

## POPULATIONSTRUKTUR DES ROHBODENPIONIERS *EPILOBIUM FLEISCHERI* HOCHST. (ONAGRACEAE) AUF DEM MORTERATSCH-GLETSCHERVORFELD

Jürg Stöcklin

### ABSTRACT

The alpine *Epilobium fleischeri* Hochst. occurs between 1000 and 2400 m in the inundation zone of rivers and is one of the first pioneers on the perimeter of glaciers. Germination, establishment and growth in different successional stages were examined on the Morteratsch-glacier. In a growth chamber (30 °C at daytime/20 °C at night) the proportion of seeds germinated was 80-95 % and in the field it was 50 %. Low temperature and low moisture content delayed onset of germination by up to 100 days. Seedling establishment is restricted to safe sites, where high solar radiation and sufficient rainwater create optimal growth condition. *E. fleischeri* not only has the capacity to produce an enormous amount of seeds but also has a very effective vegetative reproduction: it renews its aerial shoot system from buds on the root neck and from buds on long horizontal runners. This results in a high plasticity of the growth form. Populations of *E. fleischeri* consist of compact plants with a shrub-like habit or of more distributed single shoots due to differential bud production on the root system. It is shown that this clonal growth form enables *E. fleischeri* to colonize and regenerate in the disturbed inundation zone of alpine rivers and also explains the persistence of the plant in late successional stages on the perimeter of the glacier. The plasticity of *E. fleischeri* concerning vegetative growth and sexual reproduction and hence its population structure is compared among four sites representing different successional stages.

keywords: *Epilobium fleischeri*, perimeter of glacier, germination, establishment, growth form, root bud, population structure

### 1. EINLEITUNG

Gletschervorfelder zeichnen sich aus durch eine charakteristische Pioniervegetation. Durch den steten Rückgang der alpinen Gletscher seit Mitte des letzten Jahrhunderts sind Gletschervorfelder geeignete Standorte, auf welchen sich die Dynamik von Primärsukzessionen verfolgen läßt. Im Vordergrund stand dabei zuerst die beschreibende, floristische Vegetationsanalyse (COAZ 1887, FRIEDEL 1938, LÜDI 1945, OECHSLIN 1935) und weniger einzelne Arten bzw. die Frage, welche Merkmale im Lebenszyklus einer Pflanze diese befähigen, eine Rolle in der frühen Vegetationsentwicklung zu spielen. LÜDI (1958) und JOCHIMSEN (1970) berücksichtigten ökologische Gesichtspunkte und BAÜMLER (1988) stellte die Rolle der Diasporenverbreitung auf dem Gletschervorfeld in das Zentrum ihrer Untersuchungen. Die vorliegende Arbeit will zum Verständnis einer einzigen Art beitragen, welche in der Vegetation auf Gletschervorfeldern durch ihr frühes Auftreten, ihre Häufigkeit und ihr langes Beharren im Verlauf der Sukzession auffällt. *Epilobium fleischeri* Hochst. ist Charakterart des *Epilobietum fleischeri* (Br.-Bl. 1923) und kommt in den Alpen zwischen 1.000 bis maximal 2.400 m vor. Sie wächst bevorzugt im Überschwemmungsgebiet von Gebirgsbächen und auf Moränen und gehört in ihrem Verbreitungsgebiet zu den allerersten Pionierpflanzen auf vom Eis freigelegten Rohböden. RICHARD (1973) stellte *E. fleischeri* auf dem Aletschgletscher noch in 110 Jahre alten Sukzessionsflächen fest. Auf dem Rhonegletschervorfeld findet sie sich vereinzelt in Flächen, die seit 130 Jahren eisfrei sind (SCHUBIGER 1988 und eigene Beobachtungen).

Gleichzeitig ist die Keimung und noch mehr die Etablierung der Pflanze in älteren Sukzessionsstadien unwahrscheinlich und es stellt sich die Frage, welche Anpassungen an die jeweils besonderen Bedingungen *E. fleischeri* befähigen, sowohl unter den frühesten Pionieren eine wichtige Rolle zu spielen als auch in späten Sukzessionsstadien zu verharren. Dies soll durch Untersuchungen der kritischsten Phase im Lebenszyklus der Pflanze, der Keimung und Etablierung, einer Analyse von Wuchsform und alljährlicher Sproßerneuerung sowie der Populationsstruktur von *E. fleischeri* in verschiedenen Sukzessionsstadien beantwortet werden.

## 2. DAS UNTERSUCHUNGSGEBIET

Der Morteratschgletscher liegt in den schweizerischen Zentralalpen im Oberengadin in der Nähe des Berninapasses. Das Vorfeld im engeren Sinn umfaßt das Gebiet zwischen der heutigen Gletscherzunge und den Moränen des Gletscherhöchststandes von 1857. Es erstreckt sich über ca. 2 km Länge und ist max. 950 m breit. Im Grundmoränenbereich des Gletschervorfelds findet sich fast überall ein *Epilobietum fleischeri* in diversen Varianten. Nur an flußnahen Standorten dominieren *Saxifraga aizoides* und *Myricaria germanica*. Während andere ausgesprochene Pionierpflanzen wie *Oxyria digyna*, *Saxifraga aizoides*, *Cerastium uniflorum* oder *Linaria alpina* an feuchten Sand gebunden sind und auf älteren Sukzessionsflächen fehlen, ist *E. fleischeri* auch in alten Sukzessionsstadien häufig. Die Pflanze kommt an ausgesprochen trockenen Standorten vor, oft zusammen mit *Rhacomitrium canescens* und *Stereocaulon alpinum*. Teilweise entwickeln sich im Grundmoränenbereich initiale Rasengesellschaften, in denen sich *E. fleischeri* noch halten kann. Erst in Weiden-Lärchen-Gesellschaften, die sich auf älteren Flächen meist hangaufwärts entwickeln, fehlt *E. fleischeri*, ist aber auch auf den ältesten Teilen des Gletschervorfelds, vorwiegend in offener Situation auf grobsteinigem Moränenmaterial, immer wieder vertreten.

## 3. MATERIAL UND METHODE

Für die Keimversuche und die Aufzucht von Pflanzen im Versuchsgarten wurden Samen von Pflanzen aus dem Morteratschgletschervorfeld (1.950 m) und dem Rhonegletschervorfeld im Wallis (1.750 m) verwendet.

Keimversuche wurden in einer Klimakammer (16 h Licht, 8 h Dunkel) bei drei verschiedenen Temperaturbedingungen (20 °C/10 °C; 25 °C/15 °C; 30 °C/20 °C) durchgeführt. Pro Bedingung wurden 4 Wiederholungen mit jeweils 25 zufällig ausgewählten Samen in Petrischalen auf feuchtes Filterpapier gelegt. In einem gesonderten Keimversuch wurden Samen bei verschiedenen Bodenwassergehalten und bei 30 °C/20 °C exponiert. Erneut wurden jeweils 25 Samen in Petrischalen, diesmal auf sandige Erde mit unterschiedlichen Feuchtigkeitsgehalten (40 ml, 30 ml, 15 ml und 10 ml Wasser pro 100 g trockene Erde) gelegt. Für jeden Feuchtigkeitsgrad gab es 5 Wiederholungen. Das Durchbrechen der Radicula wurde als erfolgreiche Keimung gewertet. Als Ergebnis ist der Anteil gekeimter Samen und die Zeit in Tagen bis zur Keimung von 50 % der bei Abbruch des Experiments gekeimten Samen (= Keimkapazität) angegeben. Auf dem Gletschervorfeld wurde die Keimkapazität von jeweil 100 Samen an 3 regelmäßig durchfeuchteten Standorten und die Mortalität der Keimlinge bestimmt. Außerdem wurde das Schicksal von im Frühsommer 1988 aufgelaufenen Keimlingskohorten über 2 Jahre verfolgt und ihre Größenentwicklung notiert. Die Rekrutierung dieser Keimlinge erfolgte aus dem natürlichen Sameneintrag.

Die Untersuchung der Wuchsform von *E. fleischeri* geschah an im Versuchsgarten aufgezogenen Pflanzen und auf dem Gletschervorfeld an ausgegrabenen Exemplaren. Insgesamt wurden 60 Pflanzen im Versuchsgarten aus Samen gezogen und in verschiedenen Alters- und Größenstadien untersucht. An den untersuchten Pflanzen interessierte im speziellen die jährliche Sproßerneuerung und die Lage der Erneuerungsknospen, die Höhe der einzelnen Sprosse, die Verzweigung der Sprosse, die Anzahl der Sprosse pro Pflanze, die Anzahl der Früchte und das Samengewicht. Ziel dieser Untersuchungen war eine Analyse der Architektur der Pflanze,

wobei unter Architektur die unter bestimmten Verhältnissen realisierte Wuchsform zu verstehen ist, die auf einen genetisch fixierten Bauplan zurückgeführt werden kann (TOMLINSON 1987). Das Verständnis der Architektur bildete die Voraussetzung für einen Vergleich der Populationsstruktur von *E. fleischeri* aus mehreren Sukzessionsstadien auf dem Gletschervorfeld. In Populationen aus 3 Sukzessionsstadien im Bereich der Grundmoräne wurden Dauerflächen von jeweils 2 Quadratmetern miteinander verglichen. Zusätzlich wurde eine vierte Population in grobsteinigem Moränenmaterial mit vereinzelt Blöcken ausgewählt (in der Folge als Steinschutt bezeichnet), wobei in diesem Fall kein Dauerquadrat, sondern auf einer Fläche von rund 20 Quadratmetern zehn Stöcke ausgewählt wurden. Statistische Unterschiede wurden mittels Varianzanalyse getestet.

#### 4. RESULTATE

##### 4.1 Keimung und Etablierung

Voraussetzung für den Besiedlungserfolg von *E. fleischeri* auf dem Gletschervorfeld ist die Produktion einer enormen Zahl von leichten, flugfähigen Samen. Tatsächlich produzieren größere Exemplare der Pflanze bis zu 800 Früchte und rund 60.000 Samen. Der Samenertrag auf dem Gletschervorfeld wurde 1984/85 von BÄUMLER (1988) untersucht. Der Anteil von *E. fleischeri* im Sameneintrag betrug in einem Jahr rund 3/4 und im zweiten Jahr 1/4 sämtlicher eingetragener Diasporen. Zahlenmässig fand sie, daß selbst in Gletschernähe ca. 100 Samen, auf der überwiegenden Fläche des Vorfeldes aber zwischen 500 und 2.500 Samen von *E. fleischeri* pro m<sup>2</sup> niedergehen.

Die Bedingungen, unter welchen Samen zu keimen vermögen, wurden zuerst in der Klimakammer getestet. Die Ergebnisse sind in Tab. 1 und 2 enthalten. Die Samen keimten innerhalb weniger Tage mit einem hohen Anteil keimfähiger Samen. Dies allerdings nur bei reichlicher Wasserversorgung und hohen Temperaturen (30 °C/20 °C).

**Tab. 1:** Keimung von Samen aus 2 Populationen von *Epilobium fleischeri* bei verschiedenen Temperaturregime.

Population	Tage*	%**	n***
Keimung bei 20 °C/10 °C			
Morteratsch, 1950 m	134,5 ± 4,9	52	2
Keimung bei 25 °C/15 °C			
Morteratsch, 1950 m	26,5 ± 5,7	86	4
Rhonegletscher, 1750 m	73,5 ± 9,8	76	4
Keimung bei 30 °C/20 °C			
Morteratsch, 1950 m	4,3 ± 0,7	88	8
Rhonegletscher, 1750 m	6,0 ± 0,6	72	6

\* Anzahl Tage bis 50 % der Keimkapazität erreicht sind

\*\* Maximaler Anteil gekeimter Samen (Keimkapazität) nach 140 Tg. (20 °C/10 °C), 100 Tg. (25 °C/15 °C), 30 Tg. (30 °C/20 °C)

\*\*\* Anzahl Versuche

Tab. 2: Keimkapazität von *Epilobium fleischeri* bei verschiedenem Bodenwassergehalt und Anzahl Tage bis 50 % der Samen gekeimt sind.

Bodenwassergehalt	Tage*	%**	n***
40 %	5,0 ± 0,0	82,4	5
30 %	7,4 ± 0,5	84,0	5
15 %	11,2 ± 1,3	78,4	5
10 %	14,6 ± 2,4	49,6	5

\* Anzahl Tage bis 50 % der Keimkapazität erreicht sind

\*\* Maximaler Anteil gekeimter Samen nach 38 Tagen (Keimkapazität)

\*\*\* Anzahl Wiederholungen

Abb. 1 zeigt die starke Verzögerung der Keimung bei nur geringfügig tieferen Temperaturen (25 °C/15 °C) für zwei Samenpopulationen geographisch verschiedener Standorte. Eine Temperaturerhöhung am Ende dieses Experiments bewirkte die sofortige Keimung der meisten noch nicht gekeimten Samen. Die starke Verzögerung der Keimung bei tieferen Temperaturen erwies sich als schwache Dormanz, die durch 14 Tage feuchte und dunkle Lagerung der Samen bei 5 °C durchbrochen werden konnte.

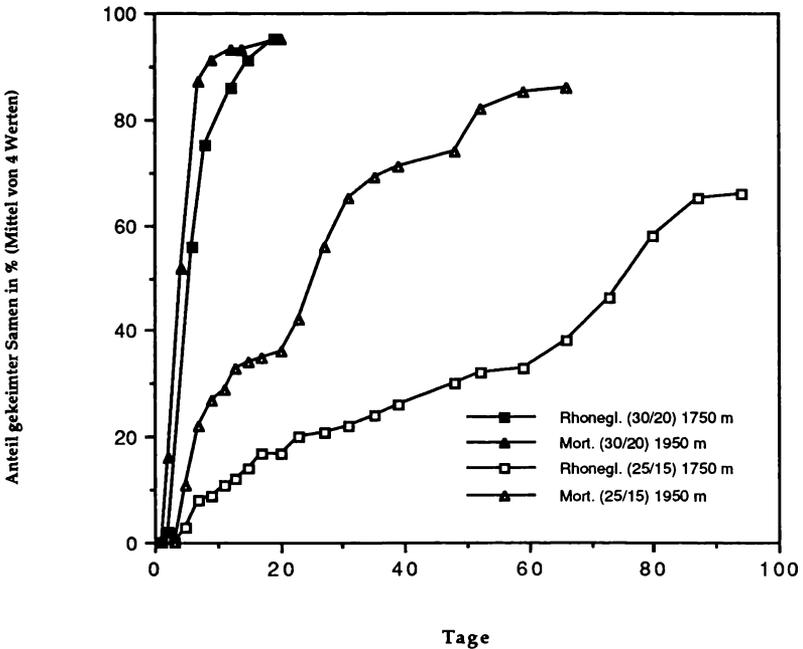


Abb. 1: Keimung von Samen aus 2 Populationen von *E. fleischeri* bei verschiedenen Temperaturen.

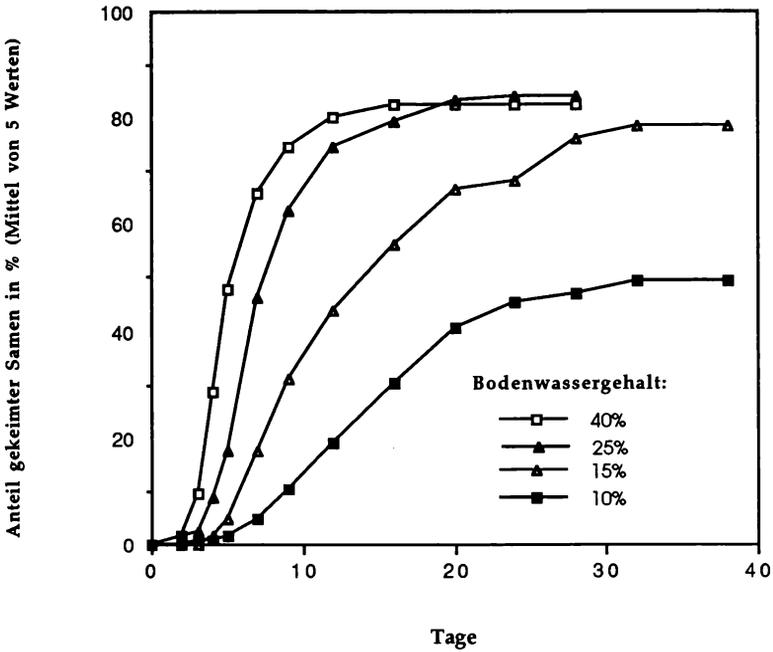


Abb. 2: Keimung von *Epilobium fleischeri* bei verschiedenen Bodenwassergehalt.

Abb. 2 zeigt die lineare Verzögerung der Keimgeschwindigkeit bei abnehmendem Bodenwassergehalt. Bei den trockensten Verhältnissen verringert sich auch der Anteil gekeimter Samen beträchtlich. Es stellt sich die Frage, wo sich auf dem Gletschervorfeld die bevorzugten Keimungs- und Etablierungsbedingungen finden.

Tatsächlich ist es sehr schwierig, Keimlinge von *E. fleischeri* auf dem Gletschervorfeld zu finden. In den meisten Sukzessionsstadien finden sich nur vereinzelt kümmerliche Keimlinge, die meist die Sommertrockenheit nicht überleben. Zahlreiche Keimlinge kann man in Gletschnähe in vom Gletscherwasser durchfeuchteten Rohböden finden. Drei Keimungsexperimente mit jeweils 100 Samen wurden deshalb auf zumindest periodisch von Gletscherwasser durchfeuchteten Böden durchgeführt. Einer der Standorte wurde erodiert. An den anderen Standorten ergab sich eine Keimkapazität von 8 % bzw. 51 %. Die Keimlinge waren maximal 3-4 mm groß und starben ausnahmslos spätestens nach dem 1. Winter. Es blieb zunächst offen, wo sich *E. fleischeri* zu etablieren vermag.

Der Zufall kam zu Hilfe. Im Sommer 1987 wurden große Teile der Vegetation auf dem Vorfeld durch Hochwasser völlig zerstört und auf dem ganzen Vorfeld entstanden zahlreiche vegetationsfreie, meist sandig-grusige Flächen mit einem ausgeprägten Relief. Im Sommer 1988 fanden sich auf dem durch das Hochwasser dynamisch überformten Gletschervorfeld Keimlinge in großer Zahl und von stattlicher Größe und zwar ausnahmslos auf Flächen, die nicht vom kalten Gletscherwasser durchfeuchtet waren, sondern in mikrotopographischen Situationen, wo sich Regenwasser ansammeln kann. Meistens handelte es sich dabei um flache Sandmulden von geringer Ausdehnung oder um Vertiefungen am Rand von Steinen. Solche "safe sites" (HARPER 1977), meistens nur wenige Quadratdezimeter groß, enthielten ganze Gruppen von Keimlingen, limitiert durch eine meist unsichtbare, aber scharfe Grenze gegen zu

trockene Verhältnisse. Keimlinge, die sich unter solchen Bedingungen zu etablieren vermochten, wiesen im Vergleich mit solchen auf von Gletscherwasser durchfeuchteten Böden eine erstaunliche Größe auf und zeigten auch nach dem ersten Winter eine geringe Mortalität. In Tab. 3 sind exemplarisch 2 Keimlingskohorten aus solchen "safe sites" miteinander verglichen.

**Tab. 3:** Entwicklung von Keimlingskohorten auf dem Gletschervorfeld (Vergleich zwischen zwei "safe sites").

	Sandrinne in der Nähe des Gletschertors mit gelegentlichem kaltem Hangwassereinfluss		Sandrinne im ältesten Teil des Vorfelds ohne Gletscherwassereinfluss (nur Regenwasser)
	Anzahl Keimlinge:		Anzahl Keimlinge:
<b>1988</b>			
5. Aug. '88	<i>Epilobium fleischeri</i> 26 <i>Saxifraga aizoides</i> 44 <i>Myricaria germanica</i> 27 <i>Oxyria digyna</i> 3 <i>Salices</i> 11 <i>Trifolium pallescens</i> 2		<i>Epilobium fleischeri</i> 29 <i>Trifolium pallescens</i> 2
25. Aug. '88	<i>Epilobium fleischeri</i> 23 (10-50 mm hoch, unverzweigt)		<i>Epilobium fleischeri</i> 30 (30-60 mm hoch, teilw. verzweigt)
8. Sept. '88	<i>Epilobium fleischeri</i> 23 (10-50 mm hoch)		<i>Epilobium fleischeri</i> 30 (30-80 mm hoch, 1 Pflanze mit 2 Blütenknospen)
<b>1989</b>			
17. Juni '89	<i>Epilobium fleischeri</i> 25 (10-45 mm hoch, 1-7 sprossig, insgesamt 74 Sprosse) <i>Saxifraga aizoides</i> 43 <i>Myricaria germanica</i> 38 <i>Oxyria digyna</i> 4 <i>Salices</i> 6 <i>Trifolium pallescens</i> 2 <i>Gramineen</i> 12		<i>Epilobium fleischeri</i> 30 (20-50 mm hoch, 1-9 sprossig, insgesamt 135 Sprosse)
21. Juli '89	<i>Epilobium fleischeri</i> 25 (10-65 mm hoch, 4 Pflanzen mit insgesamt 11 Knospen)		<i>Epilobium fleischeri</i> 25 (30-80 mm hoch, 13 Pflanzen mit insgesamt 146 Knospen)
<b>Anzahl blühende oder fruchtende Pflanzen</b>			
24. Aug. '89	<i>Epilobium fleischeri</i> 0 <i>Saxifraga aizoides</i> 1 <i>Oxyria digyna</i> 1 <i>Trifolium pallescens</i> 2		<i>Epilobium fleischeri</i> 13 (mit insgesamt 19 Blüten und 114 Früchten) <i>Trifolium pallescens</i> 2

Die beiden Sandrinnen unterschieden sich dadurch, daß die eine sich in der Nähe des Gletschertors befindet und gelegentlich von kaltem Hangwasser beeinflusst ist und in ihr neben *E. fleischeri* noch andere Keimlinge von Pionierpflanzen wachsen, während sich die andere Rinne auf einem leicht erhöhten Sandplateau im älteren Teil des Vorfelds befindet, wo sich nur noch 2 Individuen von *Trifolium pallescens* etablieren konnten. Die Entwicklungsgeschwindigkeit der Pflanzen ist enorm, genauso wie sich der gelegentliche Kaltwassereinfluß an einen Standort markant auswirkt. Die Pflänzlein erreichen im zweiten Jahr eine ansehnliche Sproßzahl; die Hälfte der von Kaltwasser unbeeinflussten Pflanzen erreicht sogar eine blühfähige Größe und produziert zahlreiche Früchte. 1988 erwies sich als ein für die Keimlingsetablierung vergleichsweise günstiges Jahr; 1989 vermochten sich nur wenige Keimlinge neu zu etablieren. Überraschend erweisen sich Mulden in offener sandig-kiesiger Situation, wo sich genügend Regenwasser ansammeln kann, als die bevorzugten Etablierungsorte von *E. fleischeri*. Kaltes Wasser scheint für eine erfolgreiche Etablierung genauso begrenzend zu sein wie zu große Trockenheit. Da die beschriebenen "safe sites" relativ selten und in ihrer räumlichen Ausdehnung begrenzt sind, liegt die Frage auf der Hand, wie es überhaupt zu den flächendeckenden Beständen von *E. fleischeri* auf dem Gletschervorfeld kommen kann.

#### 4.2 Wuchsform und alljährliche Sproßerneuerung

Keimlinge von *E. fleischeri* werden im ersten Jahr maximal 10 cm hoch, bleiben unverzweigt und kommen in der Regel noch nicht zum blühen. Die Erneuerung des Primärsprosses im 2. Jahr erfolgt zuerst durch die Kotyledonarknospen und in der Folge durch Knospen am Hypocotyl und bei größeren Pflanzen zusätzlich durch Wurzelknospen. Durch die Lage der Erneuerungsknospen, entweder im Übergangsbereich von Wurzel-Sproß oder an Wurzeln (Abb. 3), werden bei älteren Pflanzen zwei kontrastierende Wuchsformen verwirklicht.

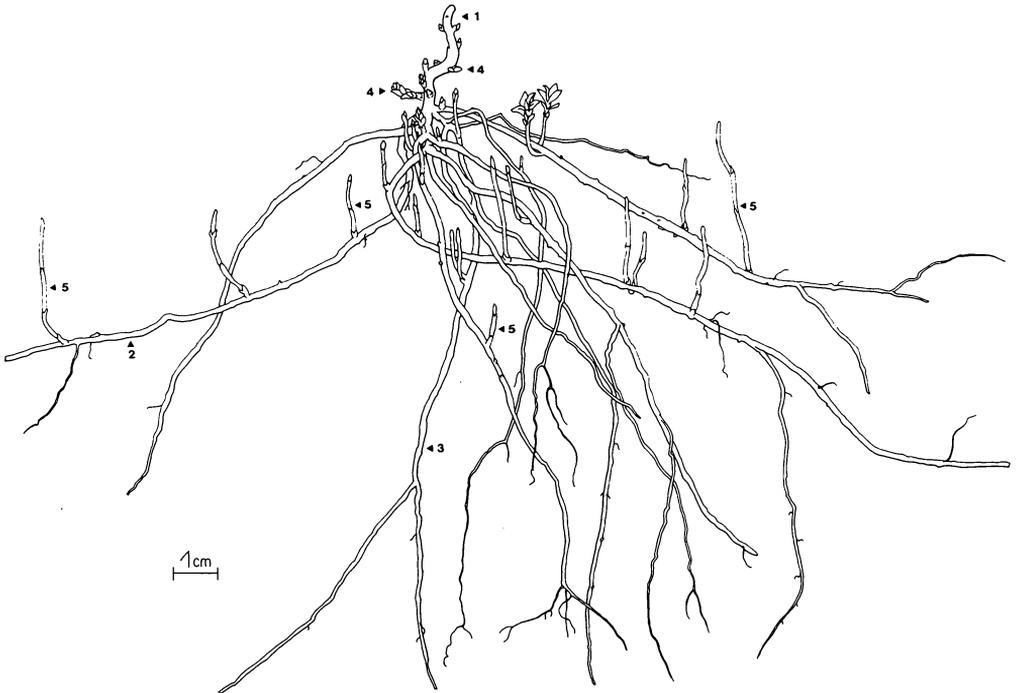


Abb. 3: Wurzelsystem einer einjährigen Pflanze von *Epilobium fleischeri* aus dem Versuchsgarten. 1: Rest der Primärachse, 2: horizontaler Wurzelausläufer, 3: Wurzel, 4: Knospen im Übergangsbereich Wurzel-Sproß, 5: auswachsende Wurzelknospen.

Im Feld finden sich mehr oder weniger kompakte, größere Sproßsysteme oder Stöcke mit einer ausgeprägten Pfahlwurzel und/oder lange Wurzeläusläufersysteme, die in unregelmässigen Abständen vereinzelt Sprosse tragen. Diese können durch Knospenbildung wiederum zu kleineren oder größeren Stöcken auswachsen. Im Extremfall bestehen individuelle Pflanzen aus einem lockeren System von Sprossen, die durch Wurzeln miteinander verbunden sind. Auf dem Vorfeld konnten Wurzeläusläufersysteme über 1-2 m verfolgt werden. In Abb. 4 ist schematisch die aus dieser Wuchsform resultierende Populationsstruktur dargestellt. Dadurch, daß unterschiedlich große Stöcke mit Einzelsprossen durch manchmal lange, horizontal verlaufende Wurzeln verbunden sein können, lassen sich genetische Individuen kaum abgrenzen. Gelegentlich, v.a. an gestörten Standorten, werden diese Verbindungen unterbrochen. Bei der Untersuchung der Populationsstruktur wurden deshalb nicht Individuen, sondern mehr oder weniger kompakte Sproßsysteme bzw. Stöcke gezählt. Einzelne Sprosse erreichten eine maximale Höhe von 20-40 cm. Die Infloreszenz ist relativ kurz und trägt bis zu 10 Früchte an der Hauptachse und zwischen 1-4 Früchte an möglicherweise zahlreichen Verzweigungen. Stöcke mit mehr als 20 Sprossen waren selten. Pro Frucht wurden 75-80 reife Samen gebildet.

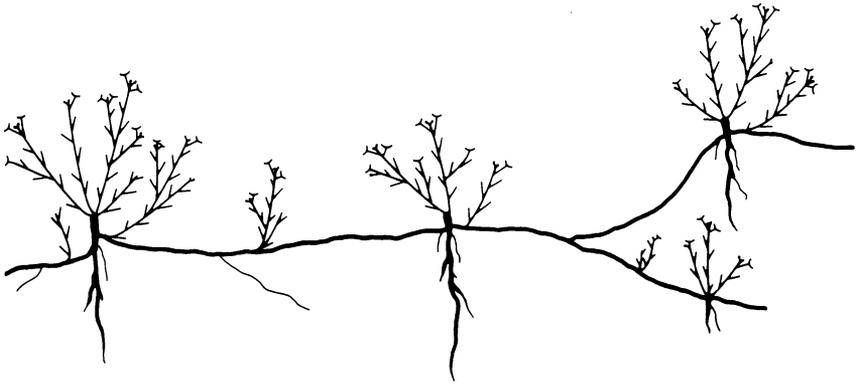


Abb. 4: Schematische Darstellung der Populationsstruktur von *Epilobium fleischeri*.

#### 4.3 Populationsstruktur von *E. fleischeri* in verschiedenen Sukzessionsstadien

In Tab. 4 sind die Standorte der untersuchten Populationen beschrieben. Maßgebend für die Auswahl der Standorte war ihre zunehmende Entfernung von der Gletscherzunge bzw. ihr zunehmendes Alter, das sich durch die jeweiligen Gletscherstände einigermaßen exakt bestimmen läßt. Für die vierte Population war zusätzlich die nahezu konkurrenzfreie Situation im Steinschutt ein Kriterium. Eine Erneuerung aus Samen fand in keiner der vier Populationen statt. Bemerkenswert sind die Unterschiede, die sich aus einem Vergleich der Anzahl und Größe der Stöcke und ihres reproduktiven Erfolgs ergeben (Tab. 5). Im initialen *Epilobietum* (Abb. 5a) sind es vorwiegend Einzelsprosse in großer Zahl und Stöcke mit geringer Sprosszahl, während im reifen *Epilobietum* (Abb. 5b) und im Steinschutt (Abb. 5d) wenige, dafür aber mittlere und große Stöcke vorkommen. Offenbar überwiegt im initialen Stadium die klonale Erneuerung durch Wurzeläusläufer gegenüber der Größenzunahme der Stöcke. In der initialen Rasengesellschaft bei starker Konkurrenz (Abb. 5c) treten größere Stöcke stark zurück, die Gesamtzahl der Sprosse hingegen ist weniger stark beeinträchtigt. Wenige, aber größere Stöcke produzieren deutlich mehr Früchte als viele Einzelsprosse; am höchsten ist die Produktivität der Pflanzen im Steinschutt, wo vereinzelt Pflanzen angetroffen werden, die bis zu 800 Früchte produzieren. Bemerkenswert ist die geringe sexuelle Produktivität in der initialen Rasengesellschaft, die deutlich hinter dem vegetativen Wachstum zurückbleibt. 1989 blieb das Wachstum gegenüber 1988 an allen Standorten geringer.

**Tab. 4:** Standortsbeschreibung für die untersuchten Populationen von *Epilobium fleischeri* auf dem Gletschervorfeld.

	I	II	III	IV
Charakterisierung	initiales <i>Epilobietum</i>	<i>Epilobietum</i>	initiale Rasengesellschaft	Steinschutt mit <i>E. fl.</i> dominant
Eisfrei (Jahre)	10-15	50	70	90
Substrat	sandig grusig	sandig grusig steinig	sandig grusig steinig	steinig blockig
Bodenfeuchte	trocken	trocken	trocken	frisch
Org. Gehalt im Feinmaterial				
0-3 cm	0,5	1,1	5,1	3,4
4-7 cm		1,0	1,3	
Fläche (m <sup>2</sup> )	2	2	2	20
Deckung (%)	14	70	80	ca. 15
davon <i>Epil. fl.</i>	10	35	10	dominant
davon Moose	1	30	20	--
übrige	3	5	50	--

**Tab. 5:** Vergleich der Populationsstruktur von *Epilobium fleischeri* an 4 Standorten auf dem Gletschervorfeld.

	I	II	III	IV
Anzahl Stöcke*				
1988	139	36	71	10
1989	129	36	56	10
Anzahl Sprosse*				
1988	292	242	213	138
1989	217	192	123	110
Anzahl Sprossverzweigungen*				
1988	0	189	7	297
1989	0	90	26	127
Anzahl reife Früchte*				
1988	412	1587	134	1378
1989	43	973	203	931

\* bei I-III pro 2 m<sup>2</sup>, bei IV pro 10 ausgewählte Stöcke

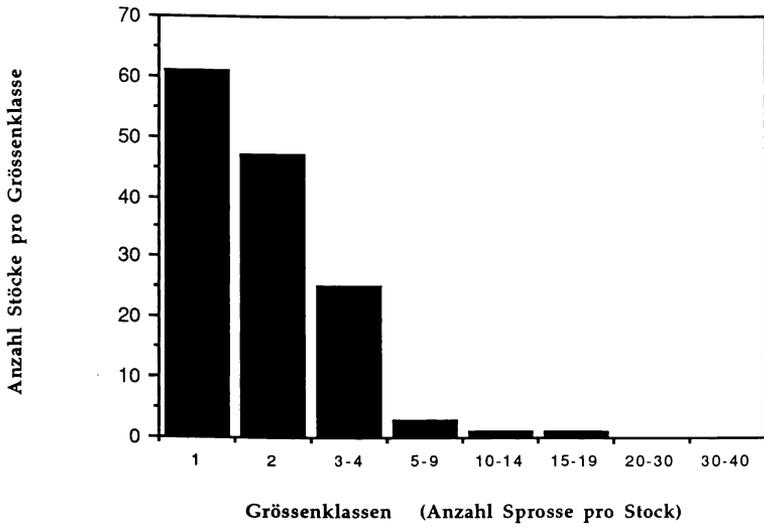


Abb. 5a: Größenklassenspektrum im initialen *Epilobietum* (I).

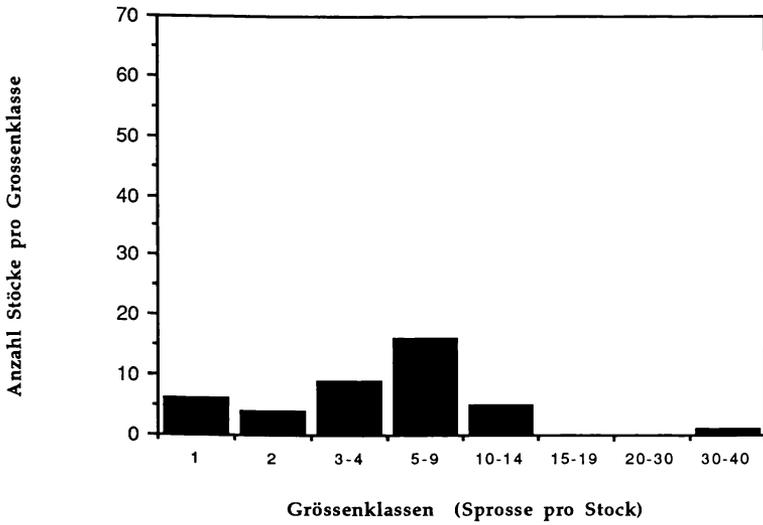


Abb. 5b: Größenklassenspektrum im *Epilobietum* (II).

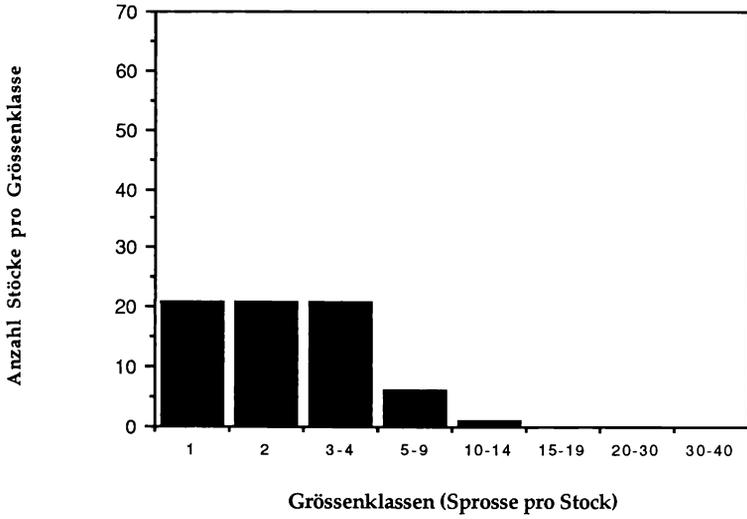


Abb. 5c: Größenklassenspektrum bei starker Konkurrenz (III).

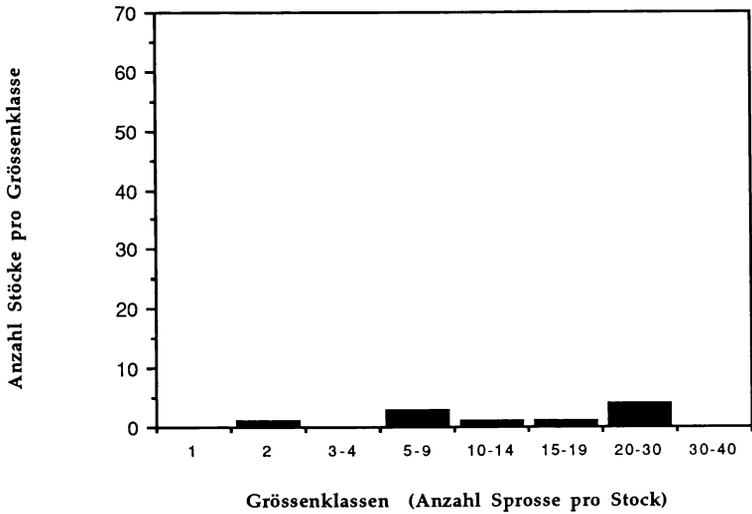


Abb. 5d: Größenklassenspektrum im Steinschutt (V).

Einzig die Pflanzen in der initialen Rasengesellschaft wiesen im zweiten Jahr eine geringfügig höhere sexuelle Reproduktion auf, wahrscheinlich bedingt durch eine schwächere Wachstumsleistung der Konkurrenten. Im initialen *Epilobietum* ging die reproduktive Leistung 1989 gegenüber 1988 sehr stark zurück. Es zeigt sich, daß eine hohe Reproduktion weniger mit hoher Sproßzahl als mit intensivem Wachstum der Einzelsprosse und ihrer Verzweigung einhergeht. Die Daten für das Sproßwachstum an den 4 Standorten können Tab. 6 entnommen werden. Die Größe der Blätter, die Höhe der Sprosse, ihr Verzweigungsgrad und die Anzahl der Knospen bzw. Früchte am Hauptsproß unterscheiden sich signifikant, nicht aber die Anzahl der Blätter pro Sproß. Berücksichtigt man den Verzweigungsgrad der Sprosse, traten die Unterschiede noch deutlicher hervor. Im Steinschutt fanden sich teilweise Einzelsprosse mit bis zu 80 Früchten. Bemerkenswert ist schließlich, wie stark sich das mittlere Samengewicht zwischen den Populationen unterscheidet. Die Populationsunterschiede erklären 32 % der Gesamtvarianz der gewogenen Samen. Das Einzelgewicht nicht abortierter Samen schwankte zwischen 89 und 267 Mikrogramm.

**Tab. 6:** Sprosswachstum und Reproduktion von *Epilobium fleischeri* 1989 an 4 Standorten auf dem Gletschervorfeld (Mittel und Standardabweichung)

	I*	II*	III*	IV**
Sprosshöhe in mm				
18. Juni '89	41 ± 17	74 ± 10	63 ± 24	104 ± 34
22. Juli '89	76 ± 28	162 ± 32	114 ± 29	256 ± 71
Anzahl Blätter pro Spross				
11. Juni '89	9,6 ± 3,9	11,9 ± 2,1	12,9 ± 5,1	12,4 ± 2,9
22. Juli '89	20,9 ± 5,1	21,1 ± 3,6	22,7 ± 4,6	21,6 ± 2,6
Blattgröße				
Länge in mm	19,0 ± 4,9	27,5 ± 2,6	21,6 ± 4,1	33,6 ± 7,0
Breite in mm	2,0 ± 4,9	3,5 ± 0,8	3,1 ± 0,9	5,3 ± 1,8
Anteil verzweigte Sprosse in %	0	38	32	70
Reproduktion pro Spross				
Knospen am 22. Juli '89	2,4 ± 2,6	8,3 ± 3,5	2,9 ± 2,8	10,3 ± 4,0
Früchte am 24. Aug. '89	0,3 ± 0,7	6,7 ± 2,2	1,9 ± 2,1	9,4 ± 4,9
Samengewicht****				
Mikrogramm	129 ± 18	139 ± 20	117 ± 15	152 ± 33

\* n = 18, \*\* n = 10, \*\*\* n = 84

## 5. DISKUSSION

Eine wesentliche Eigenschaft einer Pionierpflanze ist ihre Fähigkeit, sich früher als die meisten anderen Arten zu etablieren (GRÜBB 1986). *E. fleischeri* erreicht dies wie viele andere Arten aus Primärsukzessionen (FENNER 1987) durch eine enorme Produktion von leichten, flugfähigen Samen. Diese zeigen eine schwache Dormanz, die dafür verantwortlich sein dürfte, daß die Keimung bald nach der Schneeschmelze erfolgt. Die Keimung und noch mehr eine erfolgreiche Etablierung ist ausgesprochen umweltabhängig. Trockenheit wirkt sich unmittelbar in einer Verzögerung der Keimgeschwindigkeit aus. Da sich die sandigen Böden, auf welchen die Pflanze vorkommt, durch die starke Strahlung bald nach der Schneeschmelze aufheizen, ist für ausreichende Temperaturen gesorgt. Nach BILLINGS und MOONEY (1968) gilt für alpine und arktische Pflanzen, daß primäre Dormanzmechanismen oft fehlen und die Keimung in der Zeit zwischen Samenproduktion und Schneeschmelze durch Umwelteinflüsse verhindert wird. Die hohe Keimkapazität von

*E. fleischeri* selbst unter natürlichen Verhältnissen kontrastiert mit der geringen Etablierungschance. Eine vorsichtige Schätzung ergibt, daß sich auf dem Gletschervorfeld höchstens einer von 100.000 Samen als Jungpflanze zu etablieren vermag, unter Umständen beträgt dieses Verhältnis sogar 1:1.000.000. Die heikelste Phase für eine definitive Etablierung ist die erste Überwinterung, die eine kritische Größe, im speziellen des perennierenden Wurzelsystems, voraussetzt. Offensichtlich wird diese kritische Größe von Keimlingen auf von Gletscherwasser durchfeuchteten Böden selten oder nie erreicht, so daß sich die bevorzugten Etablierungsorte von *E. fleischeri* auf offene, sandig-kiesige Orte beschränken, wo sich genügend Wasser, vorzugsweise Regenwasser und nicht kühles Gletscherwasser, ansammelt. In solchen Situationen besitzt *E. fleischeri* die typischen Merkmale eines r-Strategen (GADGIL und SOLBRIG 1972): rasches Wachstum, frühe Reproduktion, große Allokation in die sexuelle Reproduktion. Die geringe Etablierungschance setzt jedoch nicht nur eine enorme Samenproduktion voraus, sondern kann für sich allein die Bedeutung der Pflanzen in der primären Sukzession auf Gletschervorfeldern nicht erklären. Die Persistenz und Abundanz von *E. fleischeri* ist bedingt durch die Fähigkeit zur vegetativen Ausbreitung in der etablierten Phase des Lebenszyklus. Durch das klonale Wuchsvermögen können Standorte, die für die Keimlingsetablierung ungeeignet sind, durch Wurzelaufläufer besiedelt werden und im stark gestörten Alluvialbereich vermögen sich die Pflanzen nach Freilegung von Wurzelteilen durch Knospenbildung zu regenerieren. Das klonale Wachstum wird durch die alljährliche Sproßerneuerung aus subcotyledonaren Knospen ermöglicht. Die Lokalisierung der Erneuerungsknospen sowohl am Wurzelhals als auch an Ausläuferwurzeln erlaubt eine enorme Plastizität und wird bei *E. fleischeri* zur Voraussetzung für Anpassungen an unterschiedliche Standortbedingungen. Das Verhältnis zwischen vegetativer Regeneration und sexueller Reproduktion ist in den Populationen aus unterschiedlichen Sukzessionsstadien verschieden. Sowohl die kleinen Pflanzen im initialen *Epilobietum* als auch die Pflanzen, welche in der initialen Rasengesellschaft starker Konkurrenz ausgesetzt sind, weisen eine geringe Samenproduktion auf, vermögen sich aber vegetativ zu regenerieren. Das Persistieren in späten Sukzessionsstadien erklärt sich daraus, daß selbst bei geringer Größe der Sprosse und bei Verzicht bzw. Einschränkung der Samenproduktion die einmal akkumulierten Reserven für eine vegetative Erneuerung ausreichen. Die Populationsstruktur verändert sich dabei so, daß Einzelsprosse oder kleine Stöcke vorherrschen. Mit zunehmender Größe vermögen die Pflanzen nicht nur die Anzahl der produzierten Samen zu erhöhen, sondern steigern auch deutlich deren Gewicht. Es ist wahrscheinlich, daß v.a. größere Stöcke durch lange Ausläuferwurzeln zur räumlichen Ausbreitung beitragen, während die Produktion von Wurzelaufläufern kleineren Pflanzen ermöglicht, an ungünstigen Standorten zu überdauern. Die unterschiedliche Wuchsleistung der Populationen aus verschiedenen Sukzessionsstadien ließe sich demzufolge weniger aus ihrem Alter ableiten, sondern sie ist zumindest teilweise standörtlich bedingt. Nicht nur die Beobachtungen auf dem Gletschervorfeld, sondern auch die im Versuchsgarten aufgezogenen Pflanzen beweisen, daß *E. fleischeri* unter optimalen Bedingungen innerhalb weniger Jahre sehr groß werden kann. Auf dem Gletschervorfeld ist dies v.a. unter konkurrenzfreien Bedingungen und in erster Linie im Blockschutt der Fall. Das Beispiel von *E. fleischeri* unterstützt die Annahme von JOCHIMSEN (1963), daß die Vegetationsentwicklung auf Gletschervorfeldern nicht nur von der Entfernung vom Gletscher und dem Alter des Bodens, sondern sehr stark von kleinstandörtlichen Umweltbedingungen abhängig ist. Für eine optimale Entwicklung von *E. fleischeri* ist neben dem Fehlen von Konkurrenten der Wasserfaktor in Verbindung mit ausreichender Temperatur entscheidend. Solche Verhältnisse finden sich im Steinschutt, wo *E. fleischeri* durch sein klonales Wuchsvermögen gegenüber anderen Pflanzen im Vorteil ist. Daneben ist wohl die Kapazität der Steine als Wärmespeicher nicht zu unterschätzen. Offen bleiben muß die Frage, ob das Vorherrschen zahlreicher, durch Wurzeln verbundener Einzelsprosse unter ungünstigen Bedingungen einer Exploration der Umgebung gleichkommt und mit dem Verhalten von Tieren bei der Futtersuche verglichen werden kann, wie dies verschiedentlich für das Wachstum von Ausläuferpflanzen getan wurde (SUTHERLAND 1987). Die beobachteten Veränderungen der Populationsstruktur bei starker Konkurrenz lassen dies zumindest als denkbar erscheinen. Die besondere Rolle, welche *E. fleischeri* in der primären Sukzession auf Rohböden zu spielen vermag, erklärt sich durch eine Kombination unterschiedlicher reproduktiver Strategien. Pflanzen, die dies tun, sind relativ häufig (GRIME 1979, URBANSKA 1984). Dadurch, daß jede Strategie nur an einen begrenzten Bereich von Standortbedingungen angepaßt ist, ermöglicht eine solche Kombination eine beträchtliche Ausdehnung der ökologischen Amplitude einer Art. *E. fleischeri* kombiniert

die Vorteile eines r-Strategen durch seine Wuchsform mit den Möglichkeiten eines K-Strategen. Durch die Fähigkeit, sich klonal auszubreiten, erreicht *E. fleischeri* überhaupt erst seine große Abundanz, die ihrerseits wiederum Voraussetzung der enormen Samenproduktion ist. Besondere Konkurrenzkraft erwirbt sich die Pflanze durch das klonale Wuchsvermögen nicht, hingegen eine erstaunliche Ausdauer, unter ungünstigen Bedingungen zu überleben, um konkurrenzfreie Nischen sofort besetzen zu können.

Diese Arbeit entstand im Rahmen eines Projekts des Schweizerischen Nationalfonds Nr. 3.631-0.87, für dessen finanzielle Unterstützung an dieser Stelle gedankt wird. Pascal Favre, Bernhard Schmid und Heinrich Zoller danke ich für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

## LITERATUR

- BÄUMLER E., 1988: Untersuchung zur Besiedlungsdynamik und Populationsbiologie einiger Pionierpflanzen im Morteratschgletschervorfeld. - Diss. Uni. Basel, unveröffentlicht.
- BILLINGS W.D., MOONEY H.A., 1968: The Ecology of Arctic and Alpin Plants. - Biol. Rev. 43: 481-529.
- COAZ J., 1887: Erste Ansiedlung phanerogamer Pflanzen auf vom Gletscher verlassenen Böden. - Mitt. Naturf. Ges. Bern: 3-12.
- FENNER M., 1987: Seed characteristics in relation to succession. - In: GRAY, A. J. et al.: Colonization, Succession and Stability. Blackwell, Oxford: 103-114.
- FRIEDEL H., 1938: Boden- und Vegetationsentwicklung im Vorfeld des Rhonegletschers. - Ber. Geobot. Inst. Rübel 1937: 65-76.
- GADGIL M.D., SOLBRIG O.T., 1972: The concept of r- and K-selection: evidence from wild flowers and some theoretical considerations. - Am. Nat. 106: 14-31.
- GRIME J.P., 1979: Plant Strategies and Vegetation Processes. - John Wiley and Sons, N. Y.
- GRUBB P.J., 1986: The Ecology of Establishment. - In: BRADSHAW, A. D.: Ecology and Design in Landscape. Blackwell, Oxford: 83-97.
- HARPER J.L., 1977: Population biology of Plants. - Academic Press, London.
- JOCHIMSEN M., 1963: Vegetationsentwicklung im hochalpinen Neuland. - Ber. Nat. Mediz. Verein, Innsbruck 53: 109-123.
- JOCHIMSEN M., 1970: Die Vegetationsentwicklung auf Moränenböden in Abhängigkeit von einigen Umweltfaktoren. - Veröffentl. Uni. Innsbruck 46.
- LÜDI W., 1945: Besiedlung und Vegetationsentwicklung auf den jungen Seitenmoränen des Großen Aletschgletschers, mit einem Vergleich der Besiedlung im Vorfeld des Rhonegletschers und des oberen Grindelwaldgletschers. - Ber. Geobot. Inst. Rübel, 1944: 35-112.
- LÜDI W., 1958: Beobachtungen über die Besiedlung von Gletschervorfeldern in den Schweizer Alpen. - Flora 146: 386-407.
- OECHSLIN M., 1935: Beitrag zur Kenntnis der pflanzlichen Besiedlung durch Gletscher freigegebener Grundmoränenböden. - Ber. Nat. Ges. Uri 4: 27-48.
- RICHARD J.L., 1973: Dynamique de la vegetation au bord du grand glacier d'Aletsch (Alpes suisses). - Ber. Schweiz. Bot. Ges. 83/3: 159-174.
- SCHUBIGER C., 1988: Die Vegetation des Rhonegletschervorfeldes, ihre Sukzession und naturräumliche Gliederung. - Beiträge zur geobot. Landesaufn. d. Schweiz 64.
- SUTHERLAND W.J., 1987: Growth and foraging behaviour. - Nature 330: 18-19.
- TOMLINSON P.B., 1987: Architecture of tropical plants. - Ann. Rev. Ecol. Syst. 18: 1-21.
- URBANSKA K.M., 1984: Plant reproductive strategies. - In: GRANT, W. F. (ed.): Plant-biosystematics. Academic Press Canada: 211-228.

## ADRESSE

Jürg Stöcklin  
Botanisches Institut der Universität Basel  
Schönbeinstr. 6  
CH-4056 Basel  
SCHWEIZ

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1990

Band/Volume: [19 2 1990](#)

Autor(en)/Author(s): Stöcklin Jürg

Artikel/Article: [Populationsstruktur des Rohbodenpioniers \*Epilobium Fleischeri\* Hochst. \(Onagraceae\) auf dem Morteratsch-Gletscher Vorfeld 30-43](#)