

## Experimentelle Untersuchungen zur Beeinflussung des Wachstums des Alpenedelweiß (*Leontopodium alpinum*) durch den pH-Wert des Bodens und durch Konkurrenz

J. SEBASTIAN STILLE, PASCAL VITTOZ, W. BERNHARD DICKORÉ,  
DIETMAR HAFFER & VOLKER WISSEMAN

**Zusammenfassung:** Das Alpenedelweiß (*Leontopodium alpinum*) zeichnet sich durch ein recht großes Verbreitungsgebiet in den europäischen Hochgebirgen (Pyrenäen, Alpen, Karpaten sowie Nordbalkan) aus. Auffällig dabei ist, dass es auf Kalkböden gut zu gedeihen scheint, in Regionen mit sauren Böden jedoch kaum oder scheinbar gar nicht vorkommt. Daher haben wir die Standortbedingungen von *L. alpinum* untersucht und hinterfragt, warum es in vielen Silikat-Regionen fehlt. Wir haben experimentell das Wachstum von *L. alpinum* in Abhängigkeit vom Boden-pH-Wert durch *in vitro*-Keimungsversuche (bei pH 3 bis pH 11) und unter Konkurrenz (mit *Nardus stricta* L., in Pflanzgefäßen) untersucht. Unsere Ergebnisse deuten darauf hin, dass *L. alpinum* – so wie es für viele „basiphile“ Pflanzen typisch ist – in saurem Substrat gut keimt und zu wachsen beginnt, wenn auch die Keimungsraten unterhalb eines pH-Wertes von 6 vermindert sind. Der entscheidende limitierende Faktor ist aber die Konkurrenz, die es *L. alpinum* nicht erlaubt, sich dauerhaft gegen die auf sauren Böden kräftiger wachsende Art, *Nardus stricta*, durchzusetzen. Es sind also artspezifische Faktoren wie die geringe Größe und Konkurrenzschwäche der Pflanze, die das Fehlen von *L. alpinum* auf sauren Substraten bedingen, auch wenn direkte physiologische Einschränkungen nicht gänzlich ausgeschlossen werden können.

**Key Words:** edelweiss, ecology, competition, limiting factor, soil pH

**Summary:** The Alpine Edelweiss (*Leontopodium alpinum*) is widely distributed at higher elevations throughout the European high mountains (Pyrenees, Alps, Carpathians and Northern Balkans). However, it is well-represented in regions of base-rich soils (on limestone or other base-rich rocks), but absent or subsiding in acidic areas. We tested the growth of *L. alpinum* in relation to soil pH (isolated *in vitro* germination on a large range of pH), and under competition (with *Nardus stricta* L., pot cultivation). The results suggest that, as typical for many ‘basiphilous’ plants, *L. alpinum* grows well on acidic substrates, although germination rates are lower than under neutral or basic conditions. Competition was confirmed as the main limiting factor that does not allow proper growth or resistance of *L. alpinum* against *Nardus stricta*, a strongly competitive species on acidic soils. Ac-

**Anschriften der Autoren:** Johannes Sebastian Stille, Justus-Liebig-Universität Gießen, Institut für Botanik, AG Spezielle Botanik, Heinrich-Buff-Ring 38, 35392 Gießen, Germany; Dr. Pascal Vittoz, Institute of Earth Surface Dynamics, Faculty of Geosciences et Environment, University of Lausanne, Géopolis, 1015 Lausanne, Switzerland; Dr. W. Bernhard Dickoré, Botanische Staatssammlung München, Menzinger Str. 67, 80638 München, Germany; Dietmar Haffer, Prof. Dr. Volker Wissemann, Justus-Liebig-Universität Gießen, & Botanischer Garten Gießen, Senckenbergstr. 6, 35390 Gießen, Germany; Korrespondenz: sebastianstille@googlemail.com

cordingly, a species-specific factor, which is the small size and low competitiveness of *L. alpinum*, is mainly responsible for its absence on acidic substrates. Some physiological intolerance to its germination under acidic conditions may be involved as well.

## 1 Einleitung

Das Alpen-Edelweiß, *Leontopodium alpinum* Cass. (*L. nivale* subsp. *alpinum* (Cass.) Greuter) ist nach dieser taxonomischen Auffassung eine der beiden in Europa endemischen Arten der ansonsten ausschließlich zentral- und ostasiatischen Gattung mit insgesamt ca. 32 Arten (BLÖCH et al. 2010, DICKORÉ in Vorb.<sup>1</sup>). Während die andere, *L. nivale* (Ten.) A.Huet ex Hand.-Mazz., ein kleines und stark disjunktes Verbreitungsgebiet hat (Apennin-Gebirge in Mittelitalien, Pirin-Gebirge im Südwesten Bulgariens und Šar Planina an der mazedonisch-kosowarischen Grenze), ist *L. alpinum* in den Höhenlagen der europäischen Gebirge (Pyrenäen, Alpen, Karpaten sowie Nordbalkan) weit verbreitet. Wenn man das Verbreitungsgebiet von *L. alpinum* jedoch genauer untersucht, fällt auf, dass es Alpenregionen gibt, in denen das Edelweiß regelmäßig oder häufig vorkommt, in anderen jedoch selten ist oder fehlt (Informationen zur Verbreitung z.B. bei MEUSEL & JÄGER 1992).

Es drängt sich die Frage auf, was spezielle Standortbedingungen für das Alpenedelweiß sind. Zur Etablierung und für das Vorkommen einer Pflanze in einem Gebiet müssen abiotische Standortfaktoren sowie biotische Umweltbedingungen erfüllt sein (SCHRÖDER 1998).

Die Verschiedenartigkeit der alpinen Ursprungsgesteine prägt unterschiedliche Böden und Pflanzengesellschaften in charakteristischer Weise (REISIGL & KELLER 1987).

Mit Blick auf die Keimungsökologie – als Basis für Wachstum und Etablierung – spielen physikochemische Parameter des Bodens eine wichtige Rolle. Der pH-Wert des Bodens ist hier ein prominenter Faktor, der Keimung und Wachstum artspezifisch, mitunter auch auf recht kleine Amplituden begrenzt (SCHRÖDER 1998). Der Boden-pH-Wert stellt dabei einen Ökofaktor von übergeordneter Wichtigkeit dar, da er zwar selbst kaum direkten Einfluss auf das Pflanzenwachstum hat, aber eine ganze Reihe anderer Faktoren wie z. B. Schwermetalllöslichkeit und Phosphatverfügbarkeit beeinflusst sowie die Form der Stickstoffmineralisation bedingt (GIGON 1987, KINZEL & ALBERT 1982).

*Leontopodium alpinum* werden in der Literatur spezielle Ansprüche an den Boden und speziell den Boden-pH zugewiesen. Die „Flora Alpina“ (AESCHIMANN et al. 2004) weist der Art den höchsten möglichen Wert (= stark basisch) für den Boden-pH-Wert zu und gibt in Bezug auf das Ausgangsgestein Kalk, Dolomit, Kieselkalk und Kalkschiefer an. ELLENBERG (2002) gruppiert *L. alpinum* mit der Reaktionszahl R.8 zu den Schwachbasen- bis Basenzeigern. „Flora von Mitteleuropa“ (HEGI 1979) beschreibt die Standortvoraussetzungen in Bezug auf den Boden als „basenreich und meist kalkhaltig“ und benennt als Verbreitungsschwerpunkte „die südlichen Kalkalpen, besonders die Dolomiten“. Dies wurde kürzlich von einer umfangreichen Studie bestätigt, die zeigt, dass alle Vorkommen von *L. alpinum* in der Schweiz auf Kalkgestein

<sup>1</sup> Unter den ca. 116 publizierten (IPNI 2019) Artnamen schwankt die Anzahl der akzeptierten Arten allerdings beträchtlich. Die einzige Monographie der Gattung (HANDEL-MAZZETTI 1927) akzeptiert 41 Arten; YOUSHENG & BAYER 2011 geben 58 Arten an, darunter 37 als in China vorkommend (17 endemisch).



**Abb. 1:**  
*Leontopodium alpinum* an  
 typischem Wuchsort in  
 den Südtiroler Dolomiten.  
 Foto: J. S. STILLE

oder anderen basenreichen Substraten zu lokalisieren sind (z.B. auf ultramafischem Gestein; ISCHER et al. 2014). MERTZ & GUSSMARK (2008) charakterisieren die Edelweiß-Standorte als „auf steinig-lehmigen oder tonigen Böden, in feinerdereichen Felsspalten, lückigen Matten und steinigem Rasen“. Auf Basis einer gründlichen Analyse einer Vielzahl von Herbarbelegen präzisieren ISCHER et al. (2014) das Verbreitungsgebiet in den Schweizer Alpen. Sie fanden heraus, dass *L. alpinum* in fünf pflanzengesellschaftlichen Verbänden gefunden werden kann: exponierte Bergrücken (*Elynon myosuroidis*), subalpine alpine Trockenrasen auf Kalkgestein (*Seslerion*), Kalkfelsen (*Caricion firmae* and *Potentillion caulescentis*) und eher selten Geröllhalden aus ultramafischem Gestein (*Androsacion alpini*). So entsteht ein Bild einer Pflanze, die vor allem auf basenreichen Böden mit Kalkgestein als Ausgangsgestein wächst und vermehrt an Stellen zu finden ist, die – wie z. B. Felsspalten, -köpfe und Schuttstandorte – auch rein physiologisch hohe Ansprüche an Pflanzen stellen, die dort wachsen.

Die Verbreitung calcicoler und calcifuger Pflanzenarten wurde vielfach untersucht, doch die deutliche Differenzierung konnte bisher nicht abschließend geklärt werden. Seit nunmehr 200 Jahren (WAHLENBERG 1814) ist speziell die Verschiedenartigkeit von Kalk- und Silikatstandorten der Alpen immer wieder Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen. So stellte sich beispielsweise heraus, dass das Potenzial, Wasser zu halten, bei karbonatreichen Böden oft deutlich geringer ist als bei karbonatarmen Böden. Kalk- und Dolomitgestein verfügt über mehr senkrechte Spalten, in denen Wasser versickern kann. Gefriert dieses, werden immer wieder neu kleine und große Gesteinsbrocken vom Ursprungsgestein gelöst. Dadurch entstehen Felswände und feinerdearme Schutthalden, auf denen Gesteinsschuttfluren und flachgründige Rasen gedeihen, die konkurrenzschwache Arten begünstigen (ELLENBERGER & LEUSCHNER 2010).

Umfangreiche Verpflanzungsexperimente, die GIGON in den 1960er bis 1980er Jahren in den Schweizer Alpen in der Nähe von Davos durchführte (GIGON 1983), zeigten, dass es

durchaus calcicole Pflanzenarten gibt, die die spezifischen bodenchemischen Bedingungen des Silikatbodens nicht tolerieren und bei Umpflanzung eingehen (z.B. *Primula auricula*, *Helianthemum alpestre* oder *Saxifraga caesia*). Ihr eingeschränkter physiologischer Toleranzbereich macht Wachstum auf Silikatboden unmöglich. Diese Gruppe stellt jedoch eine deutliche Minderheit gegenüber denjenigen calcicolen Pflanzen dar, deren physiologischer Toleranzbereich ein Wachstum auf Silikatböden zwar erlauben würde, bei denen andere Faktoren jedoch das Wachstum und in der Folge die Ausbreitung einschränken. Konkurrenzstarke calcifuge Arten sind der ausschlaggebende Faktor, warum viele calcicole Pflanzen nicht beispielsweise im bodensauren Borstgrasrasen gedeihen. Somit wird Konkurrenz zum entscheidenden limitierenden Faktor (GIGON 1971). Für calcifuge Arten gilt dies jedoch nicht. Ihr Wachstum ist vor allem durch die spezifischen Standortfaktoren des Kalkbodens beschränkt. Besonders die Mobilisation von Eisen und die hohen Konzentrationen von Bikarbonat und Calcium scheinen ihnen Probleme zu bereiten.

Auch GIGON (1987) stellte den pH-Wert in seiner Untersuchung als wichtigsten Umweltfaktor für Blaugras-Rasen (*Seslerio-Caricetum sempervirentis*) heraus, da das Auftreten von speziellen Pflanzenarten am deutlichsten mit diesem Faktor korrelierte.

Mit Hilfe von Verbreitungsmodellen, die auf über 300 Edelweißfunden (Beobachtungen und Herbarbaterial; [www.infoflora.ch](http://www.infoflora.ch)) basieren, untersuchte ISCHER et al. (2014), welche Faktoren die Verbreitung des Edelweiß in den Schweizer Alpen determinieren (ISCHER et al. 2014). Trockenes Klima (potenzielle sommerliche Evapotranspiration fast identisch mit den Niederschlägen), niedrige Temperaturen (mittlere Temperatur von Juni bis August unter 10°C) und steiles Gelände stellten sich als die besten Faktoren heraus, die Verbreitung von *L. alpinum* zu erklären. Basenreiche Substrate schienen auch essenziell für das Vorkommen von *L. alpinum* zu sein, wobei bisher nicht geklärt werden konnte, ob pflanzenphysiologische (geringe Toleranz gegenüber saurem Milieu) oder biotische Wechselbeziehungen (Konkurrenz) entscheidend sind (ISCHER et al. 2014). Als Konkurrenz wird hier eine Wechselbeziehung zwischen Pflanzen(arten) verstanden, in der sich die Pflanzen wechselseitig in der Nutzung von Ressourcen negativ beeinflussen. Solche Ressourcen könnten für Hochgebirgspflanzen z. B. Licht, Wasser oder Nährstoffe aus dem Boden sein (FRANK 2018). HEGI (1979) verweist ebenfalls explizit darauf, dass „Untersuchungen über den pH-Bereich der Böden, in denen diese Art auftritt, jedoch noch nicht gemacht worden zu sein scheinen“.

Die vorliegenden Untersuchungen möchten einen Beitrag zum besseren Verständnis der Biogeographie des Alpenedelweiß leisten. Dazu wurde einerseits die pH-Abhängigkeit des Edelweißwachstums (speziell Keimung und Etablierung) unter kontrollierten Laborbedingungen untersucht. Andererseits wurde mittels eines dreijährigen Konkurrenzversuchs abgeschätzt, inwieweit Konkurrenz das Wachstum beeinträchtigt. Somit wurden mögliche physiologische oder ökologische Wachstumsbeschränkungen unabhängig voneinander untersucht und ihr jeweiliger Einfluss auf das Edelweißwachstum abgewogen.

Auch wenn es verlockend erscheint, nach dem alleinig entscheidenden Faktor für die Begrenzung des Verbreitungsgebiets einer Pflanzenart zu suchen, erscheint es zielführender, nach einer Hierarchie offenkundig wirkender Faktoren zu suchen. Dabei können kausale und korrelative Faktoren unterschieden werden; beide Arten wirken auf ein Ökosystem ein. Kausale Faktoren wirken jedoch unabhängig von ihm, wohingegen korrelative Faktoren in ihrer Ausprägung selbst abhängig von dem gegebenen Ökosystem sind (GIGON 1987).

## 2 Material und Methoden

### 2.1 Pflanzenmaterial/ Saatgut

Um genetische Variabilität des Saatguts weitgehend ausschließen zu können, wurde auf die im Handel erhältliche Edelweiß-Sorte ‚Helvetia‘ zurückgegriffen. Dies ist eine Sorte von *L. alpinum*, die auf Basis unterschiedlicher Wildaufsammlungen von *L. alpinum* durch Hybridzüchtung entwickelt wurde. Die schweizerische Agrar-Forschung Agroscope hatte bei der Etablierung der Sorte vor allem die Optimierung der Blüte für den Blumenhandel im Blick (Agroscope 2018). Bezogen wurde das Saatgut von der Firma Mediseeds (CH, 1964 Conthey).

### 2.2 Untersuchungen zur pH-Abhängigkeit der Keimung und des Wachstums von *L. alpinum*

Um die pH-Abhängigkeit der Keimung und des Wachstums von *L. alpinum* zu untersuchen, wurden Nährböden unterschiedlichen pH-Werts auf Gelrite-Basis mit folgenden Inhaltsstoffen vorbereitet:

- 1,58 g Gamborg B-5 Basis-Medium (GAMBORG et al. 1968 - Standardisierte Zusammenstellung von Mikro- und Makro-Pflanzennährstoffen),
- 15 g Saccharose,
- 2,5 g Gelrite,
- 500 ml doppelt destilliertes Wasser (H<sub>2</sub>O bidest.).

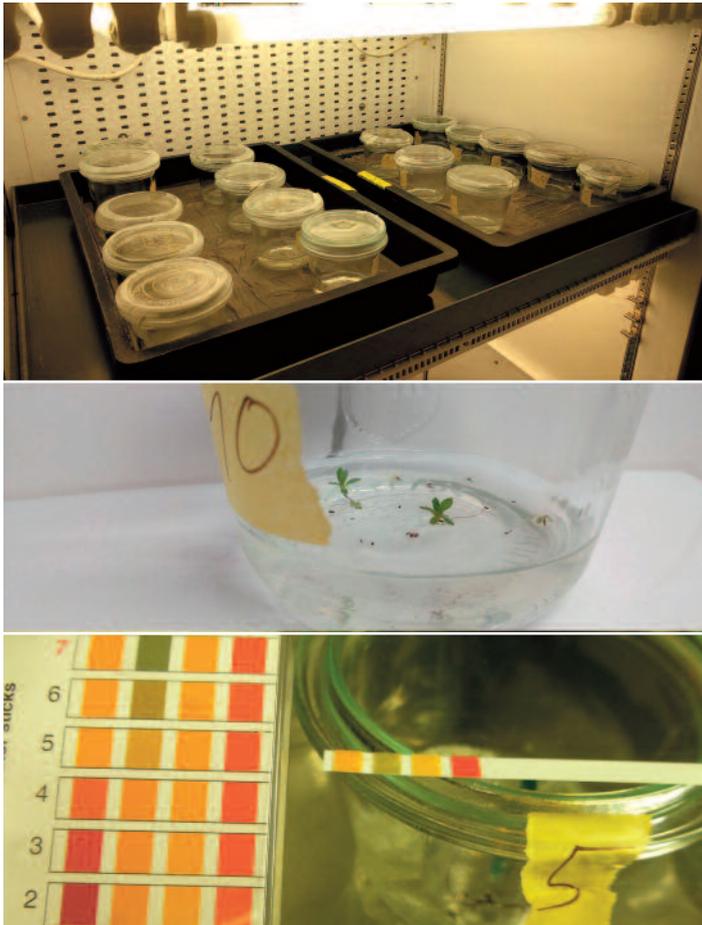
Ausgehend vom neutralen Bereich (pH 7) wurden Nährböden noch vor dem Sterilisieren durch Zugabe von NaOH (Natronlauge) bzw. HCl (Salzsäure) mit Hilfe eines pH-Meters auf unterschiedliche pH-Werte in Abstufungen von 0,5 eingestellt. In den Grenzen von pH 3 bis pH 11 ergaben sich so 17 Ansätze (3; 3,5; 4;.....10,5; 11). Nach dem Sterilisieren wurden im sterilen Abzug Nährböden in Gläser gegossen. Zur Überprüfung des pH-Werts wurde dieser an den Nährböden stichprobenartig mit pH-Papier gemessen.

Zu Sterilisation der Samen wurden diese in folgender Weise behandelt:

- 1 min waschen in 70% Ethanol
- spülen in sterilem Wasser (1-2 Mal)
- 20 min schwenken in einer Lösung aus Natriumhypochlorit (NaClO) und Tween20
- ausgiebig spülen in sterilem Wasser (4- bis 5-mal)

Nach dem Abkühlen und Erstarren des Nährbodens wurden jeweils 10 sterilisierte Samen auf den Nährboden gelegt und leicht in den Nährboden gedrückt. Der Glasdeckel wurde aufgesetzt und mit Parafilm verschlossen. Während der gesamten Versuchsdauer standen alle Versuchsansätze in einer Phytokammer (21°C, Langtag: 16 h Belichtung / 8 h Dunkelheit).

Da trotz Sorgfalt -wohl durch nicht gänzlich keimfreie Samenschalen (die während des Keimungsprozesses einreißen und sich öffnen)- auf einigen Nährböden Pilze wuchsen, wurden einzelne Versuche mit dem entsprechenden pH-Wert neu angesetzt, sodass nach Ablauf von 60 Tagen jeweils Versuchsergebnisse aus unterschiedlichen pH-Bereichen zur Auswertung vorlagen. Um die Konstanz des pH-Werts im Nährboden über den Versuchszeitraum hinaus zu überprüfen, wurde dieser nach Beendigung des Experiments am 60. Versuchstag mit Hilfe von pH-Papier bestimmt (siehe Abb. 2).



**Abb. 2:** Versuch zur pH-Abhängigkeit der Keimung und des Wachstums von *L. alpinum*: Versuchsansätze in einer Phytokammer, erfolgte Ausbildung einer Blattrosette mit mindestens vier Blättern, Überprüfung des pH-Werts nach Ablauf des Experiments.

Zur Dokumentation der Keimung und des Wachstums wurden folgende Daten erhoben:

- Ausbildung einer Keimwurzel,
- Ausbildung grüner Kotyledonen,
- Anzahl der Samen mit abgeschlossener Keimung,
- Ausbildung einer Blattrosette mit mindestens vier Blättern,
- Größe am 60. Wachstumstag.

### 2.3 Untersuchungen zur Konkurrenzfähigkeit von *L. alpinum*

Zur Untersuchung der Konkurrenzfähigkeit von *L. alpinum* wurde ein experimentelles Setting gewählt, bei dem jeweils unterschiedlich viele Pflanzen von *L. alpinum* und *Nardus stricta* L. gemeinsam in einen 8-Liter-Plastik-Blumentopf in Gartenerde gepflanzt wurden. Das Edel-

weiß wurde zunächst in Pikierschalen mit einem Sand- Gartenerde-Gemisch ausgesät und später in Topfanzuchtplatten in Gartenerde gemischt mit Split gepflanzt.

Als Konkurrent wurde *N. stricta* gewählt, da es ein horstbildendes Gras ist, das typischerweise auf sauren Böden vorkommt, ansonsten aber – zumindest in Bezug auf die Zeigerwerte (ELLENBERG 2002) – vergleichbare Anforderungen an seinen Standort hat : *L. alpinum*: Licht 8, Temperatur 2, Kontinentalität 5, Feuchtigkeit 7, **Reaktion 8**, Stickstoffversorgung 3; *N. stricta*: Licht 8, Temperatur X, Kontinentalität 3, Feuchtigkeit X, **Reaktion 2**, Stickstoffversorgung 2. Zudem wählte auch GIGON (1971) *N. stricta* für seine Umpflanzungsexperimente, sodass eine gewisse Vergleichbarkeit und Übertragbarkeit seiner Versuchsergebnisse gegeben ist (siehe Einleitung).

Um mögliche Unterschiede der Konkurrenzverhältnisse bei unterschiedlichen Entwicklungsstadien zu untersuchen, wurden jeweils sowohl etablierte Pflanzen als auch Samen von *N. stricta* bzw. *L. alpinum* für die Untersuchung verwendet. Die *Nardus*-Samen wurden von der Firma Jelitto Staudensamen GmbH (GER, 29690 Schwarmstedt) bezogen, etablierte *Nardus*-Pflanzen von der Kräuter- und Wildpflanzen-Gärtnerei Strickler (GER, 55232 Alzey).

*Leontopodium alpinum* wurde ein Jahr vor Beginn des Versuchs ausgesät und angezogen. (Herkunft des Saatguts und Anzucht s.o.).

Da der Versuch sowohl Erkenntnisse zur Konkurrenzfähigkeit von *L. alpinum* allgemein (bereits etablierte Pflanzen) als auch zur Konkurrenzfähigkeit von *L. alpinum*-Keimlingen im Umfeld anderer keimender oder bereits etablierter Pflanzen ermöglichen sollte, wurden zehn verschiedene Versuchsansätze gestaltet. Es wurden jeweils drei Edelweißpflanzen oder 25 Edelweißsamen in einen zentralen Bereich des Topfes gesät. Zur Simulation unterschiedlichen Konkurrenzdrucks wurden unterschiedlich viele Graspflanzen dazu gepflanzt bzw. unterschiedlich viele Grassamen dazu gesät. Als Substrat wurde (wie zur Edelweißanzucht) ein Gemisch aus Gartenerde und grobem Sand gewählt. Dieses Substrat wird im Botanischen Garten Gießen regelmäßig für die große Edelweißsammlung (STILLE & WISSEMAN 2015) genutzt und auch *N. stricta* keimt und wächst gut in ihm (siehe beispielsweise Abb. 7). Jeweils ein Versuchsansatz mit Edelweißpflanzen bzw. -samen blieb ohne interspezifische Konkurrenz. Alle Versuchsansätze wurden zwei Mal angesetzt.

**Tab. 1:** Übersicht der Versuchsansätze für den Konkurrenzversuch.

Versuchsansatz/Topfnummer	Bepflanzung
1, 2	3 Pflanzen <i>L. alpinum</i> + 4 Pflanzen <i>N. stricta</i>
3, 4	3 Pflanzen <i>L. alpinum</i> + 2 Pflanzen <i>N. stricta</i>
5, 6	3 Pflanzen <i>L. alpinum</i>
7, 8	3 Pflanzen <i>L. alpinum</i> + 100 Samen <i>N. stricta</i>
9, 10	3 Pflanzen <i>L. alpinum</i> + 50 Samen <i>N. stricta</i>
11, 12	25 Samen <i>L. alpinum</i> + 4 Pflanzen <i>N. stricta</i>
13, 14	25 Samen <i>L. alpinum</i> + 2 Pflanzen <i>N. stricta</i>
15, 16	25 Samen <i>L. alpinum</i> + 100 Samen <i>N. stricta</i>
17, 18	25 Samen <i>L. alpinum</i> + 50 Samen <i>N. stricta</i>
19, 20	25 Samen <i>L. alpinum</i>



**Abb. 3:** Überblick über den Konkurrenzversuch: Obere Bildhälfte: zu Beginn des zweiten Versuchsjahres mit Nummern der Versuchsansätze; rote Nummern kennzeichnen Versuchsansätze, bei denen Edelweissamen, blaue Nummern solche, bei denen Edelweißpflanzen eingebracht wurden. Untere Bildhälfte: wenige Wochen nach Beginn des Versuchs im Sommer des ersten Versuchsjahres.

Die Versuchsansätze wurden im Juni 2017 zusammengestellt. 2017 gilt damit als „Versuchsjahr 1“. Die Pflanzen wurden regelmäßig beobachtet und es wurden über drei Vegetationsperioden hinweg unterschiedliche Daten ermittelt. 2018 ist das „Versuchsjahr 2“; 2019 das „Versuchsjahr 3“. Zur Dokumentation wurden folgende Daten erhoben:

- *Ausbilden einer zweiten Blüte im Spätsommer des ersten Versuchsjahres:* Einige Edelweißpflanzen bildeten ca. zwei Monate nach dem Umpflanzen eine zweite Blüte in dieser Vegetationsperiode aus.

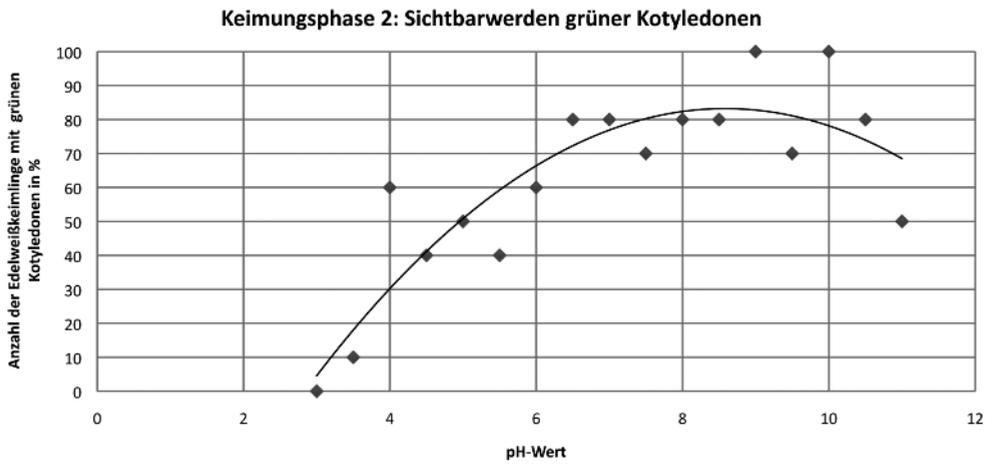
- *Frühes Ergrünen im Frühjahr des zweiten und dritten Versuchsjahres:* Beim Edelweiß vertrocknen im Herbst und Winter die Blätter des Blütenstiels sowie auch der Rosette (Hemikryptophyt). Im aufkommenden Frühjahr treiben aus Überdauerungsknospen wieder neue Blätter aus und bilden zunächst eine bodenständige Rosette. Im Versuch war unterschiedlich frühes Austreiben zu beobachten.
- *Anzahl Blüten zweites und drittes Versuchsjahr:* Im zweiten und dritten Versuchsjahr wurde die Gesamtzahl der Blüten pro Versuchsansatz ermittelt und dokumentiert.
- *Zeitiges Ausbilden aller Blüten:* Im Frühjahr des zweiten und dritten Versuchsjahres wurde regelmäßig beobachtet, zu welcher Zeit sich Blüten ausbildeten. So konnte ermittelt werden, welche Pflanzen erst verhältnismäßig spät (nach dem 14. Mai) die Vollzahl ihrer Blüten ausbildete.
- *Anzahl Blätter pro Stängel (Mittelwert):* Zur Ermittlung der durchschnittlichen Anzahl der Blätter pro Sprossachse (Stängel der Infloreszenzen) wurden jeweils die Blätter von zehn Stängeln eines Versuchsansatzes ausgezählt und der Mittelwert bestimmt.
- *Länge der innersten zehn Laubblätter (Rosettenblätter):* Im Herbst des zweiten Versuchsjahres wurde bei jeweils zwei Pflanzen eines Versuchsansatzes die Länge der innersten zehn Rosettenlaubblätter gemessen und der Mittelwert bestimmt.

### 3 Ergebnisse

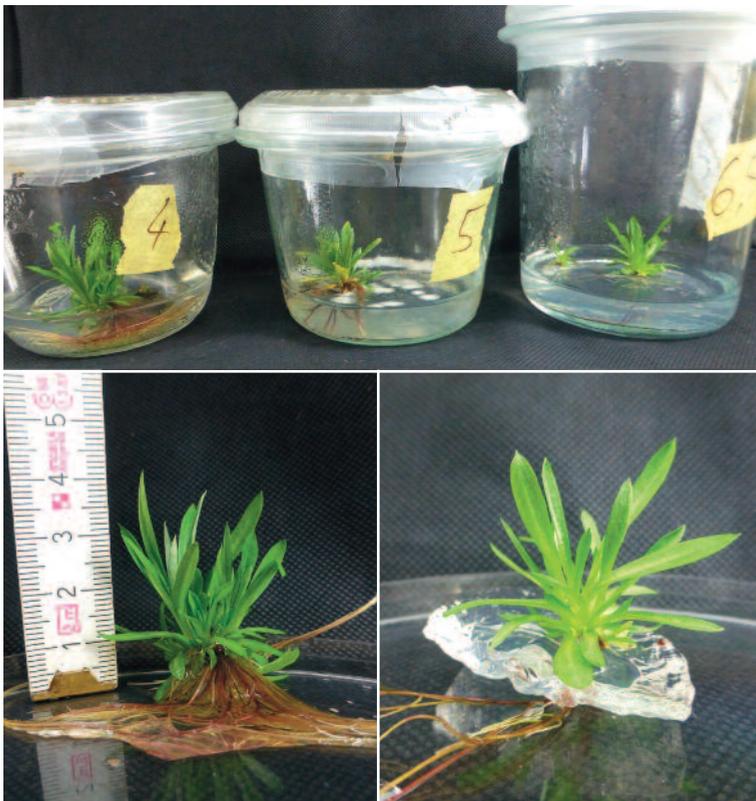
#### 3.1 Ergebnisse der Untersuchungen zur pH-Abhängigkeit der Keimung und des Wachstums von *L. alpinum*

**Tab. 2:** Übersicht der Ergebnisse des Versuchs zur pH-Abhängigkeit: + = ja war vorhanden bzw. ja war möglich.

pH-Wert	Keimungsphase 1: Anzahl der Samen mit Entwicklung einer ersten kleinen Keimwurzel in %	Beginn der Ausbildung einer Rosette (mindestens 4 Blätter) (ca. 25.Tag)	Auswertung nach 60 Tagen	Größe nach 60 Tagen in cm
3	20			
3,5	20			
4	70	+	+	4,2
4,5	40			
5	50	+	+	3,4 u. 1,2
5,5	40			
6	60	+		
6,5	80	+	+	1,0 u. 2,9
7	80	+		
7,5	70			
8	80	+		
8,5	80	+	+	1,1
9	100			
9,5	70	+	+	1,0 u. 0,9
10	100	+	+	2,8 u. 3,6
10,5	80	+		
11	70			



**Abb. 4:** Anteil der Edelweißkeimlinge (%), bei denen grüne Kotyledonen sichtbar wurden, in Abhängigkeit zum pH-Wert.



**Abb. 5:** Edelweißpflanzen 60 Tage gewachsen in der Phytokammer auf Nährböden mit den pH-Werten 4,5, 5 und 6,5 (oben) sowie 4 (4,2 cm) und 6,5 (2,9 cm; unten).

**Tab. 3:** Übersicht der Ergebnisse zum Konkurrenzversuch: **X**: nein nicht vorhanden oder zu beobachten; **√**: ja vorhanden oder zu beobachten. Die farbige Markierung verweist auf Aspekte der Diskussion: **Rote Farbe** deutet auf (mutmaßlich durch Konkurrenz) beeinträchtigtes Wachstum, **grüne Farbe** auf unbeeinflusstes Wachstum hin. **-**: keine Edelweißpflanzen mehr vorhanden, obwohl diese zunächst gekeimt und gewachsen waren. Ergebnisse für gesätetes Edelweiß ab Herbst des zweiten Versuchsjahres. VA = Versuchsansatz

VA	Konkurrenzbedingung	Zweite Blüte Sommer des ersten Jahres	Frühes Ergrünen im zweiten Jahr	Anzahl Infloreszenzen zweites Jahr bis Mitte Mai/ Gesamt/ spätes Erblühen?	Anzahl Blätter pro Sprossachse zweites Jahr (Mittelwert)	Länge der Rosettenblätter (Mittelwert der innersten 10 Bl.) Herbst 2. Jahr	Frühes Ergrünen im dritten Jahr	Anzahl Infloreszenzen 3. Jahr bis Mitte Mai/ Gesamt/ spätes Erblühen?	Anzahl Blätter pro Sprossachse (Mittelwert) 3. Jahr
1	viel Konkurrenz: 3 Edelweißpflanzen + 4 Graspflanzen	X	X	1 / 8 / √	16,0	4,71	X	6 / 8 / X	14,3
2		X	X 2 √1	18 / 29 / √	15,5	2,87	X	15 / 15 / X	12,2
3	wenig Konkurrenz: 3 Edelweißpflanzen + 2 Graspflanzen	√	X 2 √1	18 / 18 / X	17,1	5,21	X	10 / 10 / X	11,5
4		X	X 1 √2	22 / 22 / X	12,3	5,31	X	9 / 10 / X	11,8
5	keine Konkurrenz: nur Edelweißpflanzen	X	√	27 / 27 / X	15,3	7,28	√	37 / 37 / X	12,8
6		√	√	38 / 39 / X	12,0	8,77	√	33 / 37 / X	11,9
7	Zunächst keine, später Konkurrenz durch Gras (100 Grassamen) für 3 Edelweißpflanzen	√	√	19 / 19 / X	13,7	5,66	X	9 / 12 / X	11,5
8		√	√	26 / 28 / X	15,7	4,33	X	9 / 10 / X	11,3
9	Zunächst keine, später Konkurrenz durch Gras (50 Grassamen) für 3 Edelweißpflanzen	√	√	34 / 34 / X	14,5	4,15	X 2 √1	35 / 35 / X	10,6
10		√	√	34 / 34 / X	10,1	4,50	X 2 √1	18 / 19 / X	12,0
11	viel Konkurrenz: 25 Edelweißsamen + 4 Graspflanzen					-	-	-	-
12						5,45	X	4 / 4 / X	11,0
13	wenig Konkurrenz: 25 Edelweißsamen + 2 Graspflanzen					5,83	X	10 / 10 / X	10,7
14						4,92	X	2 / 3 / X	13,0
15	Zunächst keine, später Konkurrenz durch Gras (100 Grassamen) für 25 Edelweißsamen					4,34	X	10 / 10 / X	12,6
16						6,18	X	2 / 2 / X	12,0
17	Zunächst keine, später Konkurrenz durch Gras (50 Grassamen) für 25 Edelweißsamen					5,65	X 2 √1	6 / 6 / X	13,8
18						7,48	X	9 / 11 / X	11,5
19	keine Konkurrenz: nur 25 Edelweißsamen					11,14	√	22 / 27 / X	14,7
20						11,22	X 1 √2	23 / 30 / X	16,3



**Abb. 6:** Edelweißpflanzen 60 Tage gewachsen in der Phytokammer auf Nährböden mit den pH-Werten 8,5, 9,5 und 10 (oben) sowie 8,5 (1,1 cm) und 10 (3,6 cm; unten).

Ergebnisse des Versuchs zur pH-Abhängigkeit des Wachstums von *L. alpinum* lassen sich folgendermaßen zusammenfassen: die Ausbildung einer Keimwurzel (vgl. Tabelle 3) sowie die Ausbildung grüner Kotyledonen (vgl. Abb. 4) – als die beiden frühestmöglich anzusetzenden Parameter im Zuge der Entwicklung – zeigen, dass Keimung im neutralen bis basischen Bereich sehr gut gelingt. Dies lässt sich daraus ableiten, dass im pH-Bereich von 6,5-10 bei fast allen Samen die Keimung erfolgte. In der Regel keimten acht bis zehn von zehn Samen - bis auf zwei Ausnahmen, bei denen „nur“ sieben Samen keimten. In saurem Milieu (unterhalb von pH 6) nimmt die Keimungsrate deutlich ab, sodass beispielsweise bei pH 3 und pH 3,5 nur noch zwei von zehn Samen überhaupt eine Keimwurzel ausbildeten.

Die Ausbildung einer Blattrosette mit mindestens vier Blättern – als ein Parameter, der die beginnende Etablierung bemessen soll – gelang vielen Pflanzen auf dem Gelrite-Nährboden nicht. Viele Pflanzen konnten sich nicht richtig im Nährboden verankern oder ihren Spross nicht angemessen an die Oberfläche drücken. Für diese Untersuchung ist wichtig, dass aus jedem pH-Bereich (4; 5; 6,5; 8,5; 9,5; 10) bis zum 60. Wachstumstag Pflanzen erhalten blieben, die sich angemessen im Gelerit-Agar etablieren und wachsen konnten (siehe Abb. 5 u. 6).

### 3.2 Ergebnisse der Untersuchungen zur Konkurrenzfähigkeit von *L. alpinum* Ausbilden einer zweiten Blüte im Spätsommer des ersten Versuchsjahres

Edelweißpflanzen, die starker Konkurrenz durch zwei *Nardus*-Pflanzen ausgesetzt waren (Versuchsansätze 1 u. 2), zeigten im Spätsommer des ersten Versuchsjahres keine Infloreszenzen. Zudem findet sich in Summe nur eine Infloreszenz in einem der beiden Versuchsansätze, bei denen den Edelweißpflanzen durch eine *Nardus*-Pflanze Konkurrenz gemacht wurde (Versuchsansatz 4). Der zweite dieser Ansätze (Versuchsansatz 5) zeigt keine Infloreszenzen. Im Gegensatz dazu sind in den anderen Versuchsansätzen ohne Konkurrenz oder mit nur sehr geringer Konkurrenz durch keimende *Nardus*-Samen (bis auf eine Ausnahme) jeweils Blüten zu finden (siehe Abb. 7).

**Abb. 7:**

Infloreszenzen bzw. keine Infloreszenzen an Edelweißpflanzen mit wenig Konkurrenz (Versuchsansatz 2, links) hervorgerufen durch Grassaat und mit viel Konkurrenz (Versuchsansatz 10, rechts) durch vier Graspflanzen im Spätsommer des ersten Versuchsjahres.



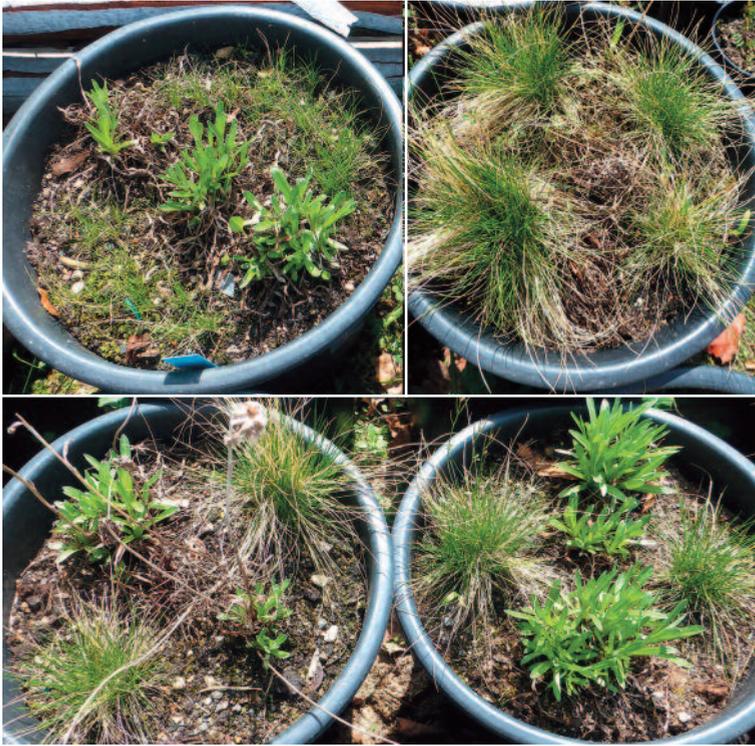
#### Frühes Ergrünen im Frühjahr des zweiten und dritten Versuchsjahres

Im zweiten Versuchsjahr ist in allen Versuchsansätzen, die über gepflanzte Graspflanzen als Konkurrenten verfügen, ein vergleichsweise spätes Ergrünen zu verzeichnen. Dies betrifft die Versuchsansätze 1-4, wobei jeweils unterschiedlich viele Pflanzen verspätet ergrünen (siehe Tabelle 2). Während die Pflanzen der Versuchsansätze ohne Konkurrenz oder mit geringer Konkurrenz nur durch Pflänzchen aus Grassamen schon eine Vielzahl großer, grüner Rosettenblätter gebildet hatten, waren die meisten Pflanzen dieser Versuchsansätze mit Konkurrenz noch nicht zu sehen oder noch sehr klein (siehe Abb. 8 oben).

Dies zeigte sich ebenfalls im dritten Versuchsjahr, wobei nun zusätzlich auch Pflanzen der Versuchsansätze 7, 8, 9 und 10 mit gesättem Gras verspätet ergrünten. Auch die gesäten Edelweißpflanzen mit Konkurrenz der Versuchsansätze 12-18 ergrünen bis auf eine Pflanze in Versuchsansatz 17 verspätet, wohingegen die Pflanzen der Versuchsansätze 19 und 20 ohne Konkurrenz ebenfalls früher austreiben und grün werden.

#### Anzahl Blüten zweites und drittes Versuchsjahr & Zeitiges Ausbilden aller Blüten

Das Zählen der Infloreszenzen im zweiten Versuchsjahr ergab, dass die Edelweißpflanzen ohne Konkurrenz die meisten Infloreszenzen ausbilden und diejenigen mit der stärksten Konkurrenz erst verspätet die Vollzahl ihrer Blüten erreichen. Die höchsten Werte des zweiten Versuchsjahres sind 38 in Versuchsansatz 6, jeweils 34 in den Versuchsansätzen 9 und 10 und



**Abb. 8:** Früheres Austreiben der Edelweißpflanzen ohne Konkurrenz durch große Graspflanzen bei Versuchsansatz 7 (li. oben) mit gesättem Gras als Konkurrent im Gegensatz zu Versuchsansatz 2 (re. oben) mit großen gepflanzten Konkurrenten. Auch bei geringerer Konkurrenz durch nur zwei gepflanzte Graspflanzen als Konkurrenten ergrünt vor allem die mittlere Edelweißpflanze verspätet (Versuchsansätze 3 (li. unten) und 4 (re. unten) mit Konkurrenz durch zwei gepflanzte Graspflanzen).

27 in Versuchsansatz 5. Diese Werte stammen von Versuchsansätzen, bei denen *L. alpinum* keiner oder nur sehr geringer Konkurrenz ausgesetzt ist.

Während die Edelweißpflanzen der Versuchsansätze 1-4 mit viel Konkurrenz im Durchschnitt 19 Blütenstände (Infloreszenzen) ausbildeten, wuchsen an den Pflanzen der Versuchsansätze 5-10 mit keiner oder kaum Konkurrenz durch Graspflanzen im Durchschnitt 30 Blüten. Keiner der Versuchsansätze 1-4 mit Konkurrenz durch Graspflanzen erzielte bis Mitte Mai eine Blütenanzahl von mindestens 25. Mit wenig Graskonkurrenz in den Ansätzen 5-10 war dies nur im Versuchsansatz 7 der Fall.

Es zeigt sich zudem, dass die Edelweißpflanzen mit der stärksten Konkurrenz (Versuchsansätze 1 u. 2) deutlich länger brauchten, ihre Blüten auszubilden, und somit die Gesamtzahl der Blüten des zweiten Versuchsjahres erst bei einer späteren Zählung Mitte Juli erfasst werden konnte (siehe Abb. 10 u. 11).

Dies lässt sich ebenfalls im dritten Versuchsjahr beobachten. Auch hier sind die meisten Infloreszenzen in den Ansätzen 5, 6, 9, 10 zu finden und zudem bei den nun erstmals blü-



**Abb. 9:** Edelweißpflanzen der Versuchsansätze 16 (re) mit Graskonkurrenz und entsprechend verzögertem Austreiben und Ergrünen im Frühjahr des dritten Versuchsjahres. Im Gegensatz dazu zeigt die Pflanze des Versuchsansatzes 20 (li) eine schon gut ausgebildete grüne Rosette.

henden, gesäten Edelweißpflanzen ohne Konkurrenz in den Versuchsansätzen 19 und 20. Sowohl bei dem gesäten als auch bei dem gepflanzten Edelweiß hatten diejenigen Pflanzen ohne Konkurrenz im Durchschnitt mehr als doppelt so viele Blüten (Abb. 12 und 13). Gesäte Edelweißpflanzen mit Konkurrenz wiesen im Durchschnitt 12,9 Infloreszenzen auf, diejenigen ohne Konkurrenz 28,5. Bei gepflanztem Edelweiß waren es im Durchschnitt 37,0 Infloreszenzen ohne und 14,9 mit Konkurrenz.

#### **Anzahl Blätter pro Stängel (Mittelwert)**

Die Werte der Blätter pro Sprossachse (Stiel der Infloreszenzen) variiert nicht stark. Pflanzen, die starker Konkurrenz ausgesetzt sind, weisen im zweiten Versuchsjahr viele Blätter auf. So lassen sich die vier höchsten Durchschnittswerte bei den Versuchsansätzen 1, 2, 3 und 8 finden. Im dritten Jahr zeigt sich dies jedoch nicht.

#### **Länge der innersten zehn Laubblätter (Rosettenblätter)**

Das Messen der Rosettenblätter im Herbst des zweiten Versuchsjahres ergab, dass Pflanzen ohne Konkurrenz unabhängig davon, ob sie im Jahr zuvor gepflanzt oder gesät worden waren, die deutlich größten Rosettenblätter ausbilden.

Beispielsweise haben die Blätter der Pflanzen aus Versuchsansatz 8 (wenig Konkurrenz durch gesätes Gras) im Durchschnitt der gemessenen Blätter eine Länge von 8,8 cm, wohingegen diese beim Versuchsansatz 2 (viel Konkurrenz durch vier Graspflanzen) nur 2,8 cm beträgt (siehe Abb. 14 u. 15).

Die Blätter der Versuchsansätze 19 und 20 (ohne Konkurrenz) sind im Schnitt 11,2 cm lang und damit ca. doppelt so lang wie diejenigen der gesäten Edelweißpflanzen, die Konkurrenzsituationen ausgesetzt waren, und deren Blätter im Durchschnitt 5,7 cm lang sind (Versuchsansätze 12-19).



**Abb. 10:** Der Konkurrenzversuch im Überblick, Mai des zweiten Versuchsjahrs.



**Abb. 11:** Unterschiedliche viele Infloreszenzen an Edelweißpflanzen der Versuchsansätze 6, 9, 3 und 1 (von li nach re) im zweiten Versuchsjahr. Beim Versuchsansatz 6, in den kein Gras eingebracht wurde, entwickelten sich 38 Infloreszenzen, bei Versuchsansatz 9 mit gesäter Graskonkurrenz 34 Infloreszenzen, bei Versuchsansatz 3, in den zwei Graspflanzen gepflanzt wurden, 18 Infloreszenzen, und bei Versuchsansatz 1 mit vier Graspflanzen als Konkurrent 8 Infloreszenzen.

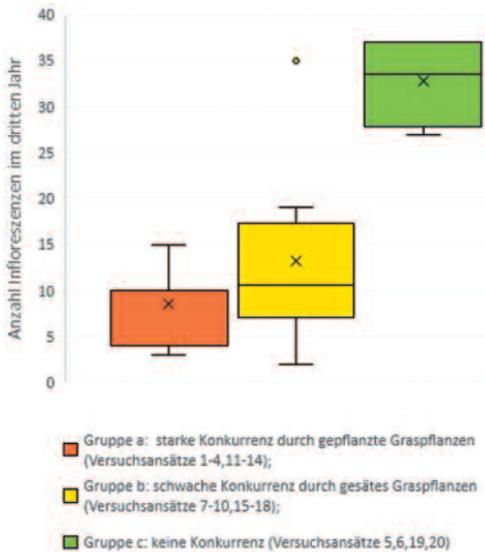
## 4 Diskussion

### 4.1 Diskussion zu den Untersuchungen zur pH-Abhängigkeit der Keimung und des Wachstums von *L. alpinum*

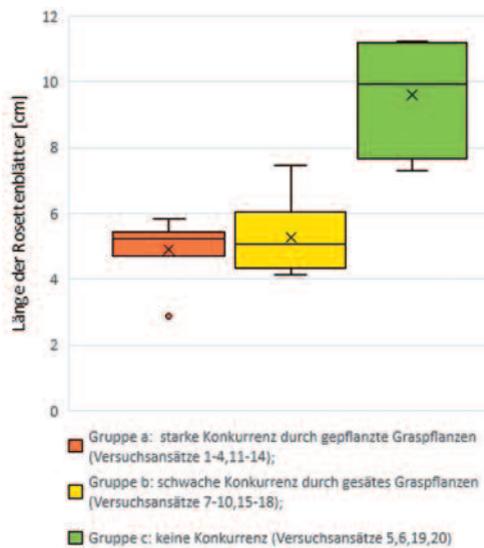
Alle erhobenen Parameter belegen, dass Edelweißkeimung und Etablierung junger Edelweißpflanzen rein physiologisch in einem erstaunlich breiten pH-Wert-Spektrum möglich sind. Unterhalb von pH 6 nimmt die Keimungsrate – auch wenn Keimung prinzipiell möglich ist – stark ab und scheint bei pH 3 und 3.5 (Werte, die unter natürlichen Bedingungen nur sehr selten auftreten) sehr gering zu sein. Diese starke Abnahme der Keimfähigkeit im sau-



**Abb.12:** Unterschiedlich viele Infloreszenzen an Edelweißpflanzen der Versuchsansätze 5 (li) und 1 (re) im dritten Versuchsjahr. Beim Versuchsansatz 5, in den kein Gras eingebracht wurde, entwickelten sich 37 Infloreszenzen, beim Versuchsansatz 1 mit vier Graspflanzen als Konkurrenten 8 Infloreszenzen.



**Abb. 13:** Vergleichende graphische Darstellung der Anzahl der Infloreszenzen im dritten Jahr bei unterschiedlich starker Konkurrenz



**Abb. 14:** Vergleichende graphische Darstellung der Länge der Rosettenblätter bei unterschiedlich starker Konkurrenz.

ren Milieu bestätigt auch OKUSANYA (1978), der für eine Reihe calcicoler Pflanzen ebenfalls eine Abnahme der Keimungsrate bei niedrigen pH-Werten (in seinem Experiment pH 4) feststellte. In ähnlicher Weise gibt es eine Abnahme der Keimungsrate bei einem pH-Wert über 10, aber hier ist die Datengrundlage nicht ausreichend, um tragbare Schlüsse zu ziehen.

Auch wenn Wachstum prinzipiell möglich ist, scheint es wichtig festzustellen, dass das Wachstum im Gelerit-Nährboden für Edelweißkeimlinge eine große - vielleicht zu große Herausforderung darstellt. Nur ca. 10 % der gekeimten Samen konnten sich, unabhängig vom pH-Wert, zu einem Keimling entwickeln, der bis zum 60. Tag des Experiments überlebte. Physiologische Probleme, die das Wachstum auf dem künstlichen Nährboden mit sich bringt, vielleicht auch das Fehlen möglicher Mycorrhiza, scheinen dies zu bedingen.

Das Wachstum auf einem künstlichen Substrat wie dem Gelrite-Nährboden kann natürliche Wachstumsbedingungen nur simulieren und die gesamte Komplexität der Variation des pH-Werts sicherlich nicht abbilden. Beispielsweise die Toxizität von Aluminium bei niedrigem pH-Wert oder die durch die Sättigung des Bodens durch Calcium hervorgerufenen Schwierigkeiten mit der Nährstoffaufnahme bei hohem pH-Wert treten sicherlich nicht so in Erscheinung wie am natürlichen Standort. Dennoch zeigt dieses Experiment, dass unterschiedliche Boden-pH-Werte das Wachstum von *L. alpinum* beeinflussen – zumindest auf Keimungsebene. Keimung ist in saurem Milieu möglich, die Keimungsrate jedoch geringer. Sollte dies unter natürlichen Bedingungen ähnlich sein, verringert dies die Möglichkeit zur Besiedlung saurer Böden für die Art signifikant. Hierzu wären weitere Experimente nötig, die, wenn möglich, die Beschränkungen der Keimung unter natürlichen Bedingungen erforschen sollten.

#### 4.2 Diskussion zu den Untersuchungen zur Konkurrenzfähigkeit von *L. alpinum*

Die Ergebnisse des Versuchs zur Konkurrenzfähigkeit von *L. alpinum* sollen vor dem Hintergrund der Frage diskutiert werden, inwieweit die unterschiedlichen erhobenen Parameter auf eine Beeinflussung des Edelweißwachstums durch Konkurrenz hindeuten.

Mit Blick auf die Ergebnisse zum Konkurrenzversuch zeigt sich, dass eine Vielzahl der erhobenen Parameter darauf hinweist, dass Konkurrenz als Faktor, der Pflanzenwachstum ohnehin negativ beeinflusst, scheinbar besonders negative Einflüsse auf das Wachstum von *L. alpinum* hat. Die von *N. stricta* hervorgerufene Konkurrenz lässt *L. alpinum* in so starkem Maße schlechter wachsen, dass man davon ausgehen muss, dass der ökologische Faktor Konkurrenz ein entscheidender limitierender Faktor für die Ausbreitung des Alpenedelweißes ist.

Dass Edelweißpflanzen in Konkurrenzsituationen im Gegensatz zu denjenigen ohne Konkurrenz in der neuen Wachstumssituation zu Beginn des Versuchs im Spätsommer des ersten Versuchsjahres oft keine zweite Blüte zeigen und nahezu keine Infloreszenzen bilden, deutet auf beeinträchtigtes Wachstum hin. Diese Reaktion von *L. alpinum* ist bisher undokumentiert und wird hier so interpretiert, dass Pflanzen bei guten Wachstumsbedingungen in der Lage sind, ein zweites Mal in derselben Wachstumsperiode in Reproduktion zu investieren.

Zu Beginn des zweiten Versuchsjahres zeigte sich, dass Graskonkurrenz auch ein zeitiges Austreiben der Überdauerungsknospen von *L. alpinum* verhindert. Es zeigte sich in der Folge, dass bei den Versuchsansätzen mit geringer Konkurrenz vor allem die mittig gepflanzte Edelweißpflanze mit deutlicher zeitlicher Verzögerung wuchs (siehe Abb. 8 unten). Dies bestätigte sich auch im dritten Versuchsjahr: Abb. 9 dokumentiert in einer Detailaufnahme Edelweißpflanzen, die ohne Konkurrenz Ende April schon vergleichsweise weit herangewachsen waren, und andere Edelweißpflanzen in ihrer Graskonkurrenz, die augenfällig noch viel kleiner waren.



**Abb. 15:** Unterschiedlich lange Blätter an Edelweißpflanzen in jeweils unterschiedlichen Konkurrenzsituationen. Oben: Edelweißsamen mit gepflanztem Gras (Versuchsansätze 20, 13 und 12 von li nach re). Mitte: Edelweißsamen mit Grassamen (Versuchsansätze 19, 18 und 16 von li nach re). Unten: Edelweißpflanzen mit gepflanztem Gras (Versuchsansätze 2, 3 und 5 von li nach re).

Während die gesäte Graspflanze im zweiten Versuchsjahr noch keine Auswirkungen auf das Edelweißwachstum hatte, zeigte sich im dritten Versuchsjahr eine starke Beeinträchtigung, da das Gras nun entsprechend herangewachsen und somit die von ihm ausgehende Konkurrenz deutlich stärker geworden war.

Lichteinstrahlung und Wärme, die in der Konkurrenzsituation gemindert werden, sind in diesem Kontext für den Hemikryptophyten *L. alpinum* sicherlich von entscheidender Bedeutung (POTT 2005).

Als Mitte Mai des zweiten Versuchsjahres die Gesamtzahl der Infloreszenzen pro Versuchsansatz erhoben wurde, stellte sich heraus, dass auch dieser Parameter auf eine negative Beeinflussung des Edelweißwachstums durch die Graskonkurrenz verweist. Das Ausbilden

von Infloreszenzen und Blüten ist eine unbedingte Voraussetzung für Pflanzen, wenn es darum geht, ein Gebiet erfolgreich als Verbreitungsgebiet zu erschließen und zu etablieren. Dass dies den Edelweißpflanzen mit Konkurrenz in deutlich geringerem Maße möglich ist, wird als starke negative Beeinflussung durch Konkurrenz interpretiert, die als besonders schwerwiegend zu beurteilen ist, da hier der Reproduktions- und Verbreitungserfolg der Pflanze grundlegend eingeschränkt wird. Eine erhöhte Blütenanzahl bei besseren Wachstumsbedingungen stellte auch SHUMWAY (2000) ebenfalls in der Familie der Asteraceae fest, als er u.a. die Anzahl der Blüten an Goldruten (*Solidago sempervirens*) an unterschiedlichen Standorten zählte.

Auch dass Blüten in Abhängigkeit von Konkurrenz erst verspätet ausgebildet werden, wie im zweiten Versuchsjahr zu beobachten war, dürfte negative Auswirkungen – gerade vor dem Hintergrund der kurzen Vegetationsperiode im Hochgebirge – haben.

Konkurrenz einfluss scheint jedoch nicht unabhängig von anderen Faktoren zu wirken. So konnte das späte Erblühen im dritten Jahr wohl aufgrund wetterbedingt abweichender Wachstumsbedingungen nicht beobachtet werden. Auch HAGOOD et al. (1980), die dies bei Konkurrenzversuchen mit Sojapflanzen untersuchten, kamen zu dem Schluss, dass das Ausmaß der Wachstumseinschränkung durch Konkurrenz von der Wasserversorgung abhängig ist.

Ab Ende des zweiten Versuchsjahres lieferten auch die Versuchsansätze 11–20, in denen *L. alpinum* jeweils als Samen gesät unterschiedlichen Konkurrenzsituationen ausgesetzt wurden, aufschlussreiche Daten. Immer sind die Rosettenblätter der Edelweißpflanzen ohne Graskonkurrenz circa doppelt so lang wie die Blätter derjenigen Pflanzen mit Graskonkurrenz. Bezieht man die Tatsache, dass die (Gras-)Aussaat ungefähr ein Jahr vor dieser ersten Messung erfolgte, in den Argumentationsgang ein, so scheint es mit Blick auf diese Zahlen fast unerheblich zu sein, ob die Konkurrenz von in den Versuch eingebrachten Pflanzen oder von inzwischen gut herangewachsenen Sämlingen ausgeht. Auch wenn die älteren Edelweißpflanzen der Versuchsansätze 1–10 im Durchschnitt etwas kürzere Blätter ausbilden, zeigt sich hier ebenfalls, dass die Pflanzen ohne Konkurrenz die deutlich längsten Blätter haben. Dass Pflanzen unter Stressbedingungen, wie sie in diesem Experiment durch Konkurrenz hervorgerufen werden, weniger große Blätter bilden, ist ein oft beschriebenes und untersuchtes Phänomen. Beispielsweise untersuchten ACEVEDO et al. (1971) das Längenwachstum von Maisblättern bei unterschiedlichem Wasserpotenzial des Bodens und fanden heraus, dass das Längenwachstum der Blätter stressbedingt stoppt – und auch nicht wieder unbeeinträchtigt beginnt, wenn später wieder Wasser zur Verfügung steht. Den Grund für dieses stressbedingte verminderte Längenwachstum sehen sie in einer reduzierten Möglichkeit des Streckungswachstums in den Blattzellen. Zu diesem Ergebnis kamen auch ORTEGA et al. (2006), die bei ihren Versuchspflanzen (*Chloris gayana*) bei Salzstress u.a. eine reduzierte Aktivität des Enzyms Xyloglucan-Endotransglucosylase (XET) feststellten, das im Zuge des Streckungswachstum für die Zellwandvergrößerung wichtig ist.

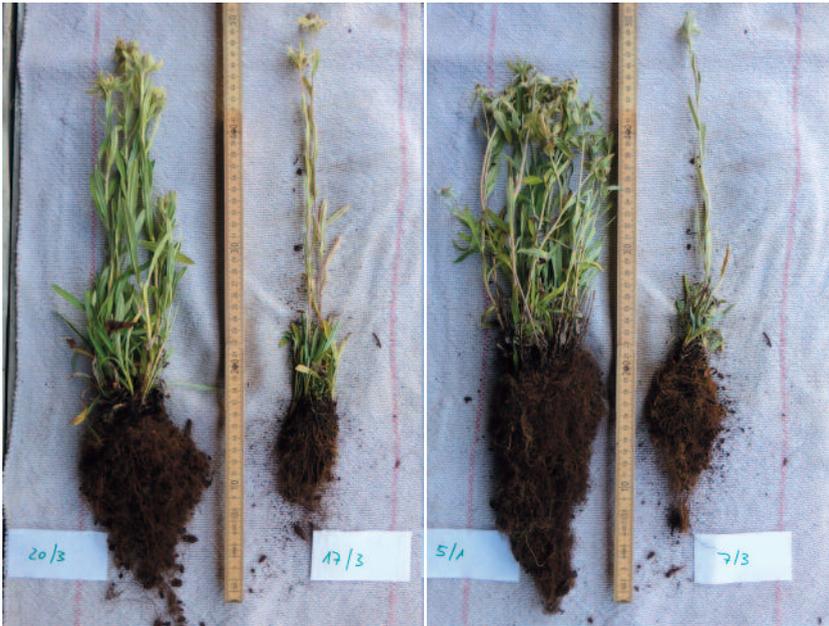
Zudem muss festgestellt werden, dass in Versuchsansatz 11 keine Edelweißpflanze mehr zu finden ist. Hier, wo zu Beginn der Vegetationsperiode noch Pflanzen vorhanden waren, hat offensichtlich die große Konkurrenz durch vier gepflanzte Graspflanzen zum Absterben der Edelweiß-Sämlinge geführt.

Zum Konkurrenzversuch lässt sich abschließend festhalten, dass es sich durchaus schwierig gestaltete, aussagekräftige Parameter herauszuarbeiten, die den offensichtlichen Eindruck messbar machen könnten. Zudem scheint es Parameter zu geben, deren Daten in einer Wachs-

tumsperiode Unterschiede sichtbar machen, in einer anderen aber nicht, wie z.B. die Anzahl der Blätter pro Sprossachse (siehe Tabelle 2). Im zweiten Versuchsjahr war dies ein brauchbarer Parameter, um Pflanzen, die potenziell unter Konkurrenz litten (solche Pflanzen bildeten in der Tendenz mehr Blätter an der gestreckten Sprossachse – ggf. um auf diese Weise in höheren Regionen erfolgreicher Photosynthese betreiben zu können) von denjenigen ohne Konkurrenzbeeinträchtigung zu unterscheiden. Im dritten Versuchsjahr war dies nicht der Fall, was ggf. auf unterschiedliche Wetterverhältnisse während der Wachstumsperioden zurückzuführen sein könnte. Auf der anderen Seite scheint es belastbare Parameter zu geben, die typischerweise auf unterschiedlich erfolgreiche Reproduktion hinweisen (vor allem die Anzahl der Blüten). Da der allgemeine Habitus der Pflanzen der unterschiedlichen Versuchsansätze, dokumentiert durch Fotos, den Konkurrenzeinfluss sicherlich am deutlichsten zeigt, soll auch ein Foto zum Abschluss stehen. Es zeigt Versuchspflanzen unterschiedlicher Versuchsansätze bei Beendigung des Experiments im Sommer des dritten Versuchsjahres, die zur Dokumentation für das Herbarium der Justus-Liebig-Universität Gießen ausgegraben und herbarisiert wurden. Sowohl der oberirdische Teil der Pflanze als auch die Wurzel sind sowohl bei gesäten als auch bei gepflanzten Edelweißpflanzen ohne Konkurrenz deutlich üppiger entwickelt (siehe Abb. 16).

### 4.3 Abschließende Betrachtung

Die vorliegenden Untersuchungen lassen für das Edelweiß ein Bild entstehen, das charakteristisch ist für viele Pflanzen, die typischerweise auf Karbonatböden zu finden sind. Das Edelweiß könnte auch auf anderen Böden wachsen, wenn auch die Keimung auf basischen Böden besser ist, doch die Konkurrenzbedingungen dieser Standorte lassen es nicht zu, dass sich das Edelweiß auf sauren Böden etabliert. Dies ist typisch für Pflanzen des Seslerio-Caricetums, wie GIGON (1971, 1987) in seinen sehr aufwändigen Studien herausfand (siehe Einleitung). In Konkurrenzversuchen und Umpflanzungsexperimenten konnte er zeigen, dass Pflanzen, die typischerweise, wie das Edelweiß, auf Böden mit Karbonatgestein als Ursprungsmaterial gedeihen, rein physiologisch zwar auf Silikatboden wachsen können, aber durch Konkurrenz in ihrem Wachstum deutlich eingeschränkt werden – sowohl im Kulturgefäß als auch bei Umpflanzungsexperimenten. So gelingt es *Sesleria caerulea* (L.) Ard. auf Silikatboden normal zu gedeihen; im Konkurrenzversuch mit *Nardus* hingegen ist kein dauerhaftes Wachstum möglich. Umpflanzungsexperimente in den Alpen bestätigen dies (GIGON, 1971, 1987) und unterstreichen somit generell die Aussagekraft der Konkurrenzversuche im Kulturgefäß. Auch für *Scabiosa lucida* Vill., eine weitere typische Pflanzenart des Seslerio-Caricetums, konnte dies experimentell gezeigt werden. MICHALET et al. (2002) untersuchten abiotische Wachstumsbedingungen und Zusammenstellungen von Pflanzengesellschaften in den französischen Alpen bei Alpe d'Huez. Auch sie bestätigen die generell geringe Konkurrenz auf Kalkgestein im Vergleich zu Silikatgestein. Böden, die auf Kalkgestein entstanden sind, weisen zwei wesentlich limitierende, abiotische Faktoren auf: Trockenheit (oft ist das Untergrundgestein stark fragmentiert, sodass viel Wasser versickert) und einen hohen Gehalt an Calcium, der die Aufnahme anderer Nährstoffe begrenzt und somit das Wachstum der meisten calcifugen Pflanzen limitiert (MICHALET et al. 2002). Diese Bedingungen erfordern spezielle Anpassungen der calcicolen Pflanzen, die wiederum auf sauren Böden nicht vorteilhaft sind und damit konsequenterweise ihre Möglichkeit, mit acidophilen Pflanzen auf leicht sauren Böden zu konkurrieren, reduzie-



**Abb. 16:** Unterschiedliches Wachstum von vier Edelweißpflanzen bei Abschluss des Experiments im Sommer des dritten Versuchsjahres. Von links nach rechts: Üppiges Wachstum einer Pflanze des Versuchsansatzes 20 (gesät ohne Konkurrenz), vergleichsweise spärliches Wachstum einer Pflanze des Versuchsansatzes 17 (gesät mit gesäter Konkurrenz), üppiges Wachstum einer Pflanze des Versuchsansatzes 5 (gepflanzt ohne Konkurrenz) und vergleichsweise spärliches Wachstum einer Pflanze des Versuchsansatzes 7 (gepflanzt mit gesäter Konkurrenz).

ren. Auch wenn Wachstum im alpinen Hochgebirge ohnehin schon hohe Anforderungen an alpine Pflanzen stellt, bleibt auch hier Konkurrenz einer der entscheidenden limitierenden Faktoren für pflanzliches Wachstum (CHOLER et al. 2001).

Dies zeigt sich auch für das Edelweiß. Auf Karbonatboden gelingt Wachstum, obwohl der Standort an sich hohe Anforderung an Pflanzen stellt, gut. Ist abiotischer Stress jedoch für Pflanzen geringer – so wie auf Silikatgestein – so steigt die Bedeutung von Konkurrenz und das Edelweiß kommt nicht mehr vor. Schon ein Vergleich der unterschiedlich stark ausgeprägten Bedeckung des Bodens mit Vegetation zwischen einer typischen Pflanzengesellschaft auf Silikatgestein, dem Nardetum, und dem für Karbonatgestein typischen Seslerio-Caricetum zeigt die Bedeutung der Konkurrenz. Während im Nardetum im Mittel ca. 80 % des Bodens bedeckt sind, sind es im Seslerio-Caricetum nur 50 % (GIGON 1971). So zeigt sich auch in dieser Gegenüberstellung der generell geringere Konkurrenzdruck auf Kalkböden. Diese Schlussfolgerung stimmt mit dem Ergebnis von ISCHER et al. (2014) überein, denn die meisten der herausgearbeiteten Faktoren, die das Edelweißvorkommen in den Schweizer Alpen erklären, können als stressbedingte Faktoren interpretiert werden, die das Wachstum anderer größerer, konkurrierender Pflanzen einschränken: Trockenheit (Schweizer Zentralalpen, steile Hanglage nach Süden gerichtet, Bergkämme oder felsige Hanglagen), niedrige Temperaturen (hohe

Lagen) und nährstoffarme Böden. Zudem wirkt sich hier die geringere Keimfähigkeit des Edelweißes im sauren Bereich aus. Bei geringeren Keimungszahlen ist nämlich auch die Anzahl der Pflanzen, die sich überhaupt der bestehenden Konkurrenz stellen können, geringer.

Das Ursprungsgestein und der darauf entstandene Boden kann somit als kausaler Standortfaktor gesehen werden, der die entscheidende Basis zum Wachstum an dieser Stelle darstellt (GIGON 1987). Die herrschende Konkurrenz kommt als korrelativer Faktor hinzu, der die aktuelle Zusammensetzung der Rasenpflanzengesellschaft prägt.

Erstmalig hat dies wohl MILTHORPE (1961) hypothetisch formuliert: „[...] competition factors rather than incompatible physiological mechanisms probably determine the distribution of many so-called calcicole and calcifuge species”.

Bisher wurde das Fehlen von *L. alpinum* an speziellen Standorten auf den Mangel an ökologischer Potenz zurückgeführt und somit eher defizitär gedeutet. Gerade aber um der Diversität von Pflanzengesellschaften und dem botanischen Reichtum von Rasengesellschaften auf Kalkböden gerecht zu werden, soll abschließend im Umkehrschluss betont werden, dass *L. alpinum* auch in dieser Hinsicht typisch für viele calcicole Pflanzenarten ist, die sich zwar durch schwache Konkurrenzkraft auszeichnen, aber gleichzeitig durch eine hohe physiologische Potenz, die ihnen erlaubt, auch an diesen extremen Standorten zu wachsen (WOHLGEMUTH 1998).

## 5 Danksagung

Sehr herzlich sei den Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern der Arbeitsgruppe Spezielle Botanik der Justus-Liebig-Universität Gießen gedankt. Insbesondere Birgit Gemeinholzer, Christina M. Müller und André Fichtner standen bei Planung, Durchführung und Dokumentation des Untersuchungsvorhabens mit Rat und Tat zur Seite.

Ein herzlicher Dank gilt auch der Firma Mediseeds ([www.mediseeds.ch](http://www.mediseeds.ch)) sowie der Firma Jelitto Staudensamen GmbH (<https://www.jelitto.com>), die die Edelweiß- und *Nardus*-Samen für die Experimente zur Verfügung gestellt haben. Der Kräuter- und Wildpflanzen-Gärtnerei Strickler (<https://www.gaertnerei-strickler.de>) gilt unser Dank für die Anzucht der *Nardus*-Pflanzen, die dort gekauft wurden.

## 6 Literatur

- Agroscope 2018: – <https://www.agroscope.admin.ch/agroscope/de/home/themen/pflanzenbau/gewuerz-medizinalpflanzen/liste-plantes-aromatiques-medicinales/leontopodium-alpinum.html> [zuletzt abgerufen 14.08.2019].
- ACEVEDO, E., HSIAO, T.C. & HENDERSON, D.W. 1971: Immediate and subsequent growth responses of maize leaves to changes in water status. – *Plant Physiology* **48**: 631-636.
- AESCHIMANN, D., LAUBER, K., MICHEL, A. & THEURILLAT, J.-P. 2004: *Flora alpina*: Ein Atlas sämtlicher 4500 Gefäßpflanzen der Alpen. – Haupt, Bern.
- BLÖCH, C., DICKORÉ, W.B., SAMUEL, R. & STuessy, T.F. 2010: Molecular phylogeny of the Edelweiss (*Leontopodium*, Asteraceae-Gnaphalieae). – *Edinburgh Journal of Botany* **67**: 235-264.
- CHOLER, P., MICHALET, R. & CALLAWAY, R.M. 2001: Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. – *Ecology* **82**: 3295-3308.
- DICKORÉ, W.B. (in Vorb.): A synopsis of the Edelweiss (*Leontopodium* (Pers.) R. Br., Compositae, Gnaphalieae).
- ELLENBERG, H. 2002: *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. 3., durchgesehene Aufl. – *Scripta geobotanica* **18**. – Erich Goltze, Göttingen.

- ELLENBERG, R. & LEUSCHNER, C. 2010: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen : in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. 6., vollständig neu bearbeitete und stark erweiterte Auflage. – UTB, Stuttgart.
- FRANK, T. 2018: Grundzüge der Pflanzenökologie. – Springer Spektrum, Berlin
- GAMBORG, O.L., MILLER, R.A. & OJIMA, K. 1968: Nutrient requirements of suspension cultures of soybean root cells. – *Experimental cell research* **50**:151-158.
- GIGON, A. 1971: Vergleich alpiner Rasen auf Silikat- und auf Karbonatboden, Konkurrenz- und Stickstoffformenversuche sowie standortkundliche Untersuchungen im Nardetum und im Seslerietum bei Davos. – Diss. Naturwiss. ETH Zürich, Nr. 4627, Zürich.
- GIGON, A. 1983: Welches ist der wichtigste Standortfaktor für floristische Unterschiede zwischen benachbarten Pflanzengesellschaften. – *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* **11**: 145-160.
- GIGON, A. 1987: A hierarchic approach in causal ecosystem analysis the calcifuge-calcicole problem in alpine grasslands. – In: SCHULZE, E.-D. & ZWÖLFER, H. (Hrsg.): *Potentials and Limitations of Ecosystem Analysis*. – Springer, Berlin: 228-243.
- HAGOOD, E., BAUMAN, T., WILLIAMS, J. & SCHREIBER, M. 1980: Growth analysis of soybeans (*Glycine max*) in competition with velvetleaf (*Abutilon theophrasti*). – *Weed Science*, **28**: 729-734.
- HANDEL-MAZZETTI, H. 1927: Systematische Monographie der Gattung *Leontopodium*. – Beihefte zum botanischen Centralblatt **44**: 1-178.
- HEGI, G. 1979: Illustrierte Flora von Mitteleuropa IV, Teil 3, Compositae I: Allgemeiner Teil, Eupatorium-Achillea. 2. völlig neu bearbeitete Auflage. – Paul Parey, München, Hamburg.
- IPNI (International Plant Names Index) 2019. – <http://www.ipni.org/index.html> [zuletzt abgerufen 21.08.2019].
- ISCHER, M., DUBUIS, A., KELLER, R., & VITTOZ, P. 2014: A better understanding of the ecological conditions for *Leontopodium alpinum* Cassini in the Swiss Alps. – *Folia Geobotanica* **49**:541-558.
- KINZEL, H., & ALBERT, R. 1982: Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel. – Ulmer, Stuttgart.
- MERTZ, P. & GUSSMARK, C. 2008: Alpenpflanzen in ihren Lebensräumen: ein Bestimmungsbuch. – Haupt, Bern.
- MEUSEL, H. & JÄGER, E.J. (Hrsg.) 1992: Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora, Band 3. – Gustav Fischer, Jena.
- MICHALET, R., GANDOUY, C., JOUD, D., PAGÈS, J.-P. & CHOLER, P. 2002: Plant community composition and biomass on calcareous and siliceous substrates in the northern French Alps: Comparative effects of soil chemistry and water status. – *Arctic, Antarctic and Alpine Research* **34**: 102-113.
- MILTHORPE, F.L. 1961: The nature and analysis of competition between plants of different species. In: *Mechanisms in biological competition*. – *Symposia of the Society for Experimental Biology* **15**: 330-355.
- OKUSANYA, O.T. 1978: The effect of acid soil on the germination and early growth of some maritime cliff species. – *Oikos* **30**: 549-554.
- ORTEGA, L., FRY, S.C. & TALEISNIK, E. 2006: Why are *Chloris gayana* leaves shorter in salt-affected plants? Analyses in the elongation zone. – *Journal of Experimental Botany* **57**: 3945-3952.
- POTT, R. 2005: Allgemeine Geobotanik. – Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- REISIGL, H., & KELLER, R. 1987: Alpenpflanzen im Lebensraum: alpine Rasen, Schutt- und Felsvegetation: vegetationsökologische Informationen für Studien, Exkursionen und Wanderungen. – Stuttgart, Fischer.
- SHUMWAY, S.W. 2000: Facilitative effects of a sand dune shrub on species growing beneath the shrub canopy. – *Oecologia* **124**: 138-148.
- SCHRÖDER, F.-G. 1998: Lehrbuch der Pflanzengeographie. – Quelle & Meyer, Wiesbaden.
- STILLE, J.S. & WISSEMAN, V. 2015: Das Edelweiß: (K)ein Europäer! – *Jahrbuch des Vereins zum Schutz der Bergwelt* **80**: 1-24.
- WAHLENBERG, G. 1814: *Flora Carpatorum principalium*. – Vandenhöck & Ruprecht, Göttingen.
- WOHLGEMUTH, T. 1998: Modelling floristic species richness on a regional scale: a case study in Switzerland. – *Biodiversity and Conservation* **7**: 159-177.
- YOUSHENG, C. & BAYER, R.J. 2011: Asteraceae, 177. *Leontopodium* R. Brown ex Cassini. In: *Flora of China* 20-21: 6.