intensive Wachstumsphase des Embryos an, in der die Keimblätter und die Keimachse angelegt werden. Bei *Cerastium uniflorum* überschreitet der Embryoindex den Wert 1, weil der Embryo gekrümmt im Samen liegt.

Unmittelbar nach der Blütezeit setzt das vegetative Wachstum ein, im Sommer wird reichlich Fett im Sproß und in der Pfahlwurzel gespeichert (ZACHHUBER und LARCHER 1978). Dadurch verzögert sich offensichtlich die Samenentwicklung. Ähnliches dürfte durch das Alternieren von vegetativem und reproduktivem Wachstum bei *Carex curvula* geschehen, deren Fortpflanzungsstrategie klonische Regeneration gegenüber Samenvermehrung fördert (GRABHERR et al. 1978). *Primula minima* und andere Bergprimeln geben der Samenbildung größere Priorität gegenüber vegetativem Wachstum und Speicherung; Die reproduktive Entwicklung verläuft schnell, dann werden die unterirdischen Speicherorgane mit Stärke aufgefüllt.

4.3. Spezifischer Zeitbedarf von Gebirgspflanzen für die Samenbildung und standörtlich potentieller Reproduktionszeitraum

Der Zeitbedarf für die Ausgestaltung des Keimlings und die Auffüllung des Nährgewebes ist je nach Pflanzenart verschieden. Die Dauer

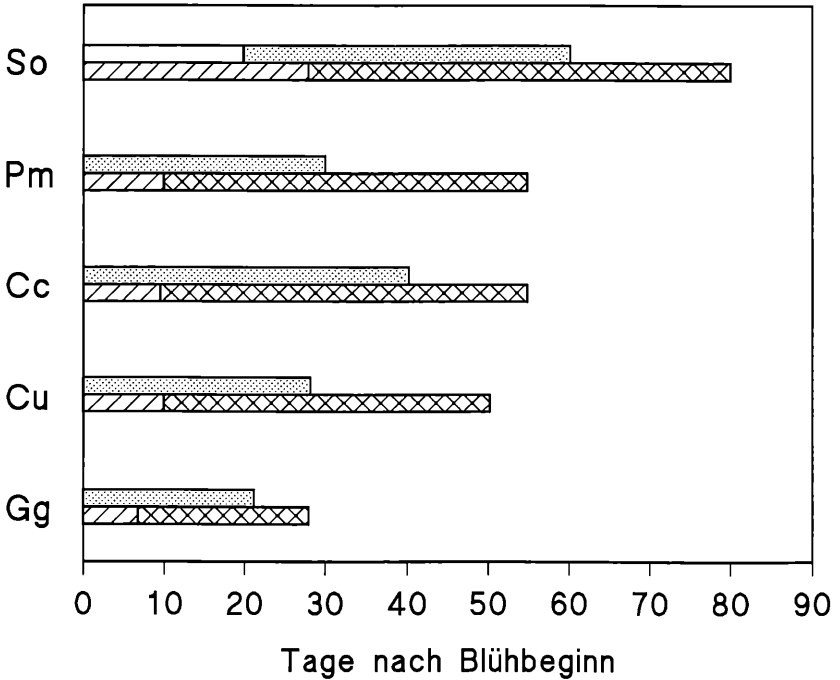


Abb. 5: Zeitbedarf für die Ausbildung des Nährgewebes und die Ausgestaltung des Keimlings in Samen von *Saxifraga oppositifolia* (So), *Primula minima* (Pm), *Carex curvula* (Cc), *Cerastium uniflorum* (Cu) und *Gentianella germanica* (Gg). Punktraster: Bildung des Nährgewebes; bei *S. oppositifolia* beginnt die Endospermentwicklung erst 20 Tage nach der Befruchtung. Schraffiert: Zygotenruhe. Kreuzschraffiert: Keimlingsentwicklung.

zwischen Bestäubung bzw. Befruchtung und Ausdifferenzierung der Samen wird als *spezifische Reproduktionsdauer* definiert (WAGNER und TENGG 1993). Mit zunehmender Meereshöhe verringert sich die kleinklimatisch begrenzte *potentielle Vegetationsperiode* zwischen der Schneeschmelze im Frühjahr und dem Absinken der Tagesmitteltemperaturen unter die 0° C-Grenze im Herbst (SVOBODA 1977) bzw. dem Aufbau der Winterschneedecke. Für die reproduktive Entwicklung der Pflanzen steht nicht die volle potentielle Vegetationsperiode zur Verfügung, sondern der Zeitraum zwischen Blühbeginn und Eintritt des Bergwinters. Der *potentielle Reproduktionszeitraum* wird daher besonders bei spätblühenden Pflanzenarten stark eingeschränkt.

Dies kommt in der Abbildung 5 klar zum Ausdruck. *Saxifraga oppositifolia* blüht sofort nach der Schneeschmelze (in 2300 m MH um Mitte Mai), ihr Zeitbedarf für die Samenausbildung beträgt 70 bis 80 Tage. *Primula minima*, die eine Woche bis 10 Tage nach dem Ausapern (am Entnahmeplatz: Ende Mai) blüht, und *Carex curvula*, die Anfang Juni blüht, beanspruchen eine spezifische Reproduktionsdauer von etwa 55

Tagen für die Ausgestaltung des Keimlings. Eine kurze spezifische Reproduktionsdauer von 40 Tagen findet man bei *Cerastium uniflorum*, das auf seinem subnivalen Standort mit einer knappen Vegetationsperiode zurecht kommen muß. *Gentianella germanica*, die als einjährige Pflanze erst Anfang August zum Blühen kommt, bildet die Samen innerhalb eines Monats aus.

Vergleicht man den spezifischen Zeitbedarf der untersuchten Arten für die Samenbildung mit dem auf ihren Wuchsorten verfügbaren Zeitraum zwischen Blühbeginn und Beginn der regelmäßigen Herbstfröste, so stellt sich heraus, daß für die reproduktive Entwicklung normalerweise reichlich Zeit bemessen ist. *Primula minima*, *Carex curvula* und *Saxifraga oppositifolia* in 2000 bis 2500 m MH nützen den verfügbaren Zeitraum nur zu 40 bis 55 % aus. Unter den klimatischen Bedingungen der subnivalen Stufe beanspruchen *Saxifraga oppositifolia* und *Cerastium uniflorum* 70 bis 85 % des verfügbaren Zeitraums. Sogar die spätblühende *Gentianella germanica* ist imstande, den größten Teil der im August und September aufblühenden Infloreszenzen in 62 % des gegebenen Zeitrahmens zur Fruchtreife zu bringen.

Den Gebirgspflanzen bleibt somit in ihrem Hauptbesiedlungsgebiet für die reproduktive Entwicklung eine Zeitreserve, die ihnen eine breite vertikale und mikroklimatische Verbreitungsamplitude ermöglicht und auch witterungsmäßig ungünstigere Jahre überbrücken läßt. Klimaänderungen würden sich zunächst nicht durch die Begrenzung der Zeitspanne für die reproduktive Entwicklung auswirken, sondern modifikative Veränderungen von Samengröße und Samenmenge hervorrufen (siehe Abb. 3). In der Folge würden sich die Konkurrenzverhältnisse zwischen den verschiedenen Arten ändern und Migrationen auslösen.

Dank

Die Österreichische Akademie der Wissenschaften hat diese Untersuchungen in Durchführung des IGBP-Programmes (GCTE) unterstützt. Dr. MAJA ACHALKAZI bedankt sich für die Finanzierung der Forschungsaufenthalte in Österreich im Rahmen des Wissenschaftler-austausches mit der Georgischen Akademie der Wissenschaften.

Literatur

- BATYGINA, T. B., JAKOVLEV, M. S. (Hrsg.) (1985, 1987): Sravnitel'naja embriologija cvetkovykh rastenii. Vol. III-IV. Izdat. Nauka, Leningrad.
- ERSCHBAMER, B., WINKLER, J. WAGNER, J. (1994): Vegetative und generative Entwicklung von drei *Carex curvula*-Sippen in den Zentralalpen. Flora, im Druck.
- GRABHERR, G., MÄHR, E., REISIGL, H. (1978): Nettoprimärproduktion und Reproduktion in einem Krummseggenrasen (*Caricetum curvulae*) der Ötztaler Alpen, Tirol. Oecol. Plant 13: 227-251.
- HERR, J. M. (1971): A new clearing-squash technique for the study of ovule development in Angiosperms. Amer. J. Bot. 58: 785-790.

- JAKOVLEV, M. S. (Hrsg.) (1981, 1983): Sravnitel'naja embriologija cvetkovych rastenii. Vol. I–II. Izdat. Nauka, Leningrad.
- JOHRI, B. M., AMBEGAOKAR, K. B., SRIVASTAVA, P. S. (1992): Comparative Embryology of Angiosperms. Vol. I–II. Springer, Berlin.
- LARCHER, W. (1980): Klimastreß im Gebirge – Adaptationstraining und Selektionsfilter für Pflanzen. Rheinisch-Westfälische Akademie der Wissenschaften, N 291, 49–88.
- LYNDON, R. F. (1992): The environmental control of reproductive development. In: MARSHALL, C., GRACE, J. (eds.): Fruit and Seed Production, 9–32. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- MAHESHWARI, P. (1950): An Introduction to the Embryology of Angiosperms. McGraw-Hill, New York.
- MARSHALL, C., GRACE, J. (eds.) (1992): Fruit and Seed Production. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- RUTISHAUSER, A. (1969): Embryologie und Fortpflanzungsbiologie der Angiospermen. Springer, Wien.
- SCHNARF, K. (1929): Embryologie der Angiospermen. Handbuch der Pflanzenanatomie II. Abt., 2. Teil. Borntraeger, Berlin.
- SMIRNOVA, E. S. (1965): Die Samenstruktur der Blütenpflanzen. Biol. Zbl. **84**: 299–307.
- SVOBODA, J. (1977): Ecology and primary production of raised beach communities, Truelove Lowland. In: BLISS, L. C. (ed.): Truelove Lowland, Devon Island, Canada: A High Arctic Ecosystem, 185–216. Univ. Alberta Press, Edmonton.
- THOMAS, T. L. (1993): Gene expression during plant embryogenesis and germination: an overview. The Plant Cell **5**: 1401–1410.
- URBANSKA, K. M., LANDOLT, E. (1990): Biologische Kennwerte von Pflanzenarten. Ber. Geobot. Inst. ETH Zürich, Stiftung Rübel **56**: 61–77.
- WAGNER, J., TENGG, G. (1993): Phänoembryologie der Hochgebirgspflanzen *Saxifraga oppositifolia* und *Cerastium uniflorum*. Flora **188**: 203–212.
- ZACHHUBER, K. (1969): Vegetationsablauf und Blütenbildung bei Nivalpflanzen. Diplomarbeit, Innsbruck.
- ZACHHUBER, K. (1975): Blütenentwicklung, Vegetationsablauf, Speicherverhalten und Kaloriengehalt von *Primula*- und *Saxifraga*-Arten aus verschiedenen Höhenstufen. Dissertation, Innsbruck.
- ZACHHUBER, K., LARCHER, W. (1978): Energy contents of different alpine species of *Saxifraga* and *Primula* depending on their altitudinal distribution. Photosynthetica **12**: 436–439.