

Fortpflanzung bei *Saxifraga oppositifolia* und *S. biflora* unter alpinen Bedingungen – Fremdbestäubung als genetische Versicherung?

Felix Gugerli

Plant populations in alpine or arctic tundra habitats face harsh environmental conditions to which they have adapted their life history traits such as growth form and mating system. Based on *in situ* pollination experiments with *Saxifraga oppositifolia* and *S. biflora*, I illustrate that even closely related species show specific characteristics in their reproductive strategies which are indicative of the predominant selective factors of the respective microhabitats. The early flowering *S. oppositifolia* is facultatively outcrossing, thus maintaining high levels of intrapopulation genetic variation. *Saxifraga biflora* grows in habitats with later snow melt and exhibits mixed mating. These differing mating systems can be related to the types and abundances of pollinators present during the respective flowering times. Despite the prevalent opinion that selfing becomes more important with increasing elevation, *S. oppositifolia* reveals no effect of elevation on its mating system. Accordingly, increasing elevation does not alter the degree of genetic variation within populations. Under experimentally increased ambient temperature, plants of *S. oppositifolia* tend to reduce their reproductive effort, possibly as a consequence of increased competition. Nevertheless, based on the investigations on the reproductive ecology of the studied *Saxifraga* species and their pioneer characteristics, I assume that they will be able to colonize new habitats, should they become out-competed by invading species from lower elevations because of the ongoing global change. It remains open, however, whether there will be a shift in dominance among these *Saxifraga* taxa.

Keywords: climate warming, hand-pollination, International Tundra Experiment (ITEX), hybridization, phenology, population genetics

Adresse des Autors:

Dr. Felix Gugerli
Institut für Systematische Botanik
Zollikerstrasse 107
8008 Zürich/Schweiz

Gegenwärtige Adresse:

Eidgenössische Forschungsanstalt WSL
Zürcherstrasse 111
8903 Birmensdorf/Schweiz
gugerli@wsl.ch

Eingereicht: 10. 11. 1999

Angenommen: 28. 12. 1999

Harsche Umweltbedingungen prägen das Pflanzenleben in der alpinen und arktischen Tundra. Wachstum und Fortpflanzung sind hauptsächlich durch abiotische Faktoren limitiert. Eine prominente Rolle spielen die durchschnittlich tiefen Temperaturen. Sie haben zur Folge, dass die Vegetationsperiode kurz und die Nährstoffverfügbarkeit im Allgemeinen gering ist. Die Dauer der Vegetationsperiode nimmt entlang des Höhen- und Breitengradienten ab. Innerhalb eines Gebietes findet sich jedoch oft eine grosse Vielfalt von Mikrohabitaten, welche hauptsächlich durch die Topographie und die daraus resultierende Schneeakkumulation bzw. den Zeitpunkt der Schneeschmelze geprägt wird. So können Pflanzen auf windexponierten Graten ganzjährig ohne Schneebedeckung bleiben, während sich die schneefreie Zeit in einem Schneetälchen auf wenige Wochen beschränken kann oder nach schneereichen Wintern gar nicht eintritt. Dieser Reichtum an Lebensräumen ergibt eine kleinräumige Arten- und Vegetationsvielfalt. Innerhalb einzelner Arten können auf geringer räumlicher Distanz speziell angepasste Ökotypen und damit lokale genetische Vielfalt entstehen (GALEN et al. 1997). CRAWFORD & ABBOTT (1994) erachten diese kleinräumige innerartliche Vielfalt als vorteilhaft, wenn die Umwelt durch stochastische Ereignisse geprägt ist. Genetisch variable Populationen können gegenüber genetisch uniformen Popula-

tionen im Vorteil sein, wenn sich Klimabedingungen rasch ändern, denn die Vielfalt senkt das Risiko, dass die gesamte Population ausstirbt (CRAWFORD et al. 1993).

Im Vergleich zu Zeiträumen, in denen sich Evolution abspielt, ist seit der letzten weiträumigen Vereisung der Alpen erst wenig Zeit verstrichen (LANG 1994). Wo sich die Gletscher zurückzogen, gaben sie neue Lebensräume frei, welche von Pflanzen eingenommen werden konnten. Die Ausdehnung oder Verschiebung der Areale verschiedener Pflanzenarten führte dazu, dass einerseits vormals getrennt vorkommende Arten zusammentrafen, andererseits genetisch divergierende Populationen geographisch isoliert wurden («Isolation by distance»; WRIGHT 1946). Auch die gegenwärtige Klimaerwärmung wirkt sich messbar auf die Umweltbedingungen alpiner und arktischer Tundrahabitats aus (MAXWELL 1992). Die allgemeine Temperaturerhöhung lässt Pflanzenarten von tieferen in höhere Lagen und von südlichen in nördlichere Gebiete einwandern, wo bisher nur Tundrapflanzen leben. Diese sind optimal an die harschen Bedingungen angepasst, doch gelten sie als konkurrenzschwach. Es ist deshalb anzunehmen, dass sie nur überleben, wenn sie in noch höher oder nördlicher gelegene Habitats ausweichen oder Habitats besiedeln, die durch Gletscherrückzug neu entstehen. Sexuelle Fortpflanzung ist deshalb besonders wichtig für das Überleben alpiner und arktischer Pflanzenarten, weil neue Habitats vorwiegend durch Diasporen erreicht werden (STÖCKLIN & BÄUMLER 1996).

Dieser Artikel beleuchtet die Fortpflanzungsökologie von Tundrapflanzen am Beispiel von *Saxifraga oppositifolia* L. und *S. biflora* All. in den Schweizer Alpen. Er basiert hauptsächlich auf Originalarbeiten aus GUGERLI (1997b). Die beiden Arten dienen als Modellorganismen, weil sie Pionier-Charakter aufweisen und eine weite Höhenverbreitung haben; zudem vermehren sie sich vermutlich vorwiegend sexuell, da vegetative Fortpflanzung durch Triebbewurzelung nur selten beobachtet wurde (SCHRÖTER 1926, KAPLAN 1995). Jedes Polster kann demnach als genetisches Individuum angesprochen werden. Andererseits unterscheiden sie sich in ihrer Verbreitung, ihren ökologischen Habitatsansprüchen und ihrer lokalen Häufigkeit (KAPLAN 1995). Die circumpolare *S. oppositifolia* wächst in verschiedensten Habitattypen und ist deshalb in den Alpen weit verbreitet und häufig. *Saxifraga biflora* als Alpen-Endemit ist nur lokal, auf leicht feuchtem Ruhschutt anzutreffen.

Den grössten Teil der Beobachtungen und Experimente führte ich in der bündnerischen Val Bercla (Gemeinde Mulegns/CH; Abb. 1) in den Jahren 1994 bis 1996 durch. Das Ziel der Arbeit bestand darin, mikroevolutive Vorgänge innerhalb einer Artengruppe zu beschreiben und die möglichen Auswirkungen einer globalen Klimaerwärmung auf die Entwicklung von Individuen und Populationen unter veränderten Umweltbedingungen zu skizzieren.



Abb. 1: Teil des Untersuchungsgebietes in der bündnerischen Val Bercla (Gemeinde Mulegns)

Fortpflanzungsstrategie: Zusammenspiel von Standort, Phänologie und Bestäubern

Die meisten Pflanzenarten der alpinen und arktischen Tundragebiete sind langlebig (RAUNKIAER 1934). Dies garantiert, dass die Populationen fortbestehen können, auch wenn in Jahren mit unterdurchschnittlicher Vegetationsdauer die sexuelle Fortpflanzung reduziert ist oder ganz ausfällt. Wie MOLAU (1993) in einer umfassenden Arbeit über arktische Tundrapflanzen darlegte, lassen sich auf Grund der Beziehung zwischen Fortpflanzungssystem und Blühphänologie zwei grundsätzliche Strategien erkennen: Frühblühende Arten sind vorwiegend fremdbestäubt und weisen einen geringen Fortpflanzungserfolg auf (*Pollen riskers*), während spätblühende Arten durch eine hohe Selbstbestäubungsrate und grossen Fortpflanzungserfolg gekennzeichnet sind (*Seed riskers*). Auf Grund der relativ geringen Bestäuberdichte anfangs der Vegetationsperiode besteht für die *Pollen riskers* die Gefahr, dass ihr Pollen nicht erfolgreich übertragen wird. Dafür fördert der hohe Anteil an Fremdbefruchtung die genetische Vielfalt. *Seed riskers* können dank ihrer Fähigkeit zur Selbstbestäubung viele Samen produzieren, welche jedoch vor der Reife durch ungewöhnlich frühen Schneefall oder Frost gesamthaft vernichtet werden können. Zudem sind diese Samen infolge Inzucht möglicherweise mit erhöhter genetischer Bürde belastet (SCHNELLER & HOLDEREGGER 1997).

Phänologie auf verschiedenen Ebenen: Einzelblüte – Polster – Habitat

Saxifraga oppositifolia gehört zu den ersten aufblühenden Arten der alpinen Stufe, denn sie wächst bevorzugt an Standorten mit geringer Schneebedeckung. Ihre Blütenknospen sind bereits im Spätsommer des vorherigen Jahres weit entwickelt (SØRENSEN 1941), so dass von der Schneeschmelze bis zum Aufblühen nur wenige Tage vergehen (STENSTRÖM & MOLAU 1992, GUGERLI 1997a). Im Gegensatz dazu ist *S. biflora* an später schneefrei werdenden Standorten zu finden, wo die Vegetationsperiode entsprechend kürzer ist. Die Zeit von der Schneeschmelze bis zum Aufblühen ist etwa gleich lang wie bei *S. oppositifolia*, doch reifen die Früchte deutlich schneller (GUGERLI 1997a). Dies erscheint als Anpassung an die kurze Vegetationsperiode. Der Antheseverlauf einzelner Blüten ist bei beiden Arten fast gleich: beide sind proterogyn, d. h. die Narben sind vor den Antheren reif. Bestäubungsversuche zeigten, dass bei beiden Arten die Narbenrezeptivität mit dem Beginn der männlichen Phase stark abnimmt (GUGERLI 1997c). Auf Individuum-Ebene unterscheiden sich die beiden Arten deutlich: Die einzeln am Ende eines Triebes stehenden Blüten von *S. oppositifolia* öffnen sich relativ synchron (STENSTRÖM & MOLAU 1992, GUGERLI 1997a), während die mehrblütigen Blütenstände von *S. biflora* gestaffelt aufblühen (GUGERLI 1997a). Durch diese Blühabfolge bleibt die zeitliche Trennung der Geschlechterphasen bei *S. oppositifolia* weit-



Abb. 2: Distelfalter (*Cynthia cardui*) als Blütenbesucher von *Saxifraga oppositifolia* (Wissberg, 2970 m ü. M.)



Abb. 3: Blütenstand von *Saxifraga biflora*

gehend erhalten. Selbstbestäubung dürfte hier die Ausnahme sein. Blüten höherer Ordnung innerhalb eines *S. biflora*-Blütenstandes hingegen haben bereits «eigenen» Pollen für Bestäubungen zur Verfügung.

Entsprechend ihren Hauptblütezeiten unterscheiden sich die Bestäuberspektren der beiden Arten. Die frühblühende *S. oppositifolia* wird vornehmlich von Hummeln besucht (SCHRÖTER 1926, STENSTRÖM 1998, pers. Beobachtung), welche auch bei tiefen Temperaturen etwa im Frühjahr bereits fliegen können (HEINRICH 1993). Daneben sind gelegentlich Zweiflügler (Dipteren) und Schmetterlinge (Lepidopteren; Abb. 2) als Blütenbesucher zu beobachten. Die leicht geschlossene Blüte von *S. oppositifolia* ermöglicht langrüssligen Besuchern Zugang zu dem am Blütenboden produzierten Nektar, während Dipteren hauptsächlich Pollen sammeln. Im Hochsommer dominieren Fliegen und Schwebfliegen das Bestäuberangebot. Beide Gruppen sind häufig auf *S. biflora* anzutreffen und nutzen sowohl Pollen als auch den in der offenen Blüte gut erreichbaren Nektar (Abb. 3; pers. Beobachtung). Auf Grund von eigenen Beobachtungen in den Alpen und Experimenten an *S. oppositifolia* in Schwedisch-Lappland (STENSTRÖM 1998) verhalten sich diese Bestäuber unterschiedlich. Hummeln besuchen in der Regel nur wenige Blüten einer Pflanze und fliegen dann weiter auf ein anderes, oft mehrere Meter weit entferntes Polster. Sie fördern dadurch Fremdbestäubung. Dipteren verweilen eher länger auf einer Pflanze und besuchen viele Blüten. Dies erhöht die Wahrscheinlichkeit, dass Pollen zwischen Blüten desselben Individuums übertragen wird. Dieser Vorgang (Geitonogamie) ist aus genetischer Sicht identisch mit Selbstbestäubung innerhalb einer Blüte (Autogamie).

Bestäubungsversuche belegen zwischenartliche Unterschiede des Fortpflanzungssystems

Um das Fortpflanzungssystem der beiden Arten zu charakterisieren, führte ich Bestäubungsexperimente an markierten Pflanzen und Blüten durch (GUGERLI 1997c). Für die natürliche Fremdbestäubung entfernte ich die Stamina aller Blüten, so dass kein eigener Pollen zu einer Befruchtung führen konnte. Bei künstlich fremdbestäubten Pflanzen entfernte ich die Stamina nur bei den markierten Blüten und bestäubte deren Narben mit Pollen von Pflanzen aus der näheren Umgebung. Künstlich selbstbestäubte Blüten erhielten Pollen von Blüten innerhalb desselben Polsters. Als natürlich bestäubt dienten markierte Blüten unbehandelter Pflanzen. Dank des leuchtend-orangen Pollens der beiden *Saxifraga*-Arten konnte ich mich mit einer Lupe versichern, dass die ausgewählten Blüten noch nicht bestäubt waren.

Künstlich oder natürlich fremdbestäubte Blüten von *S. oppositifolia* zeigten einen gleich guten Samenansatz. Verwendete man hingegen Pollen von Blüten desselben Polsters, so wurden nur wenige oder gar keine Samen produziert. Der relative repro-

duktive Erfolg (relativer Samenansatz \times relativer Fruchtansatz) von natürlich fremdbestäubten Pflanzen war jedoch signifikant tiefer als von künstlich fremdbestäubten Pflanzen (Abb. 4). Natürlich bestäubte Blüten bzw. Pflanzen ergaben etwa dieselben Resultate wie die künstlich fremdbestäubten. Dies zeigt, dass *S. oppositifolia* fakultativ fremdbestäubt ist. Das heisst: Sie ist zwar nicht absolut selbstinkompatibel, die meisten Samen gehen aber aus Fremdbestäubungen hervor. Dieses Resultat bestätigt frühere Arbeiten mit derselben Art in der Arktis (KEVAN 1972, TIKHMENEV 1984) und in Schwedisch-Lappland (STENSTRÖM & MOLAU 1992). Ein etwas anderes Muster kam bei den Experimenten mit *S. biflora* zum Vorschein. Obwohl Selbstbestäubung weniger Samen ergab als Fremdbestäubung, war der Unterschied zwischen diesen Bestäubungsvarianten nicht so ausgeprägt wie bei *S. oppositifolia*. Samenansatz und relativer reproduktiver Erfolg bei natürlicher Bestäubung unterschied sich nicht wesentlich von künstlicher oder natürlicher Fremdbestäubung. Dies deutet auf ein gemischtes Fortpflanzungssystem hin («Mixed mating»). Sowohl der absolute wie auch der relative Samenansatz waren bei *S. biflora* in allen Bestäubungsbehandlungen höher als bei *S. oppositifolia*, wobei der Unterschied zwischen den beiden Arten beim relativen Samenansatz von künstlich selbstbestäubten Blüten am deutlichsten ausfiel (GUGERLI 1997c). Der relative reproduktive Erfolg der beiden Arten unterschied sich hingegen nur bei zwei Behandlungsarten: *Saxifraga biflora* setzte bei künstlicher Fremdbestäubung und bei künstlicher Selbstbestäubung signifikant mehr Samen an als *S. oppositifolia* ($P < 0.05$, Mann-Whitney U-Test mit Bonferroni-Anpassung; Abb. 4). Dieses Resultat zeigt einerseits, dass *S. biflora* auch bei Selbstbestäubung einen recht hohen Samen- und Fruchtansatz aufweist. Andererseits lässt sich bei *S. oppositifolia* auf eine Bestäuberlimitierung schliessen, da bei den natürlich fremdbestäubten Pflanzen viele der markierten Blüten keine Früchte produzierten, vermutlich also gar nicht besucht worden waren. Inwieweit dies mit der fehlenden Lockwirkung des orange gefärbten Pollens zusammenhängt, müsste in spezifischen Experimenten untersucht werden.

Blühphänologie, Bestäuberspektrum und Bestäuberverhalten sowie die Resultate der Bestäubungsexperimente lassen sich zu einem Gesamtbild der Fortpflanzungsstrategien der beiden Arten zusammenfügen. Die frühblühende *S. oppositifolia* zeigt charakteristische Merkmale eines *Pollen riskers* mit eher geringem relativen reproduktiven Erfolg, dafür hoher Fremdbestäubungsrate. *Saxifraga biflora* als später aufblühende Art kann eher als *Seed risker* bezeichnet werden, da sie einen allgemein höheren relativen reproduktiven Erfolg aufweist, welcher durch ein grösseres Bestäuberangebot und eine erhöhte Selbstbestäubungsrate zustande kommt.

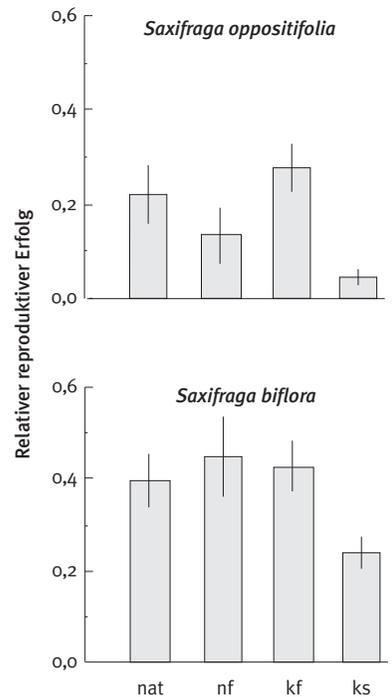


Abb. 4: Mittelwerte (\pm Standardfehler) des relativen reproduktiven Erfolgs (= relativer Samenansatz \times relativer Fruchtansatz) von *Saxifraga oppositifolia* und *S. biflora* nach verschiedenen Bestäubungsbehandlungen.

Relativer Samenansatz = (Anzahl Samen : Anzahl Samenanlagen), relativer Fruchtansatz = (Anzahl Früchte : Anzahl Blüten).

nat = natürliche Bestäubung

nf = natürliche Fremdbestäubung

kf = künstliche Fremdbestäubung

ks = künstliche Selbstbestäubung

Behandlungseffekte innerhalb der Arten wurden mit Varianzanalysen und orthogonalen Kontrasten getestet (Details siehe GUGERLI 1997c) und sind im Text erwähnt.

Mehr Selbstbestäubung in höher gelegenen Populationen von *Saxifraga oppositifolia*

Von der alpinen zur nivalen Stufe nehmen Bestäuberdichte und Vegetationsdauer ab. Erstreckt sich das Areal einer Pflanzenart über einen grossen Höhengradienten, kann sich dies so auswirken, dass die höher gelegenen Populationen einem selektiven Druck zu höherer Selbstbestäubungsrate ausgesetzt sind (RICHARDS 1986). Verstärkt sich die festgestellte Bestäuberlimitierung bei *S. oppositifolia* in höher gelegenen Populationen und wird somit Selbstbestäubung ähnlich wichtig wie bei *S. biflora*? Um dieser Frage nachzugehen, führte ich in fünf Gebieten im Kanton Graubünden auf jeweils zwei Höhenstufen Bestäubungsversuche mit *S. oppositifolia* durch (drei Populationspaare in der Region Val Bercla/Val Gronda, je ein Paar im Oberengadin und oberhalb Flims; GUGERLI 1998). Die beiden Höhenstufen entsprechen dem unteren bzw. dem oberen Hauptverbreitungsbereich von *S. oppositifolia* mit einem Höhenunterschied von ca. 400 m. Der Versuchsansatz umfasste drei Bestäubungstypen: künstliche Fremdbestäubung, künstliche Selbstbestäubung sowie natürliche Bestäubung als Kontrolle. Um die durch maternale Effekte bedingte Varianz möglichst gering zu halten, führte ich die drei Behandlungen innerhalb derselben Pflanzen aus. Die Stichprobe umfasste vier Blüten pro Behandlung und zehn Pflanzen pro Population.

Der Fruchtansatz der natürlich bestäubten Blüten, ein indirektes Mass für die Bestäuberdichte, war auf beiden Höhenstufen gleich. Der reproduktive Erfolg war bestäuberlimitiert, diese Limitierung war aber in hohen Lagen nicht grösser als in tiefen Lagen (GUGERLI 1998). Ob sich die aussergewöhnlich warme Witterung während der Bestäubungszeit (1. Hälfte Juni 1996) positiv auf die Bestäuberaktivität ausgewirkt hat, oder ob die geringere Dichte durch höhere Effizienz der Bestäuber wettgemacht wird (BINGHAM & ORTHNER 1998), lässt sich mit diesen Resultaten nicht beurteilen. Künstliche Fremdbestäubung ergab unabhängig von der Höhenlage einen grösseren relativen Samenansatz als künstliche Selbstbestäubung (Abb. 5). Möglicherweise ist in einer von stochastischen Witterungsverhältnissen geprägten Umwelt eine hohe Rekombinationsrate durch Fremdbestäubung und dadurch eine grosse genetische Variation im Hinblick auf das Überleben von Populationen vorteilhaft. Dies könnte dem Selektionsdruck zu mehr Selbstbestäubung entgegenwirken. Die lange Zeit gültige Lehrbuchmeinung, dass in grossen Höhen (und Breiten) Selbstbestäubung an Bedeutung zunimmt, wird durch diese Experimente oder auch durch Versuche in den Rocky Mountains (BINGHAM & ORTHNER 1998) relativiert. Offenbar bestehen auch in klimatischen Randgebieten wie der alpinen (und arktischen) Tundra ökologische Nischen, in welchen sich unsichere Fremdbestäubung und dadurch erzielte hohe genetische Variation als selektiver Vorteil erweist.

In diesem Experiment wiesen natürlich bestäubte Individuen – im Gegensatz zum vorgehend beschriebenen Bestäubungs-

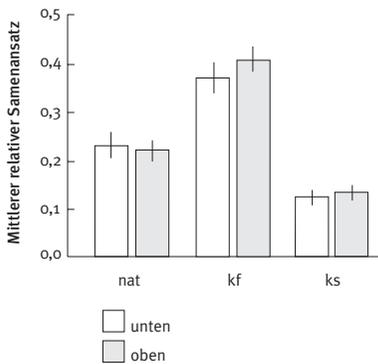


Abb. 5: Mittelwerte (\pm Standardfehler) des relativen Samenansatzes von *Saxifraga oppositifolia* nach verschiedenen Bestäubungsbehandlungen auf zwei Höhenstufen.

Relativer Samenansatz = (Anzahl Samen : Anzahl Samenanlagen), relativer Fruchtansatz = (Anzahl Früchte : Anzahl Blüten).

nat = natürliche Bestäubung

kf = künstliche Fremdbestäubung

ks = künstliche Selbstbestäubung

experiment – einen geringeren relativen reproduktiven Erfolg auf als künstlich fremdbestäubte. Dieser scheinbare Widerspruch lässt sich wohl durch natürliche Variation zwischen verschiedenen Untersuchungsjahren, aber auch durch die unterschiedliche Versuchsanordnung in den beiden Experimenten erklären.

Populationsgenetik bestätigt die fortpflanzungsbiologischen Befunde

Die Verteilung der genetischen Variation innerhalb einer Pflanzenart hängt zu einem grossen Teil von ihrem Fortpflanzungsverhalten ab (HAMRICK & GODT 1996). Langlebige, fremdbestäubte Arten mit einem grossen Verbreitungsgebiet zeigen innerhalb ihrer Populationen einen grossen Anteil, zwischen den Populationen aber nur einen geringen Anteil der gesamten genetischen Variation. Inwieweit dieses Muster auch bei *S. oppositifolia* zutrifft, und ob sich die Variation in Populationen verschiedener Höhenlagen unterscheidet, untersuchte ich in einem weiteren Projekt mit Hilfe molekulargenetischer Methoden (GUGERLI et al. 1999). Als geeignete Marker für diese Fragestellung erwiesen sich *Random Amplified Polymorphic DNA* (RAPDs). Mit dieser Methode werden zufällige Abschnitte der Gesamt-DNA durch die *Polymerase Chain Reaction* (PCR) vervielfältigt und entsprechend ihrer unterschiedlichen Länge elektrophoretisch aufgetrennt. So entsteht ein Muster von Banden, bedingt durch Präsenz bzw. Absenz der verschiedenen DNA-Abschnitte jeder Pflanze. Daraus lassen sich relative genetische Ähnlichkeiten zwischen Individuen bestimmen.

Je 20 Pflanzen (in einer Population nur 10) aus den fünf Populationspaaren verschiedener Höhenstufen wurden mit vier RAPD-Primern untersucht. Jedes Individuum zeigte ein individuelles Bandenmuster! Innerhalb der Populationen waren 95% der gesamten Variation zu finden. Die drei Regionen Val Bercia/Val Gronda, Oberengadin und Flims liessen keine genetische Differenzierung erkennen, und auch die genetische Variation auf den beiden Höhenstufen war gleich. Diese Resultate bestätigten die Erwartung, dass der Grossteil der genetischen Variation bei dieser langlebigen, fremdbestäubten und weitverbreiteten Art innerhalb der Populationen zu finden ist, und dass sich das auf verschiedenen Höhenstufen konstante Fortpflanzungsverhalten in jeweils gleich hoher genetischer Variation widerspiegelt. Andererseits ist es doch erstaunlich, dass trotz der ausgeprägten alpinen Topographie und den grossen geographischen Distanzen keine Trennung in verschiedene regionale genetische Pools erkennbar war. Seltene Fernausbreitung von Samen durch Wind oder Tiere gewährleistet offenbar ausreichenden Genfluss zwischen den Populationen, um eine Differenzierung zu verhindern. Zu diesem Schluss kamen auch von FLÜE et al. (1999) in einer Untersuchung an *S. oppositifolia* in der Melchsee-Frutt. Eine junge, nach einem Strassenbau in den 60er Jahren entstandene Population zeigte gegenüber drei

räumlich klar getrennten Populationen natürlicher Standorte keine reduzierte Variation an Protein-Genorten (Isoenzym-Phänotypen). Über noch grössere Distanzen lassen sich allerdings Regionen innerhalb des Verbreitungsgebietes von *S. oppositifolia* genetisch voneinander abgrenzen, wie dies ABBOTT et al. (1995), GABRIELSEN et al. (1997) oder Holderegger und Abbott (pers. Mitteilung) an nordeuropäischen bzw. circumpolaren Datensätzen zeigen konnten.

Hybridisierung als evolutiver Prozess

Interspezifische Kreuzungen sind wichtig für die Entstehung neuer Pflanzenarten (ARNOLD 1992). Damit eine neue Art durch Hybridisierung entstehen kann, müssen die Elternarten erst in Kontakt kommen. Der nacheiszeitliche Gletscherrückzug und die Rückwanderung der Pflanzen aus den Refugialgebieten eröffneten deshalb ein weites «Tummelfeld», in dem räumlich getrennte Arten (wieder) zusammentreffen konnten. Da Hybriden oft eine geringere Fitness aufweisen als ihre Elternarten, können sich erstere meist nur in einer von den Elternarten verschiedenen ökologischen Nische etablieren («Hybrid-Habitate»; ANDERSON & STEBBINS 1954). Durch die Kombination der Genome von zwei Elternarten (Heterosis) kann aber die Hybrid-Art auch am selben Standort gegenüber ihren Eltern bevorteilt sein und dadurch letztere verdrängen. Räumliche oder zeitliche Veränderungen der an einem Standort herrschenden Umweltbedingungen sind einer Artbildung durch Hybridisierung förderlich. Gebirgsregionen erscheinen wegen ihrer grossen Vielfalt an unbesiedelten Habitaten als besonders günstig für Artbildungsprozesse durch Hybridisierungen.

Entscheidend für die Trennung gegenüber den Elternarten ist die reproduktive Abgrenzung der Hybriden, damit Rückkreuzungen mit den Eltern erschwert oder verunmöglicht werden. Dies kann auf verschiedene Weise erfolgen. Ausser einer räumlichen Isolation oder einer zeitlichen Verschiebung der Blühphase gegenüber den Elternarten besteht die Möglichkeit der abrupten Artbildung durch Polyploidisierung (Vervielfachung der elterlichen Chromosomensätze = Allopolyploidie). Letzteres scheint in Gebirgen und in arktischen Gebieten relativ häufig aufzutreten (BROCHMANN 1993). Das Verbreitungsareal der neu entstehenden polyploiden Arten bleibt jedoch häufig geographisch eingeschränkt. Unklar ist, ob dies wegen geringer Zahl oder Grösse der verfügbaren Habitate so ist, oder ob die Zeit seit der Polyploidisierung noch nicht für eine weiträumige Ausbreitung ausgereicht hat (KRAHULEC et al. 1999). Ein anschauliches Beispiel lokaler Polyploidisierung zeigen WIDMER & BALTISBERGER (1999): Auf Grund molekulargenetischer Ähnlichkeiten vermuten sie, dass die nur im Engadin vorkommende, endemische *Draba ladina* durch einmalige Hybridisierung und anschliessende Polyploidisierung der beiden verbreiteten Arten *D. tomentosa* und *D. aizoides* entstanden ist. Ähnliche Untersuchungen

wurden auch mit arktischen Taxa durchgeführt (BROCHMANN et al. 1996, BROCHMANN et al. 1998).

Bereits um die letzte Jahrhundertwende erwähnten mehrere Autoren, dass zwischen *S. oppositifolia* und *S. biflora* Hybriden auftreten (*S. ×kochii* Hornung) und bemerkten die intermediäre morphologische Stellung von *S. macropetala* Kerner. Dass *S. ×kochii* und *S. macropetala* identisch wären, wurde jedoch verneint (z. B. BRÜGGER 1881, SCHRÖTER 1926). HÖRANDL & GUTERMANN (1994) werteten morphologische Merkmale an Herbarmaterial dieser Artengruppe aus dem gesamten Alpenraum aus und kamen zum Schluss, dass es sich bei *S. macropetala* doch um den Hybriden *S. ×kochii* handelt.

In der Val Bercla untersuchte ich Morphologie und Fortpflanzungsbiologie der drei Taxa innerhalb eines syntopen Vorkommens (GUGERLI 1997a). Eine multivariate Auswertung basierend auf 17 morphologischen Merkmalen von 100 Individuen zeigte eine klare Trennung in drei Gruppen (Abb. 6), welche mit der *a priori*-Bestimmung im Feld fast vollständig übereinstimmte. *Saxifraga biflora* liess sich am besten durch das Vorhandensein von Drüsenhaaren auf den Sepalen sowohl von *S. oppositifolia* wie auch von *S. ×kochii* abgrenzen. Wenn nur metrische Merkmale berücksichtigt wurden, erwiesen sich Blattbreite und Petalenbreite als wichtigste Unterscheidungskriterien. Das in Bestimmungsschlüsseln häufig verwendete Merkmal «Anzahl Nerven auf den Petalen» trug hingegen wenig zur Auftrennung bei.

Die phänologischen Beobachtungen zeigten keine zeitliche Trennung der drei Taxa. Verschiedene Bestäubungsversuche belegten zudem, dass sowohl Kreuzungen zwischen den beiden Elternarten wie auch Rückkreuzungen von Hybriden mit den Elternarten zu keimfähigen Samen führten. Die Keimungsrate der Samen von natürlich bestäubten *S. ×kochii*-Pflanzen lag dabei zwischen denjenigen von *S. oppositifolia* × *biflora* (höher) bzw. *S. biflora* × *oppositifolia* (tiefer).

Saxifraga oppositifolia und *S. biflora* zeigen also weder markante blütenbiologisch relevante morphologische Unterschiede, noch verfügen sie über Inkompatibilitätsbarrieren oder unterschiedliche Ploidiestufen ($2n = 2x = 26$; KÜPPER & RAIS 1983). Dieses Fehlen einer klaren prä- oder postzygotischen Trennung dürfte den heute zu beobachtenden Hybridschwarm zwischen den beiden Arten erklären.

Und wenn es wärmer wird?

Eine globale Temperaturveränderung lässt grosse Auswirkungen auf alpine und arktische Tundragebiete befürchten. Abiotische Umweltfaktoren und, als indirekte Folge davon, die Veränderungen der biotischen Umwelt könnten den Weiterbestand von Pflanzenpopulationen und -gesellschaften der Tundra gefährden. Im Rahmen des *International Tundra Experiments* (ITEX) werden in arktischen und alpinen Gebieten die Phänologie

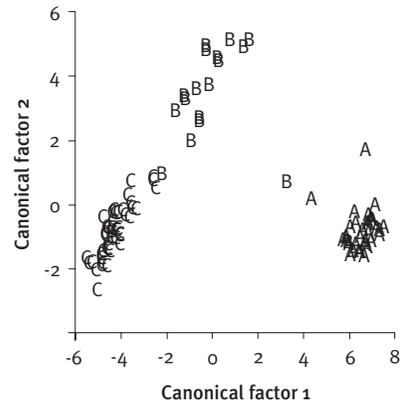


Abb. 6: Diskriminanzanalyse unter Verwendung von 17 morphologischen Merkmalen. Anordnung der Individuen von *Saxifraga oppositifolia* (A), *S. ×kochii* (B) und *S. biflora* (C) entlang der ersten beiden kanonischen Achsen.



Abb. 7: *International Tundra Experiment* (ITEX): Versuchsanlage in der Val Bercla (2490 m ü. M.) mit Polycarbonat-Kammern und Wetterstation.



Abb. 8: Forscher unter experimentell erhöhter Umgebungstemperatur.

sowie Wachstums- und Fortpflanzungsmerkmale von Tundrapflanzen unter experimentell veränderten Umweltbedingungen untersucht. Dem Versuch lagen die Resultate von Klimamodellen zugrunde, welche eine globale Erwärmung erwarten lassen (INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE 1996). In diesem grossangelegten Versuch sind auch Populationen von *S. oppositifolia* an drei Orten unterschiedlicher geographischer Breite eingeschlossen: einem alpinen Standort der gemässigten Zone in der Schweiz (Val Bercla), einem subarktisch-alpinen Standort in Nordschweden und einem Standort auf einer der hocharktischen Inseln Kanadas. Standardisierte hexagonale, oben offene Kammern (Abb. 7, Abb. 8) sorgten für eine gegenüber der Umgebung um 0,8 bis 2,9 °C erhöhte durchschnittliche Temperatur während der Vegetationsperiode. Im Vergleich mit Kontrollpflanzen zeigten die Pflanzen innerhalb der Kammern nur geringe Veränderungen in den erfassten Merkmalen, wobei die gemessenen Effekte am hocharktischen Standort am deutlichsten waren (STENSTRÖM et al. 1997). An den beiden südlichen Standorten beobachteten wir innerhalb der Kammern einen Trend zu abnehmender Blütenzahl pro Pflanze im Verlauf der Jahre. Diesen Trend führten wir auf die zunehmende Beschattung durch nun höherwachsende Nachbarpflanzen zurück, welche die Assimilation bei der schattenintoleranten *S. oppositifolia* reduzieren könnten.

Eine circumpolare Gesamtschau dank Meta-Analyse

Ein Datensatz basierend auf 61 Arten von 13 arktischen und alpinen Orten, einschliesslich der drei oben erwähnten Lokalitäten, wurde in einer Meta-Analyse ausgewertet (ARFT et al. 1999). Eine Meta-Analyse ermöglicht es, die Ergebnisse so zu verrechnen, dass allgemeingültige Effekte einer experimentellen Behandlung bestimmt und statistisch abgesichert werden können (ARNQVIST & WOOSTER 1995). Es zeigte sich, dass die Phänologie anfangs der Vegetationsperiode durch die erhöhte Temperatur beschleunigt wurde, d. h. Austrieb und Aufblühen begannen bei Pflanzen in den Kammern früher als bei den Kontrollpflanzen. Aber auch Fruchtreife und Blatt-Seneszenz setzten bei erhöhter Temperatur früher ein. In den ersten Jahren der Untersuchungen wurde zudem ein erhöhtes vegetatives Wachstum innerhalb der Kammern festgestellt. Dieser Effekt trat hauptsächlich an alpinen und subarktischen Standorten auf, krautige Arten waren dabei stärker betroffen als holzige. Reproduktive Merkmale reagierten verzögert auf die Temperaturerhöhung und konnten v. a. an den hocharktischen Untersuchungsstellen beobachtet werden. Diese Resultate deuten darauf hin, dass Tundrapflanzen bei einer Klimaerwärmung kurzfristig besser wachsen und mittelfristig mehr in die Reproduktion investieren (ARFT et al. 1999). Der beobachtete Trend zu verstärkten Effekten in den hocharktischen Untersuchungsgebieten lässt vermuten, dass dort die Temperatur einen wichtigen limitierenden Umweltfaktor darstellt. In tieferen Breiten hingegen haben

andere Faktoren wie etwa zwischenartliche Konkurrenz größere Bedeutung.

Bei einer Klimaerwärmung dürfte es für das Überleben von Pflanzenpopulationen wichtig sein, dass sie dem Konkurrenzdruck ausweichen können, indem sie über Ausbreitungsorgane neue Habitate besiedeln (KÖRNER 1999). Die drei untersuchten *Saxifraga*-Arten scheinen diese Voraussetzungen zu erfüllen. Insbesondere *Saxifraga oppositifolia*, welche eine breite ökologische Nische auszufüllen vermag und weit verbreitet ist, dürfte in der Lage sein, auch diese ungewöhnlich rasante Umweltveränderung zu überdauern. Eine wichtige Voraussetzung dafür ist zudem der hohe Grad an Fremdbestäubung und die daraus resultierende hohe genetische Variation. Dieses Adaptationspotential dürfte unter veränderten Umweltbedingungen vorteilhaft sein. Vielleicht bietet aber gerade die Ausnahmesituation einer schnellen Klimaänderung eine Chance für *S. ×kochii*, um sich gegenüber ihren Eltern abzugrenzen und sich als eigenständige Art zu etablieren. Zumindest lokal bestehen bereits Vorkommen von Hybriden ohne die beiden Elternarten (HÖRANDL & GUTERMANN 1994).

Dank

Ein grosses Dankeschön gilt all denen, die in verschiedenster Weise zu meiner Arbeit beigetragen haben, insbesondere Daniela Pauli, Jakob Schneller und Rolf Holderegger. Bedanken möchte ich mich auch für die sorgfältige und konstruktive Begutachtung des Manuskripts. Finanzielle Unterstützung erhielt ich durch das Splinter-Legat, die Schweizerische Stiftung für Alpine Forschungen, die Schweizerische Kommission für Polarforschung, die Georges und Antoine Claraz-Schenkung, die *National Science Foundation* der USA (No. DEB-94-21535) und eine anonyme Spende.

Literatur

- ABBOTT RJ, CHAPMAN HM, CRAWFORD RMM & FORBES DG (1995) Molecular diversity and derivations of populations of *Silene acaulis* and *Saxifraga oppositifolia* from the high Arctic and more southerly latitudes. *Molec Ecol* 4: 199–207
- ANDERSON E & STEBBINS JGL (1954) Hybridization as an evolutionary mechanism. *Evolution* 8: 378–388
- ARFT AM, WALKER MD, GUREVITCH J, ALATALO J, BRET-HARTE MS, DALE M, DIEMER M, GUGERLI F, HENRY GHR, JONES MH, HOLLISTER R, JÖNSS-DÓTTIR IS, LAINE K, LÉVESQUE E, MARION GM, MOLAU U, MØLGAARD P, NORDENHÄLL U, RASZHIVIN V, ROBINSON CH, STARR G, STENSTRÖM A, STENSTRÖM M, TOTLAND Ø, TURNER L, WALKER L, WEBBER PJ, WELKER JM & WOOKEY PA (1999) Responses of tundra plants to experimental warming: meta-analysis of the International Tundra Experiment. *EcolMonogr* 69: 491–511
- ARNOLD ML (1992) Natural hybridization as an evolutionary process. *AnnuRevEcolSyst* 23: 237–261

- ARNQVIST G & WOOSTER D (1995) Meta-analysis: synthesizing research findings in ecology and evolution. *TREE* 10: 236–240
- BINGHAM RA & ORTHNER AR (1998) Efficient pollination of alpine plants. *Nature* 391: 238–239
- BROCHMANN C (1993) Reproductive strategies of diploid and polyploid populations of arctic *Draba* (Brassicaceae). *PLSystEvol* 185: 55–83
- BROCHMANN C, NILSSON T & GABRIELSEN TM (1996) A classic example of postglacial allopolyploid speciation re-examined using RAPD markers and nucleotide sequences: *Saxifraga osloensis* (Saxifragaceae). *Acta Univ-UpsSymbBotUps* 31: 75–89
- BROCHMANN C, XIANG Q-Y, BRUNSFELD SJ, SOLTIS DE & SOLTIS PS (1998) Molecular evidence for polyploid origins in *Saxifraga* (Saxifragaceae): the narrow arctic endemic *S. svalbardensis* and its widespread allies. *AmerJBot* 85: 135–143
- BRÜGGER CG (1881) Beobachtungen über wildwachsende Pflanzenbastarde der Schweizer- und Nachbar-Flora. *JahresberNaturfGesGraubündens* 18/19: 47–123
- CRAWFORD RMM & ABBOTT RJ (1994) Pre-adaptation of arctic plants to climate change. *BotActa* 107: 271–278
- CRAWFORD RMM, CHAPMAN HM, ABBOTT RJ & BALFOUR J (1993) Potential impact of climatic warming on arctic vegetation. *Flora*, B 188: 367–381
- GABRIELSEN TM, BACHMANN K, JAKOBSEN KS & BROCHMANN C (1997) Glacial survival does not matter: RAPD phylogeography of Nordic *Saxifraga oppositifolia*. *MolecEcol* 6: 831–842
- GALEN C, STANTON ML, SHORE JS & SHERRY RA (1997) Source-sink dynamics and the effect of an environmental gradient on gene flow and genetic substructure of the alpine buttercup, *Ranunculus adoneus*. *Opera Bot* 132: 179–188
- GUGERLI F (1997a) Hybridization of *Saxifraga oppositifolia* L. and *S. biflora* All. (Saxifragaceae) in a mixed alpine population. *PLSystEvol* 207: 255–274
- GUGERLI F (1997b) Reproductive ecology of *Saxifraga oppositifolia* L. and *S. biflora* All. in alpine populations. PhD thesis, University of Zürich
- GUGERLI F (1997c) Sexual reproduction in *Saxifraga oppositifolia* L. and *S. biflora* All. (Saxifragaceae) in populations of the Alps. *IntJPlant Sci* 158: 274–281
- GUGERLI F (1998) Effect of elevation on sexual reproduction in alpine populations of *Saxifraga oppositifolia* (Saxifragaceae). *Oecologia* 114: 60–66
- GUGERLI F, EICHENBERGER K & SCHNELLER JJ (1999) Promiscuity in populations of the cushion plant *Saxifraga oppositifolia* in the Swiss Alps as inferred from RAPDs. *MolecEcol* 8: 457–466
- HAMRICK JL & GODT MJW (1996) Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *PhilTransR SocLond B* 351: 1291–1298
- HEINRICH B (1993) The Hot-blooded Insects. Strategies and Mechanisms of Thermoregulation. Springer, Berlin
- HÖRANDL E & GUTERMANN W (1994) Populationsstudien an Sippen von *Saxifraga* sect. Porphyrion (Saxifragaceae) in den Alpen: I. Hybriden von *S. biflora* und *S. oppositifolia*. *Phyton* (Horn) 34: 143–167
- INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE (1996) Technical Summary. Press Syndicate of the University of Cambridge
- KAPLAN K (1995) Familie Saxifragaceae – Steinbrechgewächse. In: Conert HH, Jäger EJ, Kadereit JW, Schultze-Motel W, Wagenitz G & Weber HE (Hrsg) *Gustav Hegi – Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. Blackwell, Berlin. pp 130–229
- KEVAN PG (1972) Insect pollination of high arctic flowers. *JEcol* 60: 831–847
- KÖRNER C (1999) *Alpine Plant Life. Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Springer, Heidelberg
- KRAHULEC F, MARHOLD K & SCHMID B (1999) Ecology of closely related plant species: an introduction. *Folia Geobotanica* 34: 1–5
- KÜPFER P & RAIS J-R (1983) Index des nombres chromosomiques des spermatophytes de la Suisse. I. Saxifragaceae. *BotHelv* 93: 11–25
- LANG G (1994) *Quartäre Vegetationsgeschichte Europas*. Gustav Fischer, Jena
- MAXWELL B (1992) Arctic climate: potential for change under

global warming. In: Chapin III FS, Jeffries RL, Reynolds JF, Shaver GR, Svoboda J & Chu WE (Hrsg) Arctic Ecosystem in a Changing Climate. Academic Press, San Diego. pp 11–34

MOLAU U (1993) Relationships between flowering phenology and life history strategies in tundra plants. Arctic Alpine Res 25: 391–402

RAUNKIAER C (1934) The statistics of life-forms as a basis for biological plant geography. In: Gram K, Møhlholm Hansen H, Paulsen O, Grøntved J & Ostenfeld CH (Hrsg) The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography Being the Collected Papers of C. Raunkiaer. Clarendon, Oxford. pp 111–147

RICHARDS AJ (1986) Plant Breeding Systems. George Allen & Unwin, London

SCHNELLER JJ & HOLDEREGGER R (1997) Vigor and survival of inbred and outbred progeny of *Athyrium filix-femina*. IntJPlant Sci 158: 79–82

SCHRÖTER C (1926) Das Pflanzenleben der Alpen. Albert Raustein, Zürich

SØRENSEN T (1941) Temperature relations and phenology of the north-east Greenland flowering plants. MeddelGrønland 125: 1–305

STENSTRÖM M (1998) Controls on Reproductive Effort and Success in *Saxifraga oppositifolia*, an Arctic-Alpine Perennial. PhD thesis, University of Göteborg

STENSTRÖM M, GUGERLI F & HENRY GHR (1997) Response of *Saxifraga oppositifolia* L. to simulated climate change at three contrasting latitudes. Global Change Biology 3: 44–54

STENSTRÖM M & MOLAU U (1992) Reproductive ecology of *Saxifraga oppositifolia*: phenology, mating system, and reproductive success. Arctic Alpine Res 24: 337–343

STÖCKLIN J & BAÜMLER E (1996) Seed rain, seedling establishment and clonal growth strategies on a glacier foreland. JVegetSci 7: 45–56

TIKHMENEV EA (1984) Pollination and self-pollinating potential of entomophilic plants in arctic and mountain tundras of the northeastern USSR. Soviet JEcology 15: 166–171

VON FLÜE I, GUGERLI F, HOLDEREGGER R & SCHNELLER JJ (1999) Genetic and morphological variability in alpine *Saxifraga oppositifolia* after colonization. FeddRep 110: 561–565

WIDMER A & BALTISBERGER M (1999) Molecular evidence for allopolyploid speciation and a single origin of the narrow endemic *Draba ladina* (Brassicaceae). AmerJBot 86: 1282–1289

WRIGHT S (1946) Isolation by distance under diverse systems of mating. Genetics 31: 38–59