

Populationsbiologische Studien an *Geum reptans* L.

Hans-Peter Rusterholz, Jürg Stöcklin und Bernhard Schmid

Synopsis

After colonisation of a new site by seeds, populations of perennial plants often grow by clonal means. While asexual reproduction only increases the number of copies of existing genotypes, sexual reproduction is the basis for genetic variability and often for long-distance dispersal by seeds. The balance between the two processes determines not only the dynamics of established populations but also the rate at which new populations are formed and the potential for genetic adaptation to new environmental conditions. We examined the breeding system and the life-history strategy of the clonal alpine species *Geum reptans*. Despite intensive flowering and high seed set, only 5 % of the new plants established in a population came from seeds. The population was increasing due to predominant clonal growth.

Klonale Pflanzen, Populationsdynamik, Populationsstruktur, Fortpflanzungssystem

1. Einleitung

Viele Pflanzen besitzen die Möglichkeit, sich mittels Rhizomen, Ausläufern, Bulbillen etc. vegetativ zu vermehren (ABRAHAMSON 1980). Die Populationsdynamik solcher Arten kann auf zwei verschiedenen Ebenen betrachtet werden, der Dynamik der "Genets" (Produkt einer Zygote, oft als Klon bezeichnet) und der Dynamik der "Ramets" (selbständige Struktureinheit eines Klons). Häufig wird angenommen, daß sich Keimlinge in klonalen Populationen nur selten etablieren können und sich solche Populationen weitgehend durch vegetative Vermehrung vergrößern (COOK 1979, 1985; GRUBB 1977). Das Ausmaß der Keimlingsrekrutierung und deren Bedeutung für die genetische Diversität und Dynamik einer Population hingegen sind selten bekannt.

Bei klonalen Pflanzen gibt es zwei Möglichkeiten der Keimlingsrekrutierung. Entweder ist die Rekrutierung von Keimlingen auf das Initialstadium einer Population beschränkt (initial recruitment) oder die Entwicklung von Pflanzen aus Samen kommt während des Populationswachstums mehrmals vor (repeated recruitment). Die erste Variante kann zu einer selektiven Elimination von Genotypen (HARPER 1978, SILVERTOWN 1982) und somit zu einer Abnahme der genetischen Diversität führen. Die zweite Möglichkeit kann, auch wenn die Rekrutierung von Keimlingen nur selten auftritt, zu einer Erhöhung der genetischen Diversität in einer Population führen. Die genetische Diversität einer Population wird zusätzlich durch die Art des Fortpflanzungssystems (Apomixis, Selbst- oder Fremdbestäubung) beeinflusst. Nach STEBBINS (1958) und LLOYD (1980) weisen Pflanzenpopulationen in instabilen Habitaten häufig Selbstbestäubung und eine effektive Samenfernverbreitung auf. Bei Apomixis führt auch die Keimlingsrekrutierung nur zur Vermehrung schon vorhandener Genotypen. Hingegen können durch Selbstbestäubung und in noch stärkerem Maße durch Fremdbestäubung neue Genotypen entstehen. Am Beispiel der alpinen Pionierpflanze *Geum reptans*, die sich sowohl sexuell durch Samen als auch vegetativ durch Ausläufer vermehrt, untersuchten wir folgende Fragen:

- 1) Kann sich *Geum reptans* apomiktisch oder durch Selbstbestäubung fortpflanzen?
- 2) Welche Rolle spielt die Keimlingsrekrutierung für die Populationsentwicklung?
- 3) Welche Bedeutung hat das klonale Wachstum für die Populationsentwicklung?

2. Material und Methoden

2.1 Allgemeine Beschreibung von *Geum reptans*

Die Untersuchungen wurden 1991 im Dischmatal an einer Population auf dem Vorfeld des Scalettagletschers auf 2450 m.ü.M., 15 km SE von Davos (Kanton Graubünden, Schweiz) durchgeführt.

Die Biologie von *Geum reptans* (*Sieversia reptans*) L. wurde bereits von HESS (1909), SCHRÖTER (1926) und HARTMANN (1956) beschrieben. Die Ergebnisse unserer Untersuchung machen besonders in Bezug auf die Morphologie einige Ergänzungen notwendig.

Geum reptans L. (Rosaceae) ist eine mitteleuropäisch-alpine Art. Ihr Areal erstreckt sich von den Alpen über die Karpaten bis nach Mazedonien. In der Schweiz ist sie in den kristallinen Alpen sehr verbreitet, in den Kalkalpen selten und dort nur auf Durchmischungsgesteinen anzutreffen (Verrukano, Bündnerschiefer und Flysch).

Als Pionierart besiedelt *Geum reptans* die kalkarmen Rohböden von Moränen, Gletscherbachalluvionen und Geröllhalden zwischen 1500 und 3800 m.ü.M. *Geum reptans* ist eine Charakterart der für diese Standorte typischen *Oxyrietum digynae*-Gesellschaft, der Säuerlingsflur (BRAUN-BLANQUET & RÜBEL 1932). Häufiger tritt sie als Erstbesiedlerin von Geröll- und Blockschutthalden in einer lockeren Artenkombination mit *Cerastium uniflorum*, *Saxifraga bryoides*, *Doronicum clusii* und *Androsace alpina* auf.

Die Dauer der schneefreien Vegetationszeit muß für das Vorkommen von *Geum reptans* zwei bis drei Monate betragen (LÜDI 1921). Je nach Dauer der Ausaperungszeit, der Humusentwicklung und der Feuchtigkeitsverhältnisse tritt eine Weiterentwicklung dieser frühen Sukzessionsgesellschaft zum Luzuletum oder Salicetum auf (LÜDI 1921). Das Wachstum von *Geum reptans* wird durch starke interspezifische Konkurrenz oder durch Trocken-/Feuchtigkeitsstreß unterdrückt. Deshalb ist sie in den späteren Sukzessionsstadien nicht mehr vorhanden. Eine Charakterisierung der Wuchsorte von *Geum reptans* gibt Tabelle 1 wieder.

Tab. 1: Bodentyp, Bodentextur und Bodenreaktion sowie die Nährstoff- und Humusverhältnisse an Wuchsorten von *Geum reptans* (Scalettagebiet, Cambrena - und Palügletschervorfeld, Keschgebiet).

Bodentyp	Initialböden ausgehend von Kalk -, Dolomit- oder Silikatgesteinen (Rohböden)
Textur	Sand, Kies, Geröll, Blockschutt
Boden-Reaktion	pH 3,5 - 5,5
Feuchtigkeit	mässig trockene - feuchte Böden (meidet Staunässe)
Nährstoffe	Hauptverbreitung auf nährstoffarmen Böden (bei guten Nährstoffverhältnissen nicht konkurrenzfähig)
Humusgehalt	gering

Geum reptans ist eine perenne Rosettenpflanze, die sich durch unbegrenztes Stengelwachstum und den Besitz einer Pfahlwurzel auszeichnet (HESS 1909). Blüten und Ausläufer entstehen in den Blattachselknospen. Die bis zu 1,5 m langen Ausläufer ermöglichen es der Pflanze, sich klonal auszubreiten. An älteren Teilen des Stengels bleiben die abgestorbenen Blattbasen als schützende Hülle stehen. Durch gelegentliche Verzweigungen bestehen ältere Stöcke aus bis zu 20 Blattrosetten, die durch einen mehrköpfigen Caudex verbunden bleiben (Abb. 1). Da die älteren Stengelteile neben der Pfahlwurzel als Speicher dienen und manchmal sproßbürtige Wurzeln ausbilden, haben die perennen Stengelteile einen rhizomartigen Charakter. Bedingt durch mechanische Einwirkungen des Substrates verselbständigen sich gelegentlich einzelne Verzweigungen des Caudex. Die bis zu 1 m lange Pfahlwurzel ist mehr oder weniger stark verzweigt.

Die einjährigen Rosettenblätter sind leierförmig-fiederschnittig und erreichen in einer Vegetationsperiode eine Maximallänge von 15 cm. Fünf bis fünfzehn Blätter werden pro Rosette im Verlauf einer Vegetationsperiode angelegt. Die Internodienzahl der Ausläufer variierte zwischen 9 und 15, und die Internodien sind am Ende des Triebes gestaucht. Pro Nodium werden zwei kleine fiederschnittige Blätter angelegt. Am zuletzt ausgebildeten Nodium entwickeln sich eine Blattrosette und Adventivwurzeln. Der Stolon legt sich mit den jüngsten Teilen auf den Boden. Die Adventivwurzeln wachsen unter günstigen Bedingungen zu Haftwurzeln aus und verankern die vegetative Rosette im Boden. Nicht erfolgreich etablierte vegetative Rosetten sowie die Verbindungen zwischen Mutter- und Tochterpflanzen werden noch in derselben Vegetationsperiode wieder abgebaut.

Pro Stock können bis zu 30 Blühtriebe mit je einer endständigen Blüte gebildet werden. Die Blüten sind proterogyn. Nach der Befruchtung streckt sich der Blütenstiel um das 2- bis 3-fache. Pro Blüte können sich bis zu 120 Samen entwickeln. Die sich aus den Griffeln entwickelnden bis zu 3 cm langen, fiedrig behaarten, rotbraunen Grannen der Samen gewährleisten eine effektive Windverbreitung.

Geum reptans ist ein typischer Hemikryptophyt. Blüten und Ausläufer werden vorwiegend bereits im Herbst des Vorjahres in den Achseln der überwinternden Rosettenblattknospen angelegt. Die Hauptblühzeit erstreckt sich je nach Witterung von Mitte Juli bis Mitte August. Die Blühphase einer Einzelblüte dauert nur 1 - 2 Tage. Bei sehr günstigen Vegetationsbedingungen ist zwischen Ende September bis Anfangs Oktober eine zweite Blühperiode möglich. Die Ausläufer entwickeln sich drei bis vier Wochen später als die Blüten. Die Etablierung ihrer Rosetten findet im September statt. Die Reifezeit der Samen erstreckt sich von Mitte Juli bis Ende September. Die Samen werden in den Monaten September - Oktober verbreitet. Sie keimen frühestens im Folgejahr ca. 2 Wochen nach der Schneeschmelze.

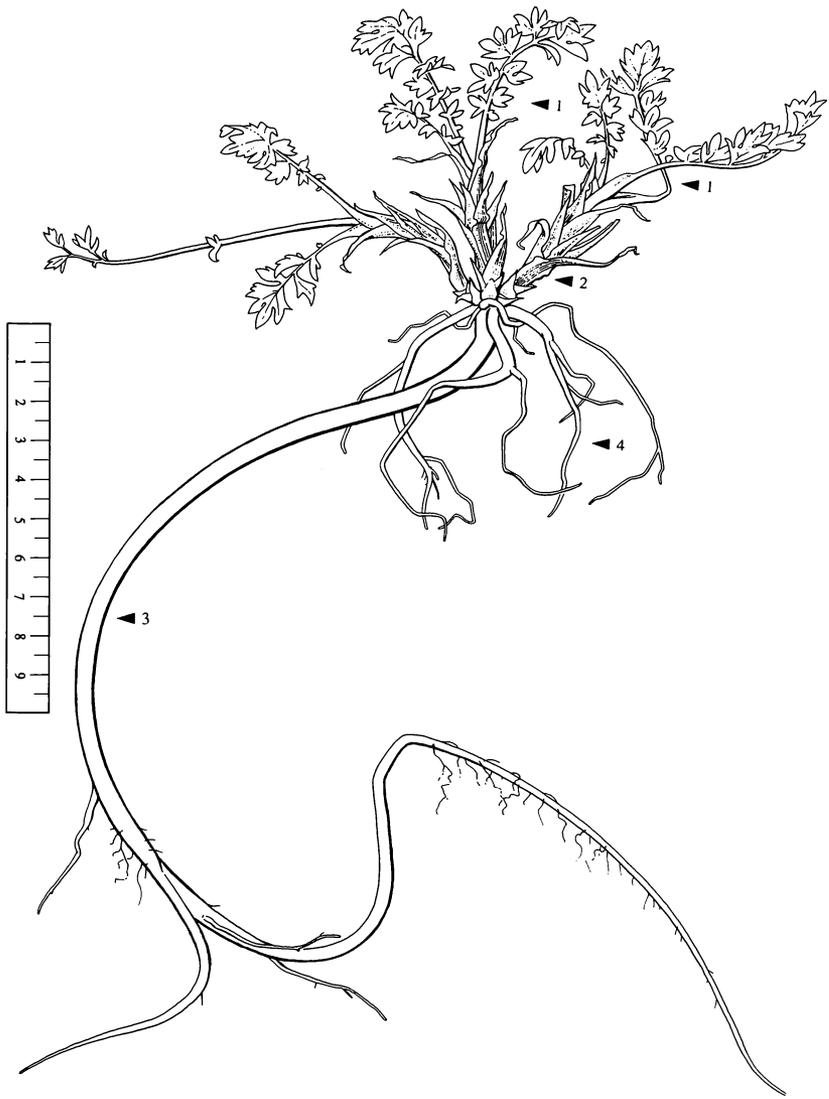


Abb. 1: Mehrjähriger Stock von *Geum reptans* mit drei Blattrosetten, Pfahlwurzel und sproßbürtigen Wurzeln. (1) Blattrosetten, (2) ältere Stengelteile mit abgestorbenen Blattbasen, (3) Pfahlwurzel, (4) sproßbürtige Wurzeln, (Maßstab in cm).

2.2 Untersuchung des Fortpflanzungssystems

Über das Fortpflanzungssystem von *Geum reptans* sind nur wenige und widersprüchliche Angaben in der Literatur zu finden (MÜLLER 1881, KERNER VON MAURILAUN 1903, SCHRÖTER 1926). Deshalb wurde das Fortpflanzungssystem besonders im Hinblick auf ein mögliches Vorkommen von Apomixis und Autogamie untersucht. Die Versuchspflanzen wurden zufällig unter den Stöcken, deren Blüten sich am Beginn der Anthese befanden, ausgewählt. Pro Stock wurde jeweils höchstens eine Blüte einzeln mit Säckchen aus Nypolt PA (Schweizerische Seidenfabrik AG, Zürich) verpackt. Der Stoff mit einer Maschenweite von 45 µm und 35% offener Fläche verhindert das Eindringen von Pollen und läßt eine gute Luftzirkulation zu.

Folgende vier Untersuchungen wurden durchgeführt:

- (1) Test auf Apomixis,
- (2) Test auf spontane Selbstbestäubung,
- (3) Test auf Selbstkompatibilität und
- (4) Test auf Fremdbestäubung.

Für die Untersuchung der Apomixis wurden 30 Blüten emaskuliert und einzeln verpackt. Zur Untersuchung der Selbstkompatibilität wurde an 36 Blüten zu Beginn der weiblichen Phase mit einem feinen Pinsel Pollen auf die Narben übertragen und diese danach verpackt. Als Pollenquelle diente die nächst gelegene Blüte des gleichen Stockes, die sich schon in der männlichen Phase befand. Zum Test der spontanen Selbstbestäubung wurden 30 nicht manipulierte Blüten verpackt. Zur Untersuchung der Fremdbestäubung wurde bei 32 emaskulierten, eingepackten Blüten zu Beginn der proterogynen Phase mit einem Pinsel fremder Pollen auf die Narben übertragen. Der Pollen stammte aus einer zweiten Population, die sich in 500 m Entfernung von der Untersuchungspopulation befand. Als Kontrolle wurden natürlich bestäubte Blüten ($n = 20$) benutzt.

Am Ende der Vegetationsperiode wurde bei allen vier Behandlungen sowie der Kontrolle die Anzahl Samenanlagen, der Samenansatz und die Keimungsrate bestimmt. Um die Dormanz zu brechen, wurden folgende Bedingungen gegeben: feuchte Inkubation, zuerst 10 Tage bei -20°C und danach 4 Wochen bei $+4^{\circ}\text{C}$.

2.3. Untersuchung der Keimlingsrekrutierung und des Lebenszyklus.

Die Pflanzen wurden aufgrund der Anzahl Rosetten, die einen Stock aufbauen, in drei Größenklassen (GK) eingeteilt:

- kleine Pflanze: Stock mit 1 Rosette
- mittlere Pflanze: Stock mit 2 - 3 Rosetten
- große Pflanze: Stock mit ≥ 4 Rosetten.

Zur Quantifizierung des Populationsaufbaues wurde im ersten Abschnitt der Untersuchungsfläche (Abb. 2) von den 126 Quadraten von $5 \times 5 \text{ m}$ schachbrettartig jedes zweite Quadrat ausgewählt, damit die Fläche gleichmäßig abgedeckt wurde. Innerhalb jedes ausgewählten Quadrates, wurde durch Losziehung (5 Positionen: vier Ecklagen und Mitte) ein $1 \times 1 \text{ m}$ Quadrat plaziert (Abb. 2). Folgende Populationsparameter wurden in diesem Subquadrat aufgenommen: Anzahl Keimlinge, Anzahl juveniler Pflanzen (unterscheiden sich von den vegetativen Rosetten durch eine Pfahlwurzel und durch die Morphologie der Rosettenblätter), Anzahl Ausläufer, Anzahl neu etablierter vegetativer Rosetten, Anzahl mehrjähriger vegetativer Rosetten, Anzahl Stöcke kleiner Pflanzen (unterscheiden sich von den vegetativen Rosetten durch das Vorhandensein eines deutlich ausgebildeten Rhizoms), Anzahl Stöcke mittlerer Pflanzen und Anzahl Stöcke großer Pflanzen.

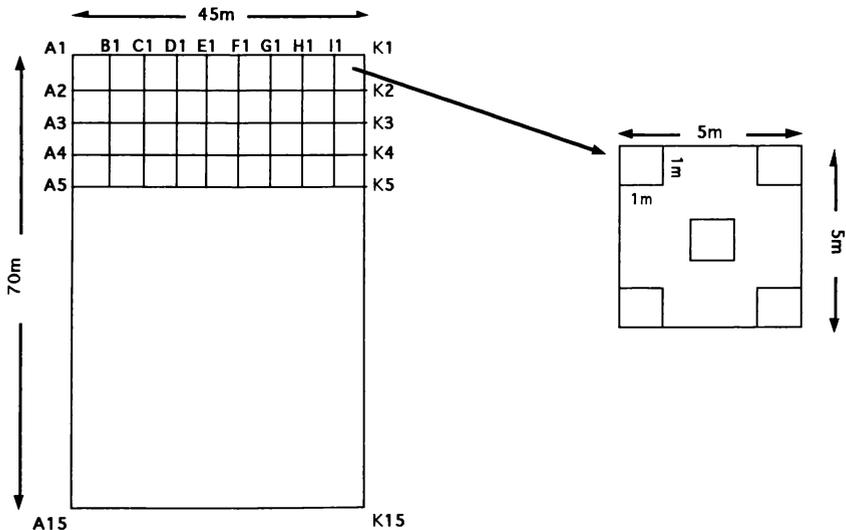


Abb. 2: Versuchsanordnung am Feldstandort zur Erfassung der Populationsstruktur und des Lebenszyklus.

Um den Sameneintrag und die Samenverbreitung zu bestimmen, wurden 50 Samenfallen (10 x 30 cm; Polypropylen) mit Raupenleim bestrichen und in der Untersuchungsfläche zur Zeit der Samenreife (4. 9. 1991) aufgestellt. Mitte Oktober 1991 wurden die Samenfallen eingesammelt, einzeln in Plastiksäcke verpackt und die anhaftenden Samen im Labor mit Hilfe des Binokulars bestimmt.

Am Ende der Vegetationsperiode (15. 10. 1991) wurden zur Erhebung der Größe der Samenbank 50 Bodenproben gesammelt. Um zu klären, ob eine permanente Samenbank vorhanden ist, wurden schon zu Beginn der Saison Bodenproben entnommen (n = 10). Die Bodenproben wurden 10 Tage bei -20°C und anschließend 4 Wochen bei +4°C feucht inkubiert (um die Dormanz zu brechen). Danach wurden die Bodenproben in Petrischalen abgefüllt und bei einem 16 Stunden Tag bei 26°C (hell)/16°C (dunkel) während 3 Wochen zur Keimung gebracht. Anschließend wurden die Bodenproben mit Hilfe des Binokulars nach nicht gekeimten Samen untersucht. Als Blindversuch wurden Samen in die Bodenproben hinzugefügt.

Um die sexuelle Etablierung mit der vegetativen Etablierung zu vergleichen, wurde die Entwicklung der Stolone bei 225 Stöcken und die Entwicklung von 100 markierten Keimlingen in derselben Fläche über die ganze Vegetationsperiode verfolgt.

Die statistischen Auswertungen wurden mit dem JMP-Programm Version 2.0 (SAS Institut Inc. 1989) durchgeführt. Die Entwicklung der Population wurde mit Hilfe eines Matrix-Modells mit dem RAMAS/Stage-Programm von Applied Biomathematics (Seatauket, New York) berechnet.

3. Resultate

3.1 Fortpflanzungssystem

Die Kontrollpflanzen wurden gemäß Feldbeobachtung ausschließlich von Dipteren bestäubt. Die untersuchten Pflanzen der vier Behandlungen und der Kontrolle unterschieden sich nicht signifikant in der Anzahl Samenanlagen pro Blüte (Tab. 2). Der Samenansatz der ersten drei Behandlungen war aber signifikant kleiner ($p < 0,001$) als derjenige der Behandlung 4 und der Kontrolle (Tab. 2). Diese Samen, die aus Apomixis oder Selbstbestäubung hervorgegangen waren, keimten nicht.

Tab. 2: Arithmetische Mittel und die Standardfehler der Anzahl Samenanlagen pro Blüte, des Samenansatzes und der Keimraten der Samen der 4 Behandlungen und der Kontrolle.

* = keine Entwicklung des Embryos.

Behandlung	n	Anzahl Samenanlagen pro Blüte	Samenansatz in %	Keimung in %
Apomixis (1)	28	81.3 ± 2.9	3.32 ± 0.84 *	0
Selbstbestäubung ohne äussere Mithilfe (2)	26	75.3 ± 3.2	1.96 ± 0.73 *	0
Selbstbestäubung von Hand (3)	33	73.4 ± 4.5	2.30 ± 0.52 *	0
Fremdbestäubung von Hand (4)	30	74.3 ± 3.6	17.3 ± 2.07	78 ± 5.2
Kontrolle (5) (Bestäubung durch Dipteren)	20	77.7 ± 2.9	27.0 ± 1.64	84 ± 7.8

Der signifikante Unterschied im Samenansatz zwischen Fremdbestäubung und Kontrolle könnte durch die heftigen Regenfälle, welche einen Teil der aufgebrachten Pollen kurz nach der Behandlung wegschwemmen, erklärt werden. Eine zweite Möglichkeit wäre, daß über die Distanz von 500 m zwischen den beiden Populationen bereits eine reduzierte Kreuzungsfertilität bestand (HUGHES & WEISS 1974). Aus den Resultaten geht eindeutig hervor, daß *Geum reptans* selbstinkompatibel ist und nur Fremdbestäubung zu keimfähigen Samen führt.

3.2 Populationsstruktur

Der Sameneintrag in die Population war mit 4.600 Samen pro 100 m² im Vergleich mit anderen alpinen Pionierpflanzen gering (BÄUMLER 1988, STÖCKLIN & ZOLLER 1991). Jungpflanzen (vegetative Rosetten, kleine Pflanzen) dominierten die Altersstruktur (Tab. 3).

Die Samenproduktion der Population war mit 30.270 bezogen auf 100 m² wesentlich größer als der Sameneintrag in die Untersuchungsfläche. Maximal 85% der Samen wurden demnach fernverbreitet. Die Keimrate der in die Untersuchungsfläche eingetragenen Samen betrug 13,5%. Die Überlebensrate der Keimlinge im Zeitraum vom 20. 7. 1991 bis zum 15. 10. 1991 war mit 1,2% sehr gering. Zwei jahreszeitliche Ereignisse prägten den Sommer 1991: die Trockenheit, welche anfangs August einsetzte und 6 Wochen dauerte, und das frühe Auftreten des ersten Frostes anfangs September (5. 9. 1991 Nachttemp.: -10°C). Trotzdem zeigten die Keimlinge zu

jedem Zeitpunkt eine ungefähr gleich hohe Sterblichkeit. Von anfänglich 614 Keimlingen überlebten 7 Keimlinge die Vegetationsperiode 1991.

Erfolgreich etablierte Keimlinge waren nur an besonders geschützten Stellen zu finden. Diese "safe sites" sind Moospolster (*Polytrichum sexangulare*). Die Samen können sich mit ihren Grannen in diesen Polstern verankern und die Moose bieten durch ihre hygroskopische Fähigkeit günstige Feuchtigkeitsbedingungen. *Geum reptans* ist ein typischer Lichtkeimer. Die Kotyledonen eines 3 Wochen alten Keimlings sind 7-12 mm lang, dunkelgrün und leicht behaart. Das braunrote Hypokotyl erreicht eine Länge von 12-23 mm. Die Primärwurzel ist unregelmäßig verzweigt und erreicht eine Länge von durchschnittlich 33 mm. Die Primärblätter sind fünfteilig, hellgrün und leicht behaart. Keimlinge verschiedenen Alters sind in Abbildung 3 dargestellt. Einjährige Keimlinge (Keimlinge der letztjährigen Vegetationsperiode) konnte ich in der Untersuchungsfläche keine finden. Dagegen kamen juvenile Pflanzen vor, deren Alter ich auf 2-5 Jahre schätze (Abb. 3).

Tab. 3: Populationsstruktur im Frühjahr 1991, Populationszuwachs während der Vegetationsperiode 1991, Populationsstruktur am Ende des Jahres 1991 sowie die jährliche Mortalitätsraten der aufgeführten Stadien der Population des Feldstandortes.

	Populationsstruktur Frühjahr 1991	Populationszuwachs 1991	Populationsstruktur Ende 1991	jährliche Mortalitätsrate
Anzahl grosse Pflanzen (GK3)	314	14	328	0.007 %
Anzahl mittlere Pflanzen (GK2)	381	45	426	0.004 %
Anzahl kleine Pflanzen (GK1)	477	104	581	0.05 %
Anzahl mehrjährige vegetative Rosetten	1232	-	1170	0.05 %
Anzahl juvenile Pflanzen	120	-	111	0.075 %
Anzahl neu etablierte vegetative Rosetten	--	133	133	80.0 %
Anzahl überlebende Keimlinge	--	7	7	98.9 %
permanente Samenbank	2000	--	6600	--
Sameneintrag	--	4600	--	--

Alle Angaben beziehen sich auf eine Fläche von 100 m².



Abb. 3: *Geum reptans* - Keimlinge verschiedenen Alters sowie juvenile Pflanze: (1) 10 Tage alter Keimling, (2) 2 Wochen alter Keimling, (3) 2 Monate alter Keimling, (4) juvenile Pflanze.

Das Wachstum der Stolone setzte Anfang Juli ein und war erst Ende Juli abgeschlossen. Im Laufe des Monats Juli erhöhte sich die Ausläuferzahl um 60%. Die Sterblichkeit wurde durch die einsetzende Trockenheit, welche während der anfälligen Adventivwurzelbildung noch andauerte, beeinflusst. Der Etablierungserfolg der Ausläufer am Ende der Vegetationsperiode war mit 20% wesentlich höher als bei den Keimlingen.

3.3 Lebenszyklus

Die Resultate aus den vorliegenden demographischen Untersuchungen können in einem Flußdiagramm (Abb. 4) dargestellt werden. Auf Grund der erhobenen Parameter kann die Entwicklung der Population und der einzelnen Stadien mit Hilfe eines Matrixmodelles (CASWELL 1989) in die Zukunft projiziert werden.

Das Modell besteht im wesentlichen aus einer Übergangsmatrix, die die aus dem Lebenszyklus-Diagramm (Abb. 4) entnommenen Übergangswahrscheinlichkeiten enthält. In den Kolonnen sind die Entwicklungsstadien zu Beginn, in den Zeilen jene am Ende des Zeitintervalles angeben. Für jedes Matrixelement (Übergangswahrscheinlichkeit) gibt somit die Kolonne den momentanen Zustand und die Zeile die zukünftige Entwicklung an (Tab. 4). Durch Multiplikation der Übergangsmatrix mit einem Kolonnenvektor wird die Anzahl der Individuen pro Stadium am Ende des Zeitintervalles ($t + 1$) berechnet. Bei wiederholter Anwendung dieser Multiplikation entsteht eine stabile Klassenverteilung, bei der die Population mit der Rate λ (= Eigenwert der Matrix) wächst, gleich bleibt oder abnimmt ($\lambda > 1$, $\lambda = 1$, $\lambda < 1$). Das Matrixmodell berechnet die Entwicklung der Population und der einzelnen Stadien unter der Voraussetzung, daß die Umweltbedingungen gleich bleiben und keine dichteabhängige Regulation der Populationsgröße auftritt. Durch Veränderung der Modellparameter kann in einer Sensitivitätsanalyse untersucht werden, welche Übergangswahrscheinlichkeiten sich besonders stark auf die Dynamik der Population auswirken.

Die untersuchte Population von *Geum reptans* reagiert in geringem Ausmaß auf eine Veränderung in der sexuellen Reproduktion, stark dagegen auf Änderungen, die das klonale Wachstum betreffen.

Im vorliegenden Fall ergibt eine Projektion über 50 Jahre, daß die Population nach 20 Jahren eine stabile Klassenverteilung erreichen würde und mit einer konstanten Rate λ von 1,05 exponentiell wachsen könnte. Die Altersstruktur wurde folgendermaßen berechnet: Die vegetativen Rosetten erreichen eine mittlere Lebenserwartung von ca. 6 Jahren, die persistenten Keimlinge von 7 Jahren, die kleinen Pflanzen von 9 Jahren, die mittleren Pflanzen von 15 Jahren und die großen Pflanzen von 40 Jahren. Die Anzahl Stöcke würde sich von 1.200 bis auf 13.000 nach 50 Jahren erhöhen. Der reproduktive Wert, d.h. der relative Beitrag eines Entwicklungsstadiums für die Populationsentwicklung, ist für die vegetativen Rosetten doppelt so groß wie derjenige der Keimlinge. Dieses Resultat bedeutet, daß die vegetativen Rosetten eine wesentlich größere Bedeutung für das Populationswachstum am Standort haben als die Keimlinge.

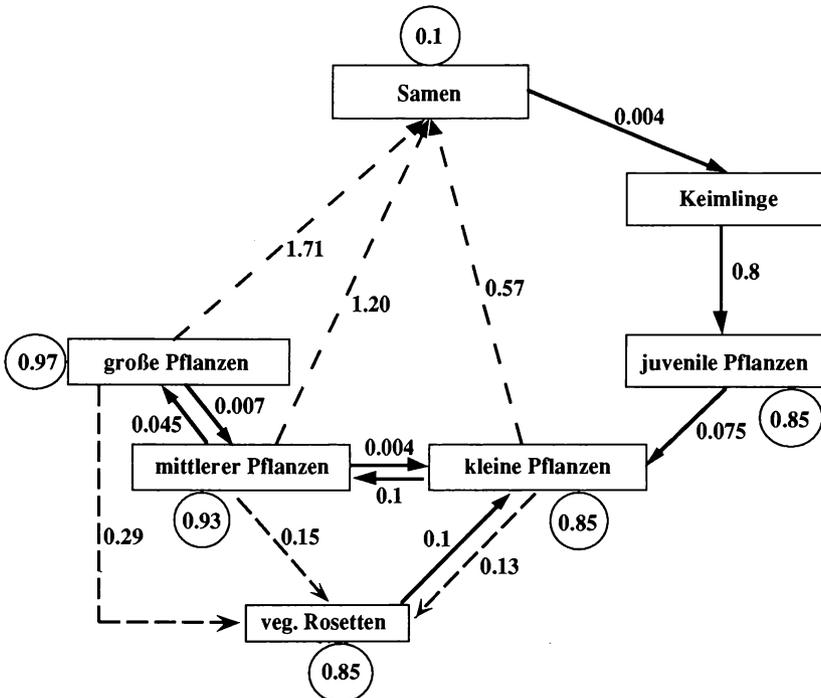


Abb. 4: Flußdiagramm der Populationsentwicklung von *Geum reptans*. Die Pfeile stellen die Übergangswahrscheinlichkeiten dar: weit gestrichelte die der sexuellen Reproduktion, gestrichelte Pfeile die der vegetativen Reproduktion. Das Zeitintervall beträgt ein Jahr.

Tab. 4: Übergangsmatrix der untersuchten Feldpopulation von *Geum reptans*. (Die Werte wurden aus dem Flußdiagramm der Abbildung 4 entnommen).

	Samen	Keimlinge	juvenile Pflanze	veg. Ros.	GK1	GK2	GK3
Samen	0.1	0	0	0	0.57	1.20	1.71
Keimlinge	0.004	0	0	0	0	0	0
juvenile Pflanzen	0	0.8	0.85	0	0	0	0
veg.Ros.	0	0	0	0.85	0.13	0.15	0.29
Gk1	0	0	0.075	0.1	0.85	0.004	0
GK2	0	0	0	0	0.10	0.93	0.007
GK3	0	0	0	0	0	0.045	0.97

4. Diskussion

Die Untersuchung des Fortpflanzungssystems von *Geum reptans* ergab, daß keimungsfähige Samen nur nach Fremdbestäubung gebildet werden. Der Samenansatz von 2 bis 3,3% bei den Apomixis- und Selbstbestäubungsversuchen brachte keine fertilen Samen hervor. Diese von STEBBINS (1958) und LLOYD (1980) für Pionierpflanzen erwarteten Varianten der Fortpflanzung, konnten bei *Geum reptans* nicht gefunden werden.

Die potentielle Samenproduktion wurde aus der Anzahl Samenanlagen pro Blüte, der Anzahl Blüten pro Stock und der Anzahl Stöcke pro 100 m² berechnet. Die realisierte Samenansatz mit 24% liegt im erwarteten Rahmen für alpine Pionierpflanzen. Nach BILLINGS und MOONEY (1968) variiert der Samenansatz bei arktischen oder alpinen Arten von 5 bis 42%. Nur ein Teil der gebildeten Samen wird in die Population eingetragen. Ein großer Anteil wurde fernverfrachtet (max. 85%). Die sexuelle Etablierungsrate von 0,003% bezogen auf den Sameneintrag war äußerst gering. *Hieracium floribundum* hat mit 0,05% eine 60fach höhere Etablierungsrate (THOMAS & DALE 1975). Die geringe sexuelle Etablierungsrate von *Geum reptans* ist auf die kleine Keimungsrate (13,5%), die hohe Sterblichkeitsrate der Keimlinge (98,8% in der ersten Vegetationsperiode) zurückzuführen. Die Dormanz der Samen wird im Winter durch Kältestratifikation gebrochen. Ein Kälteeinbruch verbunden mit erneutem Schneefall führte im Juni 1991 zum Absterben vieler Samen, die schon gekeimt waren. Dies konnte durch angekeimte aber abgestorbene Samen in den Bodenproben, die nach der Schneeschmelze gesammelt wurden, bestätigt werden.

In der untersuchten Population von *Geum reptans* konnte wiederholte Keimlingsrekrutierung nachgewiesen werden. Vermutlich kann eine genügend große Anzahl Keimlinge nur in klimatisch günstigen Vegetationsperioden etabliert werden, so daß einige Keimlinge bis ins nächste Jahr überleben. In der untersuchten Population überlebten 1991 1,2% der Keimlinge bis Mitte Oktober. Eine Entwicklungslinie von Keimlingen zu persistenten Keimlingen, Jungpflanzen und Adultpflanzen ist im Felde nur an den beschriebenen "safe sites" möglich.

ERIKSSON (1989) zeigte, daß wiederholte Keimlingsrekrutierung bei 40% von 68 untersuchten klonalen Pflanzenarten auftritt. Nach ERIKSSON (1989) ist die wiederholte Keimlingsrekrutierung bei oberirdischem klonalem Wachstum signifikant häufiger als bei unterirdischem klonalem Wachstum.

Die sexuelle Samenproduktion und das Auftreten wiederholter Keimlingsrekrutierung ermöglichen *Geum reptans* eine hohe genetische Diversität in einer Population aufrechtzuerhalten. Für Pionierpflanzen, welche auf unvorhersagbare Störungen und auf Katastrophenereignisse vorbereitet sein müssen, könnte dies von besonderer Bedeutung sein (ANTONOVICS 1980).

4.1 Vergleich der sexuellen mit der vegetativen Etablierung

Mit einem Etablierungserfolg von 20% übertrifft die vegetative Etablierung die sexuelle Etablierungsrate um das 67-fache. Die große Rolle der vegetativen Vermehrung bei *Geum reptans* übertrifft noch diejenige anderer klonaler Arten, von welchen quantitative Angaben in der Literatur bestehen (Tab. 5). Dies bestätigt die von verschiedenen Autoren hervorgehobene große Rolle der vegetativen Vermehrung bei arktisch-alpinen Arten (SÖRINKI 1938, HARTMANN 1956, BLISS 1971).

Tab. 5: Wahrscheinlichkeit der sexuellen und der vegetativen Etablierung bei einigen klonalen Arten.

	Etablierungsart			
	sexuell	vegetativ	vegetativ/sexuell	
<i>Viola blanda</i>	0.3	0.82	2.7	COOK (1983)
<i>Ranunculus repens</i>	0.12	0.71	5.9	SARUKHAN & HARPER (1973)
<i>Hieracium floribundum</i>	0.008	0.27	34	THOMAS (1975)
<i>Narcissus pseudonarcissus</i>	0.005	0.045	9	BARKHAM (1980)
<i>Geum reptans</i>	0.003	0.2	67	

4.2 Lebenszyklus

Geringe sexuelle Etablierung und intensive Etablierung vegetativ gebildeter Rosetten bestimmen das Populationswachstum von *Geum reptans*. Die untersuchte Population hatte 1991 annähernd eine stabile Klassenverteilung. Ihre Dynamik wurde dominiert durch die Geburts- und Todesraten der klonal gebildeten Rosetten, wie durch eine Sensitivitätsanalyse des Matrixmodelles gezeigt werden konnte. Die klonale Vermehrung dominiert auch das Populationswachstum von *Primula veris* (TAMM 1972), *Listera ovata* (TAMM 1972), *Hieracium pilosella* (BISHOP & al. 1978) und *Solidago altissima* (SCHMID 1990).

Die untersuchte Population von *Geum reptans* befand sich jedoch 1991, im Unterschied zu den zitierten Beispielen, in einer Expansionsphase. Die Populationen von *Carex arenaria* (NOBLE & al. 1979), *Ranunculus repens* (LOVETT-DOUST 1981) sowie *Viola blanda* (NEWELL & al. 1981) befanden sich durch die ungefähr gleich hohen Geburts- und Todesraten der vegetativ gebildeten Nachkommen in einem Gleichgewicht oder wiesen eine geringe Zunahme auf.

Umfassende demographische Untersuchungen an mehrjährigen alpinen Pionierpflanzen wurden bisher keine durchgeführt. Das beobachtete exponentielle Wachstum von *Geum reptans* dürfte jedoch für alpine Pionierpflanzen charakteristisch sein. Alpine Habitate sind durch großen Streß und zahlreiche Störungen charakterisiert, die immer wieder zu katastrophalen Einbrüchen der Populationsgröße führen können. Die mit Hilfe des Matrix-Modelles vorausgesagte konstante exponentielle Entwicklung von *Geum reptans* am untersuchten Feldstandort würde innert 10 bis 15 Jahren zu einer so hohen Stockdichte führen, daß eine dichteabhängige Phase des Populationswachstums eintreten müsste, sofern nicht bereits vorher dichteunabhängige Ereignisse die Population stark dezimieren. Nach Untersuchungen über den Rückzugs des Scalettagletschers ist der Untersuchungsstandort seit 1920 bis 1930 eisfrei. Weil die Etablierung durch die große Dynamik der Umweltbedingungen behindert wird, ist das Auftreten einer Initialpopulation frühestens nach 20 Jahren wahrscheinlich. Der Etablierungszeitpunkt der Population könnte somit um ca. 1950 liegen. Seither traten folgende Katastrophen im Untersuchungsgebiet auf: 1959 ein Gletscherabbruch und 1971 ein Bergsturz. Außerdem ist das Untersuchungsgebiet höchst lawinengefährdet. Es ist somit realistisch anzunehmen, daß im Durchschnitt alle 10 bis 15 Jahre Katastrophen auftreten, welche die Population bis auf Restbestände zerstören können. Mit Hilfe dieser Informationen ist das Ergebnis der Populationssimulation zu interpretieren. Die Population muß exponentiell von Ereignis zu Ereignis wachsen, damit sie sich am Standort halten kann und nicht ausgelöscht wird. Dieses exponentielle Wachstum erreicht *Geum reptans* nur durch die Etablierung vegetativer Rosetten.

Literatur

- ABRAHAMSON, W.G., 1980: Demography and vegetative Reproduction. - In: SOLBRIG, O.T. (ed.): Demography and evolution in plant population. - Oxford, University Press, Oxford: 89-106.
- ANTONOVICS, J., 1980: Concepts of resource allocation and partitioning in plants. - In: STALDON, J.E.R. (ed.): Limits to action: the allocation of individual behavior. - Academic Press, New York: 1-25.
- BARKHAM, J.P., 1980: Population dynamics of the wild daffodil (*Narcissus pseudonarcissus*). - I. Clonal growth, seed production, mortality and the effects of density. - J. Ecol. 68: 607-633.
- BÄUMLER, E., 1988: Untersuchungen zur Besiedlungsdynamik und Populationsbiologie einiger Pionierpflanzen im Morteratschgletschervorfeld. - Diss. Universität Basel: 242 S.
- BILLINGS, W.D. & H.A. MOONEY, 1968: The ecology of arctic and alpine plants. - Biol. Rev. 43: 481-530.
- BISHOP, G., DAVY, A.J. & R.L. JEFFRIES, 1978: Demography of *Hieracium pilosella* in a Breck grassland. - J. Ecol. 66: 615-629.
- BRAUN-BLANQUET, J. & E. RÜBEL, 1932: Flora von Graubünden. - Verlag Hans Huber, Bern/Berlin: 820 S.
- BLISS, L.C., 1971: Arctic and alpine plant life cycles. - Ann. Rev. Ecol. Syst. 2: 405-438.
- CASWELL, H., 1989: Matrix population models. - Sinauer Ass. Inc., Sunderland (Mass.): 328 S.

- COOK, R.E., 1979: Patterns in juvenile mortality and recruitment in plants. - In: SLOBRIG, O.T., JAIN, S., JOHNSON, G.B. & P.H. RAVEN, (eds.): Topics in plant population biology. - Macmillan Press, London: 207-23.
- COOK, R.E., 1985: Growth and development in clonal populations. - In: JACKSON, J.L., BUSS, L. & R.E. COOK, (eds.): Population biology and evolution of clonal organisms. - Yale University Press, New Haven/London: 259-296.
- ERIKSSON, O., 1989: Seedling dynamics and life history in clonal plants. - *Oikos* 55: 231-238.
- GRUBB, P.J., 1977: The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of regeneration niche. - *Biol. Rev.* 52: 107-45.
- HARPER, J.L., 1977: Population biology of plants. - Academic Press, London: 892 S.
- HARPER, J.L., 1978: The demography of plants with clonal growth. - In: FREYSEN, A.H.J. & J.H. WOLDENDORP, (eds.): Structure and functioning of plant populations. - Amsterdam: 27-45.
- HARTMANN, H., 1956: Studien über die Fortpflanzung in den Hochalpen. - Diss. ETH Zürich: 169 S.
- HESS, H., 1909: Über die Wuchsformen der alpinen Geröllpflanzen. - Diss. Universität Zürich: 165 S.
- HUGHES, K.W. & G.H. WEISS, 1974: Patterns of heterosis and crossing barriers from increasing genetic distance between population of the *Mimulus luteus* complex. - *Genet.* 61: 235-245.
- JURIK, T.W., 1980: Physiology, growth, and life history characteristics of *Fragaria virginiana*. - Diss. Cornell: 183 S.
- KERNER VON MAURILAUN, A. 1898: Pflanzenleben, Band 2. - Bibliographisches Institut, Leipzig/Wien: 840 S.
- LLOYD, D.G., 1980: Sexual strategies in plants. - I. An hypothesis of serial adjustment of maternal investment during one reproductive session. - *New. Phyt.* 86: 69-79.
- LOVETT-DOUST, L., 1981: Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). - *J. Ecol.* 69: 757-68.
- LÜDI, W., 1921: Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales und ihre Sukzessionen. - Beiträge zur geobotanischen Landesaufnahme, Heft 9: 364 S.
- MEYER, A. & B. SCHMID, 1991: Experimentelle Demographie von Pflanzen: *Solidago altissima*. - In: SCHMID, B. & J. STÖCKLIN, (eds.): Populationsbiologie der Pflanzen. - Birkhäuser, Basel: 123-46.
- MEUSEL, H., JÄGER, E. & E. WEINERT, 1965: Vergleichende Chorologie der zentral-europäischen Flora. - Verlag Gustav Fischer, Jena: 422 S.
- MÜLLER, H., 1881: Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassung an dieselben. - Leipzig: 611 S.
- NEWELL, S.J., SOLBRIG, O.T. & D.T. KINCAID, 1981: Studies on the population biology of the genus *Viola*. - III. The demography of *Viola blanda* and *Viola pallens*. - *J. Ecol.* 69: 997-1016.
- SARUKHAN, J. & J.L. HARPER, 1973. Studies on plant demography: *Ranunculus repens*, *R. bulbosus* and *R. acris* I. Population flux and survivorship. - *J. Ecol.* 61 : 675-716.
- SAS, 1989. JMP™ user guide. - SAS Institute Inc., Cary, NC.
- SCHMID, B., 1990: Populationsbiologische Modelle für Unkräuter mit vegetativer Vermehrung. - *Z. Pflkrankh. Pfl-Schutz, Sonderheft XII*: 137-146.
- SCHRÖTER, C., 1926: Pflanzenleben im Alpenraum. - Verlag von Albert Raustein, Zürich: 1288 S.
- SILVERTOWN, J.W., 1982: Introduction to plant ecology. - Longman, London: 229 S.
- STEBBINS, G.L., 1958: Longevity, habitat and release of genetic variability in the higher plants. *Cold spring Harbor Symp.* - *Quant. Bio* 23 : 365-378.
- SÖRINKI, N., 1938: Studien über generative und vegetative Vermehrung bei Samenpflanzen in der alpinen Vegetation Petsamo-Lapplands. - I. Allgemeiner Teil. - *Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fenn. Venamo* 11: 83-89, 124-147.
- STÖCKLIN, J. & H. ZOLLER, 1991: Vergleich von Lebenszyklus und Populationsstruktur bei Höhenvikarianten der Gattung *Epilobium*. - In: SCHMID, B. & J. STÖCKLIN, (eds.): Populationsbiologie der Pflanzen. - Birkhäuser, Basel: 147-164.
- TAMM, C.O., 1972: Survival and flowering of some perennial herbs. - II. The behavior of *Primula veris* on permanent plots. - *Oikos* 23: 159-166.
- THOMAS, A.G. & H.M. DALE, 1975: The role of seed production in the dynamic of established populations of *Hieracium floribundum* and a comparison with vegetative reproduction. - *Can. J. Bot* 53: 3022-3031.

Adresse

Hans-Peter Rusterholz, Jürg Stöcklin, Bernhard Schmid, Botanisches Institut der Universität Basel, Schönbeinstrasse 6, CH-4056 Basel

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1993

Band/Volume: [22_1993](#)

Autor(en)/Author(s): Rusterholz Hans-Peter, Stöcklin Jürg, Schmid Bernhard

Artikel/Article: [Populationsbiologische Studien an Geum reptans L. 337-346](#)