

<b>Zeitschrift:</b>	Berichte des Geobotanischen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel
<b>Herausgeber:</b>	Geobotanisches Institut der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel
<b>Band:</b>	38 (1967)
<b>Artikel:</b>	Stickstoff- und Wasserversorgung von Trespen-Halbtrockenrasen (Mesobromion) im Jura bei Basel
<b>Autor:</b>	Gigon, Andreas
<b>DOI:</b>	<a href="https://doi.org/10.5169/seals-377656">https://doi.org/10.5169/seals-377656</a>

### Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 14.01.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# **Stickstoff- und Wasserversorgung von Trespen-Halbtrockenrasen (Mesobromion) im Jura bei Basel**

von ANDREAS GIGON

## Inhalt

A. Einleitung und Problemstellung .....	29
B. Grundlagen .....	30
I. Allgemeine Charakterisierung der Trespen-Halbtrockenrasen .....	30
II. Stickstoff als Standortsfaktor.....	31
C. Methoden.....	32
I. Vegetationskundliche Methoden .....	32
II. Bodenkundliche Methoden .....	34
III. Chemische Methoden .....	35
D. Ergebnisse .....	37
I. Vegetationsgliederung .....	37
1. Vegetationstabelle .....	37
2. Feuchte- und Stickstoffzahlen einiger noch nicht bewerteter Arten ...	38
3. Ökologische Charakterisierung von Halbtrockenrasen und anderen Wiesengesellschaften mit Feuchte- und mit Stickstoffzahlen .....	40
a. Häufigkeitsverteilungen der mittleren Feuchte- und der mittleren Stickstoffzahlen .....	40
b. Durchschnitte der mittleren Feuchte- u. der mittleren Stickstoffzahlen	44
II. Bodenuntersuchungen .....	48
1. Bodenprofile .....	48
2. Bodenreaktion .....	51
3. Stickstofffaktor .....	53
a. Akkumulation von Ammonium und Nitrat .....	53
b. Jahresangebot an mineralischem Stickstoff .....	54
4. Scheinbare Dichte, Porenvolumen u. Volumen der festen Bodenteilchen	56
5. Wasserfaktor .....	57
a. Bodenwassergehalte .....	57
b. Wasserbindung (Saugspannung), Desorptionskurven und pflanzenverwertbares Wasser .....	58
c. Kapazität für pflanzenverwertbares Wasser im Hauptwurzelraum .	64
d. Wasserverbrauch .....	66
e. Wasserversorgung während der Untersuchungsperiode .....	67
f. Wasserversorgung während Trockenperioden; die entscheidende Bedeutung des Wasserfaktors .....	68
g. Bodenwassergehalte und Luftversorgung der Wurzeln .....	72
h. Bodenwassergehalte und spezifische Wärme der Böden .....	72
E. Diskussion .....	73
F. Zusammenfassung, Summary .....	78
G. Literatur .....	82

## **A. Einleitung und Problemstellung**

Das Ziel dieser Arbeit ist, einige für Trespen-Halbtrockenrasen entscheidende Standortsfaktoren zu erkennen und quantitativ zu erfassen. Da angenommen werden kann, dass neben geomorphologischen und anthropogenen Faktoren die Stickstoff- und die Wasserversorgung für Halbtrockenrasen entscheidend sind, wurden vor allem diese beiden Faktoren gemessen. Pflanzensoziologische Aufnahmen, Bodenprofil-Aufnahmen und eine allgemeine Standortsanalyse bilden die Grundlage für die Untersuchungen. Eine kurze Analyse der Artengarnitur der Halbtrockenrasen im Hinblick auf den Stickstofffaktor, den Wasserfaktor und deren Einfluss auf andere Standortsfaktoren soll das Ganze abrunden.

Die Untersuchungen wurden in den prächtigen, artenreichen Trespen-Halbtrockenrasen am Südhang und am Nordhang des Blauen südlich von Basel durchgeführt sowie im Birstal und im Fricktal.

Diese Arbeit ist als Ergänzung gedacht zu den Untersuchungen mit ähnlicher Problemstellung in Pfeifengraswiesen und Seggenriedern (LEÓN, im Druck), in frischen bis nassen Düngewiesen (MEYER 1957, KOVÁCS 1968, WILLIAMS, im Druck) sowie im weiteren auch in Wäldern (SCHÖNHAR 1955, ELLENBERG 1964, ZÖTTL 1958–65, OVINGTON 1962, RUNGE 1965 und andere).

Die vorliegende Arbeit, die eine erweiterte Fassung meiner Diplomarbeit ist, wurde am Geobotanischen Institut an der ETH, Stiftung Rübel, zwischen Juni 1965 und August 1966 sowie im Winter 1967/68 ausgeführt. Die Felduntersuchungen wurden im Sommer und Herbst 1965 und im Frühling 1966 durchgeführt. Das Thema wurde mir von Herrn Prof. Dr. H. ELLENBERG, Göttingen, vorgeschlagen, dem ich bestens danke für die Einführung in die Ökologie der Halbtrockenrasen sowie für wertvolle Ratschläge bei der Durchführung der Untersuchungen. Grosse Hilfe beim Abfassen und bei der Drucklegung der Arbeit wie auch Beratung in floristischen Fragen erhielt ich von Herrn Prof. Dr. E. LANDOLT, dem ich hiermit meinen besten Dank ausspreche. Alle bodenphysikalischen Untersuchungen konnten dank dem grossen Entgegenkommen von Herrn Prof. Dr. F. RICHARD an der Eidgenössischen Anstalt für das forstliche Versuchswesen in Birmensdorf durchgeführt werden. Hierfür wie auch für die Beratung, für die mir Herr Prof. RICHARD jederzeit bereitwillig zur Verfügung gestanden hat, spreche ich ihm meinen herzlichen Dank aus. Herr Prof. Dr. H. ZOLLER, Basel, überliess mir die Originalaufnahmen seiner Arbeiten über die *Bromus erectus*-Wiesen zur Einsicht. Hierfür und für wertvolle Auskünfte anlässlich einer Exkursion in den Aargauer Jura sei ihm bestens gedankt. Allen anderen, die mir bei der Durchführung dieser Arbeit geholfen haben, insbesondere Herrn Dr. F. KLOTZLI, Oberassistent am Geobotanischen Institut ETH, sowie Herrn und Frau SIEGL und den anderen Mitgliedern des Instituts, sei hier gemeinsam gedankt.

## B. Grundlagen

### I. Allgemeine Charakterisierung der Trespen-Halbtrockenrasen

Die ungedüngten, extensiv bewirtschafteten *Bromus erectus*-Wiesen auf trockenen bis frischen, oft kalkreichen Standorten von der planaren bis in die montane Höhenstufe in Mitteleuropa werden allgemein (submediterrane) Halbtrockenrasen genannt. SCHERRER (1925) nannte sie, nach einem Vorschlag von BRAUN-BLANQUET, Halbtrockenrasen, Mesobrometen, im Gegensatz zu den echten Trockenrasen, den Xerobrometen, die in Mitteleuropa nur in niederschlagsarmen, warmen Gegenden vorkommen, z.B. am Südost-Abhang des Jura, im Kaiserstuhl und auf den Kalkvorhügeln der Vogesen. Nach der pflanzensoziologischen Systematik werden die verschiedenen *Mesobrometum*-Assoziationen zum Verband des *Mesobromion* zusammengefasst, der in die Klasse der *Festuco-Brometea*, der Trocken- und Steppenrasen, gehört.

Die Trespen-Halbtrockenrasen sind die Ersatzgesellschaften für verschiedene Buchenmischwälder und Eichen-Hagebuchenwälder und müssen also, um als solche erhalten zu bleiben, vom Menschen in geeigneter Weise bewirtschaftet werden.

Da die Mesobrometen floristisch wie ökologisch viele interessante Probleme bieten, sind sie in den letzten 80 Jahren intensiv untersucht worden:

- *floristisch-soziologisch* z.B. von STEBLER und SCHRÖTER (1892), SCHERRER (1925), ISSLER (1927–32), QUANTIN (1935), KUHN (1937), BRAUN-BLANQUET und MOOR (1938), KNAPP (1944), ROCHOW (1951) und BORNKAMM (1960);
- *ökologisch* z.B. von KRAUS (1911), ANDERSON (1927), QUANTIN (1935), LÜDI und ZOLLER (1949), BORNKAMM (1958–61) und KAHNE (1966/67).

Über die Arten und die pflanzensoziologische Gliederung der *Bromus erectus*-Wiesen des Schweizer Jura bestehen die sehr ausführlichen Arbeiten von ZOLLER (1947, 1954a und b). Seine Assoziations-Einteilung wurde in der vorliegenden Arbeit übernommen. Er unterscheidet im Jura bei Basel im wesentlichen zwei Assoziationen: das *Teucrio-Mesobrometum* und das *Colchico-Mesobrometum*. Auf den abgelegenen Hochflächen des Tafeljura kommt zudem noch das *Orchido morionis-Mesobrometum* vor. Eine weitere Assoziation ist das *Dauco-Salvio-Mesobrometum*, das ZOLLER aus floristischen Gründen zum *Mesobromion* zählt, obwohl es gedüngt wird. OBERDORFER (1967) hat eine neue Assoziations-Einteilung vorgeschlagen, auf die aber nicht näher eingegangen werden soll.

In der vorliegenden Arbeit wurden das *Teucrio-Mesobrometum*, und zwar in der *Ophrys-Globularia elongata*-Subassoziation (ZOLLER 1954b), und das *Colchico-Mesobrometum* in der *Aquilegia vulgaris-Crepis praemorsa*-Fazies (Zoller 1954 b) untersucht. Im folgenden werden die beiden Pflanzengesellschaften nur noch durch ihre Assoziationsnamen bezeichnet. In der Regel kommt das *Teucrio-Mesobrometum* an weiten, sonnigen, steil nach Südost bis Südwest geneigten, trockenen Hängen auf Rendzinen vor, das *Colchico-Mesobrometum* hingegen an schattigen, nach Nordost bis Nordwest geneigten Hängen auf frischen Braunerden.

Das *Teucrio-Mesobrometum* ist die ungedüngte Ersatzgesellschaft des *Carici albae-Fagetum*, das *Colchico-Mesobrometum* die des *Fagetum typicum* (MOOR 1962, ZOLLER 1954b).

Die beiden Wiesentypen werden ganz verschieden bewirtschaftet. Die trockenen Trespenrasen dienen meist als Extensivweide; die frischen werden jährlich oder zweijährlich gemäht. Das *Teucrio-Mesobrometum* ist an den Südhängen des Kettenjura noch weit verbreitet, da es wegen der Steilheit und Trockenheit im allgemeinen nicht in Äcker umzuwandeln ist und da die Düngung sich nicht lohnt. Wird es trotzdem schwach gedüngt und beweidet, so entsteht ein leguminosenreicher Trespenrasen. Bei guter Düngung und regelmässiger Mahd geht das *Teucrio-Mesobrometum* in das oben erwähnte *Dauco-Salvio-Mesobrometum* über; bei sehr guter Düngung zum Teil sogar in das trockene *Arrhenatheretum*. Das *Colchico-Mesobrometum* hingegen ist heute nur noch an weit von den Dörfern entfernten, schwer erreichbaren Hängen, meist an Waldrändern zu finden; früher war es viel weiter verbreitet. Der Grund für das Zurückgehen dieser Magerwiesen liegt darin, dass sie einerseits durch Düngung leicht in Glatthaferwiesen (Arrhenathereten) umgewandelt werden können, anderseits bei Umbruch gute Äcker ergeben.

## II. Stickstoff als Standortsfaktor

Die Stickstoffnahrung der Pflanze besteht aus Ammonium- und aus Nitrat-Ionen, die sie aus dem Boden aufnimmt. Diese beiden Ionenarten sind im Boden meist nur in so geringer Menge vorhanden, dass der Stickstofffaktor für das Pflanzenwachstum ein Minimumfaktor und somit ein entscheidender Standortsfaktor ist. Die Rolle des Stickstoffs als Standortsfaktor ist sowohl qualitativ wie quantitativ; denn von der Stickstoffversorgung hängt die Artengarnitur und die Produktivität eines Standortes entscheidend ab.

Die wichtigste Stickstoffquelle am Standort ist die Stickstoffmineralisation. Dies ist die Umwandlung der Eiweisse, welche in abgestorbenen Pflanzen-

teilen enthalten sind, in Ammonium und Nitrat, also in diejenigen Stickstoffverbindungen, die von der Pflanze während der Vegetationsperiode wieder aufgenommen werden (Stickstoff-Kreislauf). Die Stickstoffmineralisation am Standort kann nicht direkt gemessen werden; sie wird seit HESSELMANN (1917) durch den «Brutversuch» ermittelt (siehe S. 35).

Neben der Mineralisation kommt als Stickstoffquelle noch vor allem die Stickstofffixierung in Frage (Knöllchenbakterien der Leguminosen). Eine dauernde Stickstoffquelle sind die Niederschläge, mit denen stets kleine Mengen auf den Boden gelangen. Mancherorts spielt die Einschwemmung eine gewisse Rolle.

Andrerseits kann das Stickstoffkapital eines Standortes auch abnehmen: durch Denitrifikation und durch Ausschwemmung.

## C. Methoden

### I. Vegetationskundliche Methoden

#### *1. Wahl der Aufnahmeflächen und der Probeflächen*

Typische Ausbildung der betreffenden Pflanzengesellschaft, Homogenität der Fläche und relativ gute Erreichbarkeit waren die Gesichtspunkte, nach denen die Flächen ausgewählt wurden. Zudem wurde Wert darauf gelegt, Flächen ganz unterschiedlicher Intensität der Bewirtschaftung zu berücksichtigen.

Die 39 Aufnahmeflächen befinden sich im Solothurner, Berner und Aargauer Jura. Einige Aufnahmen liegen in den Beständen, die ZOLLER (1947, 1954) bearbeitet hat. Sie sind aber mit seinen nicht identisch, da die Flächen nicht genau übereinstimmen und da in der Zwischenzeit die Intensität der Bewirtschaftung der Halbtrockenrasen abgenommen hat.

Die 19 Aufnahmeflächen, wo Bodenuntersuchungen durchgeführt wurden, im folgenden «Probeflächen» genannt, befinden sich in den vier Gebieten:

Gebiet A: Tafeljura zwischen Effingen, Bözen und Elfingen (Kanton Aargau),  
Gebiet B: Nordabhang und Südabhang der Blauenkette südlich von Basel (Kantone Solothurn und Bern),  
Gebiet C: Nordabhang der Fringeli-Kette bei Bärschwil (Kanton Solothurn),  
Gebiet D: Gegend um Liesberg (Kanton Bern) und Kleinlützel (Kanton Solothurn).

#### *2. Aufnahme der Pflanzenbestände und tabellarischer Vergleich*

Die Pflanzenbestände wurden nach der Methode der Schule Zürich-Montpellier (BRAUN-BLANQUET 1964), wie sie in ELLENBERG (1956) beschrieben ist, aufgenommen. Das Symbol «( )» bedeutet, dass die betreffende Art in der Aufnahmefläche selbst fehlt, im

gleichen Bestand im Umkreis von 3 Metern um die Fläche aber vorkommt und somit bei der Vegetationsaufnahme mitberücksichtigt werden muss. Für die Mooschicht wurde nicht, wie für die Krautschicht, der geschätzte maximale Deckungsgrad im Verlauf des Jahres angegeben, sondern der des Aufnahmedatums.

Nach den Erfahrungen von ZOLLER (1954 b) und ELLENBERG (1956) beträgt die Mindestgrösse für Aufnahmen von Mesobrometen 50–100 m<sup>2</sup>.

Aus Zeitmangel war es nicht möglich, jede Fläche mehr als 1–2mal floristisch-soziologisch aufzunehmen. Bei einer erneuten Aufnahme gewisser Flächen dürften sich daher noch einige geringfügige Ergänzungen ergeben.

Die Namen der Blütenpflanzen und der Gefässkryptogamen sind nach BINZ-BECHERER (1961) angegeben, mit Ausnahme einiger kritischer Arten, die nach HESS, LANDOLT und HIRZEL (1967 und im Druck) benannt wurden. Die Moosflora wurde nach DIXON (1954) und nach BERTSCH (1959) bestimmt. Die Namen der Moose und Flechten sind nach BERTSCH (1959 bzw. 1955) angegeben.

Beim tabellarischen Vergleich der Vegetationsaufnahmen wurde nach der in ELLENBERG (1956) beschriebenen Methode vorgegangen.

### *3. Berechnung der mittleren Feuchtezahl (mF) und der mittleren Stickstoffzahl (mN)*

Bevor auf die Berechnung selbst eingetreten werden kann, muss noch kurz erläutert werden, was Feuchte- und Stickstoffzahlen sind.

Jede Pflanzenart gedeiht auf bestimmten Standorten, in bestimmten Pflanzengesellschaften häufiger und besser als in anderen: sie hat dort das «ökologische Optimum». Diesem liegt ein ganz bestimmtes Zusammenwirken von Standortsfaktoren zugrunde. Manche Arten sind einander insofern ähnlich, als sie ähnliche Ansprüche in bezug auf bestimmte Standortsfaktoren besitzen und das ökologische Optimum bei einer ähnlichen «Standortsfaktoren-Konstellation» erreichen. Diese Tatsache ermöglichte es ELLENBERG (1952), die wichtigsten Wiesenpflanzen Mitteleuropas in Gruppen von Arten mit ähnlichem ökologischem Verhalten, in sogenannte «ökologische Artengruppen», einzuteilen, die er dann auf einfache Weise charakterisierte. Nach der Feuchtigkeit des Standortes z.B. traf ELLENBERG (1963, S. 746) eine Einteilung in folgende, durch sogenannte «Feuchtezahlen» (F) charakterisierte Gruppen:

- F1 «vorwiegend auf sehr trockenen Standorten vorkommend, starke Austrocknung des Bodens ertragend, nässeempfindlich»
  - F2 «vorwiegend auf trockenen, zeitweise jedoch gut durchfeuchteten Standorten vorkommend»
- bis zu
- F5 «vorwiegend auf nassen, luftarmen Böden vorkommend»
  - F0 «gegen den Wasser- und Luftgehalt des Bodens ziemlich indifferent».

Für den Stickstofffaktor traf ELLENBERG (1963, S. 746) eine analoge Einteilung in durch sogenannte «Stickstoffzahlen» (N) charakterisierte Gruppen:

N1 «fast nur auf stickstoffarmen, ungedüngten Böden vorkommend»

bis zu

N5 «auf übermäßig stickstoffreichen, überdüngten Böden konkurrenzfähig»

N0 «gegen die Stickstoffversorgung ziemlich indifferent».

Die für die Berechnungen benützten Feuchte- und Stickstoffzahlen der einzelnen Arten stammen aus ELLENBERG (1950, 1963). Mit wenigen Ausnahmen gelten diese insbesondere für die Grünlandpflanzen in Süddeutschland ausgearbeiteten Zahlen auch für die Nordschweiz. Einzelne Arten konnten dank der freundlichen Hilfe von Herrn Prof. Dr. H. ELLENBERG, Göttingen, neu bewertet werden (siehe Tab. 2, S. 40).

Die Berechnungen der mittleren Feuchte- bzw. der mittleren Stickstoffzahl (mF bzw. mN) einer Aufnahme geschah durch Mittelung der Feuchte- respektive Stickstoffzahlen aller vorhandenen (präsenten) Arten. Dies hat zur Folge, dass auch Arten, die nur mit der Artmächtigkeit «+» vorkommen, voll berücksichtigt werden, denn sie sind ja vorhanden. Das gleiche gilt auch für «(+)», denn auch diese Arten wachsen in der gleichen Pflanzengemeinschaft, nur zufällig etwas außerhalb der untersuchten Fläche.

Um die Gesellschaften hinsichtlich der Feuchte- und Stickstoffzahlen zu charakterisieren, wurde nicht von den Stetigkeitsprozenten, sondern von den Einzelbeständen ausgegangen. Durch dieses Vorgehen wird es möglich, die F- und die N-Spanne der Gesellschaften sowie die Häufigkeit der einzelnen mittleren Feuchte- bzw. mittleren Stickstoffzahlen innerhalb einer Gesellschaft graphisch darzustellen (siehe S. 40–44). Der Durchschnitt der mittleren Feuchtezahlen wurde in Anlehnung an F. H. MEYER (1957) mit dmF abgekürzt, der Durchschnitt der mN mit dmN.

## II. Bodenkundliche Methoden

### 1. Bestimmung der reellen und der scheinbaren Dichte

Die reelle Dichte  $\rho_r$ , d.h. die Dichte der festen Bodenteilchen, wurde an zwei Bodenproben aus der Tiefe 0–10 cm des Profils B2 durch Pyknometrieren bestimmt. Da sich die für diese humusreichen Proben ergebenden Werte (2,58 und 2,60 g/cm<sup>3</sup>) nicht stark von der durchschnittlichen reellen Dichte von Mineralböden in der Schweiz (2,61 g/cm<sup>3</sup>, BURGER 1922) unterschieden, wurde auf die Bestimmung der reellen Dichte der weiteren Proben verzichtet. In allen Berechnungen wurde für die reelle Dichte der Wert 2,6 g/cm<sup>3</sup> eingesetzt.

Zur Bestimmung der scheinbaren Dichte  $\rho_a$ , d.h. des Quotienten zwischen Masse der festen Bodenteilchen und Summe der Volumina aller Phasen, wurden mit Burgerzylin dern von 1 Liter in 0–10 cm, im *Colchico-Mesobrometum* auch in 10–20 cm Tiefe, Proben entnommen.

Für beide Messungen wurden Steine, die einen Durchmesser von mehr als 1–2 cm hatten, aus den Proben entfernt.

### 2. Messung der Wasserbindung (Saugspannung)

Die Wasserbindung ist die Kraft, mit der Wasser im ungesättigten Boden festgehalten wird. – Experimentell wird sie dadurch bestimmt, dass man in einer Druckapparatur einen bestimmten Druck auf wassergesättigte Bodenproben einwirken lässt. Dadurch werden sie teilweise entwässert. Das Wasser, das beim betreffenden Druck in den Proben zurückbleibt, wird mit einer Bindung festgehalten, die gleich oder grösser als der angewandte Entwässerungsdruck ist.

Die Proben für diese Messungen wurden mit Aushauern ( $\varnothing$  5,4 cm) in der Tiefe 0–10 cm, beim *Colchico-Mesobrometum* zudem noch in ca. 10–20 cm, entnommen. Der weitere Arbeitsgang für die Bestimmung der Wasserbindung (= Saugspannung) ist in

RICHARD und BEDA (1953) eingehend beschrieben. Die Saugspannungswerte von 0,345 at ( $\approx \frac{1}{3}$  at) wurden mit der «porösen-Platte-Apparatur» nach L. A. RICHARDS, diejenigen von 2 und von 15 at mit der «Druckmembran-Apparatur» ebenfalls nach L. A. RICHARDS bestimmt. Besonders bei der Vorbereitung der Bodenproben für die «Druckmembran-Apparatur» ergaben sich wegen des grossen Skelettgehaltes der Rendzinen Schwierigkeiten. Allzu skelettreiche Proben wurden schon beim Schneiden ausgeschieden, da bei ihnen der für die Messungen nötige gute Kontakt mit der Membran nicht gewährleistet gewesen wäre. Zum Teil wurden auch «gestörte Proben» genommen, d. h. es wurde nur die Feinerde in den Metallring gefüllt. In skelettreichen Böden ist die Feinerde sehr unregelmässig und zusammenhangslos zwischen den Steinen verteilt. Mit einer guten Annäherung an die Feldbedingungen können deshalb Feinerdeproben für die Bestimmung der Saugspannung verwendet werden. Von einem Kontrollboden ist die Beziehung zwischen Wasserbindung und Wassergehalt im voraus bekannt. Von diesem Boden werden bei jeder Wassergehaltsbestimmung an fremden Proben zwei sogenannte Checks mitgenommen, um, auf Grund der für sie erhaltenen Wassergehalte, das technische Funktionieren der Apparatur bei jeder Bestimmung zu überprüfen. Da für jeden Boden pro Druckstufe 6 bis 9 Messwerte erhalten wurden, war es möglich, die Mittelwerte, die Streuung, die Streuung in Prozenten des Mittelwertes und die Standardabweichung des Mittelwertes zu errechnen.

### III. Chemische Methoden

#### 1. Bestimmung der Stickstoffmineralisation und des «theoretischen Gewichts der Volumeneinheit»

##### Prinzip

Die hauptsächlichste Stickstoffquelle der Pflanzen sind das Ammonium und das Nitrat, die durch die *Stickstoffmineralisation* im Boden entstehen. Die Stickstoffmineralisation ist die von Bakterien bewirkte Umwandlung der organischen Stickstoffverbindungen (vor allem Eiweisse), die in totem pflanzlichem und tierischem Material enthalten sind, in die «mineralischen», d. h. anorganischen Stickstoffverbindungen Ammonium und Nitrat.

Der momentane Ammonium- und Nitratgehalt des Bodens stellt kein Mass für die den Pflanzen zur Verfügung stehende Menge dieser Ionen dar; denn die bei der Mineralisation anfallenden Ammonium- bzw. Nitrationen «werden von den Wurzeln grossenteils bereits im Augenblick absorbiert, in dem sie von den Bakterien produziert werden» (ELLENBERG 1964). Die Menge der bei der Mineralisation anfallenden Stickstoffverbindungen kann nur experimentell, im sogenannten Brutversuch (HESSELMANN 1917, ZÖTTL 1958), bestimmt werden. Dazu werden Proben des betreffenden Bodens durch Sieben von allen lebenden Wurzeln befreit und dann eine gewisse Zeit lang (z. B. 6 Wochen) bei Bedingungen, die für die Bodenbakterien günstig sind, im Laboratorium inkubiert. In dieser Zeit mineralisieren die Bakterien die im toten pflanzlichen und tierischen Material enthaltenen organischen Stickstoffverbindungen. Ammonium und Nitrat akkumulieren sich dabei in der Bodenprobe, weil sie nicht von Wurzeln absorbiert werden. Die Differenz zwischen dem Gehalt an Ammonium und Nitrat am Anfang der 6 Wochen und dem Gehalt am Ende wird *Stickstoffakkumulation* genannt. Die Summe der im Verlauf des Jahres gemessenen Akkumulationswerte stellt ein ungefähres Mass für die Stickstoffmenge dar, die den Pflanzen im betreffenden Boden zur Verfügung gestanden hätte. Diese Summe wird *Jahresangebot an mineralischem Stickstoff* genannt.

Um den Verhältnissen am Standort näherzukommen und sie somit besser abschätzen zu können, können die gesiebten Bodenproben statt den künstlichen Bedingungen im Laboratorium den natürlichen Bedingungen am Standort ausgesetzt werden.

## Technische Durchführung

Zufällig auf einen Streifen von 1 m Breite um die Probefläche verteilt, wurden jeweils 12 kleine Bodenproben gestochen. Von diesen Proben wurde nur der Teil zwischen 2,5 und 7,5 cm (ab Frühling 1966 zwischen 1,5 und 6,5 cm) weiter verwendet. Die so erhaltene Bodenmenge wurde durch ein 4-mm-Sieb gesiebt\* und dann gründlich gemischt. Je 140 ml dieser Mischprobe wurden in zwei Plastikbecher gefüllt, die mit gut, aber nicht luftdicht schliessenden Deckeln versehen wurden. Die Becher hatten ein Volumen von 220 ml; unten waren sie mit drei Löchern versehen, damit allenfalls eingedrungenes Wasser abfliessen konnte. Die gefüllten Becher wurden derart am Rand der Probefläche eingegraben, dass der Deckel mit etwa 1 cm Erde und der Grasnarbe bedeckt war. Dabei musste darauf geachtet werden, dass zwischen Becher und Boden ein guter Kontakt bestand. Auf diese Weise war die Bodenprobe den gleichen Temperaturbedingungen ausgesetzt wie der gewachsene Boden des Standortes. Nach 6 Wochen wurden diese «Freilandproben» auf ihren Wasser-, Ammonium- und Nitratgehalt untersucht.

Ungleich 1,5 kg der oben erwähnten Mischprobe wurden ins Institut mitgenommen. An einem Teil davon wurden folgende Messungen durchgeführt: Wasser-, Ammonium- und Nitratgehalt, pH. Ungefähr 500 ml der Mischprobe wurden in ein 750-ml-Glas gefüllt, das, um das Austrocknen der Bodenprobe zu verhindern, mit schwach angefeuchter Watte bedeckt wurde. Die so vorbereitete «Feuchtkammerprobe» wurde sodann in eine dunkle Feuchtkammer gestellt. Nach 6 Wochen wurde das Gewicht und das Volumen der zusammengesunkenen Bodenprobe bestimmt. Der Quotient zwischen diesen beiden Messwerten wird «theoretisches Gewicht der Volumeneinheit» genannt (RUNGE 1965). Diese Größe ist nicht gleich der reellen und auch nicht gleich der scheinbaren Dichte (siehe S. 34) des Bodens; sie ist die Dichte der Bodenprobe nach 6wöchiger Lagerung. Diese Größe ermöglicht, die auf die Gewichtseinheit oder 100 g bezogenen Gehalte an Ammonium- oder Nitratstickstoff auf die Gehalte der Volumeneinheit umzurechnen. Nur auf die Volumeneinheit bezogene Werte geben Aufschluss über das Angebot an mineralischem Stickstoff im Wurzelraum.

Nach der Gewichts- und Volumenbestimmung wurde der zusammengesunkene Boden der Feuchtkammerprobe gut gemischt und auf Ammonium und Nitrat analysiert.

Die Differenz zwischen dem Ammonium- bzw. Nitratgehalt in der am Anfang der 6 Wochen analysierten Mischprobe und dem Gehalt in der 6 Wochen am Standort vergrabenen Freilandprobe ergibt die Stickstoffakkumulation unter Freilandbedingungen. Analog erhält man die Stickstoffakkumulation (in 6 Wochen) unter Feuchtkammerbedingungen. Da der Ammonium- und Nitratgehalt in der Mischprobe am Anfang der 6 Wochen erwartungsgemäß so gut wie immer Null war, wurde 1966 auf die Gehaltsbestimmungen in diesen Proben verzichtet und der Gehalt am Ende der 6 Wochen gleich der Stickstoffakkumulation in dieser Zeitspanne gesetzt.

Das Jahresangebot an mineralischem Stickstoff wurde durch Summierung der einzelnen 6-Wochen-Akkumulationswerte berechnet.

---

\* Der feuchte und lehmige Boden des *Colchico-Mesobrometum* konnte nicht gesiebt, sondern musste durch das Sieb gedrückt werden, was ein starkes Verdichten und Verkleben bewirkte. RUNGE (1965) hat gezeigt, dass diese Strukturveränderungen eine Verminderung der Stickstoffmineralisation um 10 % verursachen. Bei den Probe-Entnahmen im Frühling 1966 wurden daher die lehmigen Böden nicht mehr gesiebt, sondern so gut wie möglich zerkleinert und von den Wurzeln befreit.

## *2. Stickstoff-Analysen*

Die Ammonium- und die Nitrat-Analysen wurden mit einer 10 oder 20 g ofentrocknetem Boden entsprechenden Menge der betreffenden Bodenprobe durchgeführt. Zur Ammonium-Analyse diente die Mikrodiffusions-Methode nach CONVAY (1962), zur Nitrat-Analyse die 2,4-Xylenol-Methode (SCHARRER und SEIBEL 1956), die beide kolorimetrisch arbeiten. Die Absorption wurde mit einem Spektralphotometer gemessen (Beckmann, Modell B). Die meisten Analysen wurden doppelt ausgeführt.

Nach Mitteilung von Herrn Forstinspektor A. ANTONIETTI, Bern, können mit diesen Analysenmethoden nur Gehalte, die grösser als umgerechnet 2 mg Ammonium- bzw. Nitrat-Stickstoff/Liter Boden sind, genau gemessen werden. Bei geringeren Gehalten weichen die einzelnen Messwerte oft mehr als 100% (des Mittelwertes) vom Mittelwert aus 3–5 Bestimmungen ab. Eine einzige Bestimmung oder auch 2 Bestimmungen können daher bei geringen Gehalten keine genauen Zahlenwerte liefern; sie sagen lediglich aus, dass der Gehalt kleiner als der oben erwähnte Grenzwert ist.

## *3. Messung des pH-Wertes*

Von der Mischprobe, die zur Bestimmung der Stickstoffmineralisation entnommen worden war, wurden je ca. 50 g in zwei Plastikbecher gefüllt und mit destilliertem Wasser zu einem dickflüssigen, homogenen Brei angerührt. Nach 5 Stunden wurde der Brei kräftig aufgerührt und der pH-Wert mit einer Glaselektrode gemessen (Gerät: Batterie-pH-Meter Metrohm, Typ E 280).

# **D. Ergebnisse**

## I. Vegetationsgliederung

### *1. Vegetationstabelle*

Da die floristische Zusammensetzung des *Teucrio-Mesobrometum* und des *Colchico-Mesobrometum* von ZOLLER (1947, 1954a, b) schon eingehend untersucht worden ist, kann hier die Analyse der Vegetationstabelle (Tab. 1b im Anhang) kurz gefasst werden. In dieser Tabelle sind die Aufnahmen so angeordnet, dass von links nach rechts die Anzahl der Differentialarten des *Teucrio-Mesobrometum* pro Aufnahme abnimmt, während die Anzahl der Differentialarten des *Colchico-Mesobrometum* in der gleichen Richtung zunimmt. Was die Analyse dieser Tabelle betrifft, so genügt es, darauf hinzuweisen, dass die beiden Assoziationen einerseits eine ganze Reihe von sogenannten «Magerkeitszeigern» wie *Bromus erectus*, *Briza media*, *Koeleria cristata*, *Brachypodium pinnatum*, *Anthyllis vulneraria*, *Thymus pulegioides* und auch viele

andere Arten gemeinsam haben und dass sie sich anderseits durch eine grosse Anzahl von Differentialarten leicht voneinander trennen lassen. Differentialarten des *Teucrio-Mesobrometum* sind z.B. die «Trockenheitszeiger» *Teucrium chamaedrys*, *T. montanum* und *Asperula cynanchica* wie auch *Prunella grandiflora*, *Pimpinella saxifraga*, *Potentilla verna*, *Aster amellus* und noch viele weitere Arten, worunter auch einige Moose. Differentialarten des *Colchico-Mesobrometum* sind z.B. *Colchicum autumnale*, *Prunella vulgaris*, *Veronica chamaedrys*, einige Düngewiesenpflanzen wie *Holcus lanatus*, *Heracleum sphondylium*, *Rumex acetosa* und *Arrhenatherum elatius*, der «Feuchtigkeitszeiger» *Succisa pratensis* und aus der Gruppe der Moose *Rhytidadelphus squarrosus* und *Hylocomium splendens*.

In beiden untersuchten Assoziationen findet sich auch eine ganze Anzahl Waldpflanzen wie *Phyteuma spicatum*, *Anemone nemorosa*, *Hypericum montanum* und einige Moose, die wegen der Nähe des Waldes und der schwachen Konkurrenzierung durch andere Arten in diesen Grünlandgesellschaften gedeihen. Aus diesem letzten Grund gedeiht auch eine beträchtliche Anzahl sonst seltener Pflanzen sowohl im *Teucrio-Mesobrometum* wie im *Colchico-Mesobrometum*. Zu diesen Arten gehören einige *Orchidaceae*, *Gentianaceae*, *Crepis praemorsa* und andere.

Wie aus der Vegetationstabelle (Tab. 1 b) ersichtlich ist, kann durch die Differentialarten *Luzula pilosa*, *Stellaria graminea* und *Valeriana dioeca* eine feuchtere Variante vom übrigen *Colchico-Mesobrometum* abgetrennt werden. Einige «Trockenheits-» und «Wärmezeiger» wie *Koeleria cristata*, *Hieracium pilosella* und *Festuca ovina* s.l. sind in dieser Variante nur schwach oder gar nicht vertreten. Solche Bestände wurden nur am Nordabhang der Fringeli-Kette bei Bärschwil gefunden.

Viele Halbtrockenrasen werden heute nur noch sehr extensiv oder gar nicht mehr genutzt, was das Aufkommen vieler Sträucher und Bäume zur Folge hat, welche aber in Tab. 1b nicht berücksichtigt wurden.

## 2. Feuchte- und Stickstoffzahlen einiger noch nicht bewerteter Arten

Zahlreiche Begehungen von Halbtrockenrasen des Jura und von echten Trockenrasen der Oberrheinischen Tiefebene wie auch die Analyse der Vegetationstabellen von ZOLLER (1947 und 1954) ermöglichen es, das ökologische Verhalten einiger zum Teil seltener und in ELLENBERG (1963, Tab. 112) nicht aufgeführter Arten kennenzulernen. Nach Rücksprache mit Herrn Prof. Dr. H. ELLENBERG, Göttingen, wurden diese Arten in die ökologischen Gruppen, die er 1963 festgelegt hat, eingeteilt (siehe auch S. 33).

Tab.1a. Geographische Lage der Aufnahmeflächen und der Probeflächen.

<i>Teucrio-Mesobrometum</i>				<i>Colchico-Mesobrometum</i>			
Lautenende Probefläche Nummer	Gemeinde (Kanton)	Furname	Koordinaten	Lautenende Probefläche Nummer	Gemeinde (Kanton)	Furname	Koordinaten
1 D1	Kleinlützel (SO)	599.27/252.90	20	Hofstetten (SO)	Balmisried	603.10/256.32	
2 B4	Blauen (BE)	westl. Hinterhärd	21	Hofstetten (SO)	602.33/257.48		
3 B2	Blauen (BE)	oberhalb Stelli	22	Kleinlützel (SO)	599.91/251.40		
4 D2	Liesberg (BE)	unterhalb Tannig	23	Hofstetten (SO)	605.57/256.65		
5 B1	Blauen (BE)	vorem Berg	24	Ziehen (AG)	650.20/257.43		
6	Dittingen (BE)	oberh. Hüslimatt	25	Dittingen (BE)	604.65/253.88		
7	Liesberg (BE)	Liesbergweid	26	Metzerlen (SO)	Uf Ried	601.70/256.49	
8 D7	Liesberg (BE)	Räschberg	27	Burg (BE)	Bergmatten	599.76/255.83	
9	Metzerlen (SO)	unterh. Usserholz	28	Hofstetten (SO)	Vorholten	604.10/257.23	
10 D4	Liesberg (BE)	Erhollen	29	A4	Elflingen (AG)	650.62/261.73	
11 A2	Bözen (AG)	Nätteberg	30	D5	Liesberg (BE)	598.00/250.75	
12	Soyhières (BE)	oberh. La Grosse Fin	31	Soyhières (BE)	südl. La Grosse Fin	596.49/249.24	
13	Blauen (BE)	Räben	32	A3	Elflingen (AG)	650.70/261.69	
14 B3	Blauen (BE)	oberh. Räben	33	B7	Metzerlen (SO)	601.63/256.44	
15	Röschenz (BE)		34	B6	Hofstetten (SO)	604.53/257.24	
16	Nenzlingen (BE)	Stelli	35	B5	Hofstetten (SO)	604.37/257.07	
17 A1	Bözen (AG)	Nätteberg, Ost	36	Bärschwil (SO)	Gipsmatt	603.20/247.20	
18	Blauen (BE)	Stelli	37	C1	Bärschwil (SO)	602.95/247.45	
19	Blauen (BE)	Räben	38	C3	Bärschwil (SO)	602.03/247.12	
			39	C2	Bärschwil (SO)	603.02/247.15	

Tab. 2. Ökologisches Verhalten einiger in Tabelle 112 in ELLENBERG (1963) nicht enthaltener Arten (w = Wechselfeuchtigkeit anzeigen).

F	N	Art	F	N	Art
2,5	2	<i>Anacamptis pyramidalis</i>	2	2	<i>Gentiana cruciata</i>
2	1	<i>Aster amellus</i>	1	1	<i>Linum tenuifolium</i>
0	2	<i>Blackstonia perfoliata</i>	2 w	2	<i>Peucedanum cervaria</i>
2 w	2	<i>Buphthalmum salicifolium</i>	2,5 w	2	<i>Ranunculus nemorosus</i>
2	1	<i>Bupleurum falcatum</i>	3,5 w	2	<i>Tetragonolobus maritimus</i>
0	2	<i>Centaurium umbellatum</i>	1	1	<i>Veronica prostrata</i>
2,5	2	<i>Coronilla varia</i>	2	2	<i>Vincetoxicum officinale</i>
2	2	<i>Hypericum montanum</i>			

Ausserdem wurde festgestellt, dass die in ELLENBERG (1963) für *Carex flacca* und für *Hypericum perforatum* angegebenen Feuchte- und Stickstoffzahlen das ökologische Verhalten dieser beiden Arten im Untersuchungsgebiet nicht richtig charakterisieren.

*Carex flacca* kommt nämlich auch im trockenen *Teucrio-Mesobrometum* mit grosser Stetigkeit vor und bildet dort auch Samen. Nach der Literatur kommt sie zudem häufig auf feuchten bis frischen Standorten vor, denn ihre Feuchtezahl wird mit 3,5 angegeben. Besser wäre also eine Zuteilung zur Gruppe der Indifferenten mit F = 0.

*Hypericum perforatum* kommt im Untersuchungsgebiet vor allem auf trockenen, mit Stickstoff schlecht bis mässig versorgten Standorten häufig vor, wo es auch Samen bildet. Die Feuchtezahl 3 ist also zu hoch und wird besser durch 2 oder 2,5 ersetzt; genau dasselbe gilt auch für die Stickstoffzahl.

Beide Arten sind formenreich; darum ist es verständlich, dass sich Unklarheiten bei der Einordnung dieser Arten in die ökologischen Gruppen ergeben. Bei formenreichen Arten gelten die Gruppenwerte nämlich nur für bestimmte Ökotypen.

### 3. Ökologische Charakterisierung von Halbtrockenrasen und anderen Wiesengesellschaften mit Feuchte- und mit Stickstoffzahlen

#### a. Häufigkeitsverteilungen der mittleren Feuchte- und der mittleren Stickstoffzahlen

Nach der auf Seite 34 beschriebenen Methode wurden von je 8–12 beliebigen, aber nicht artenarmen Aufnahmen einer Pflanzengesellschaft die mittleren Feuchtezahlen (mF) und die mittleren Stickstoffzahlen (mN) berechnet. Dies

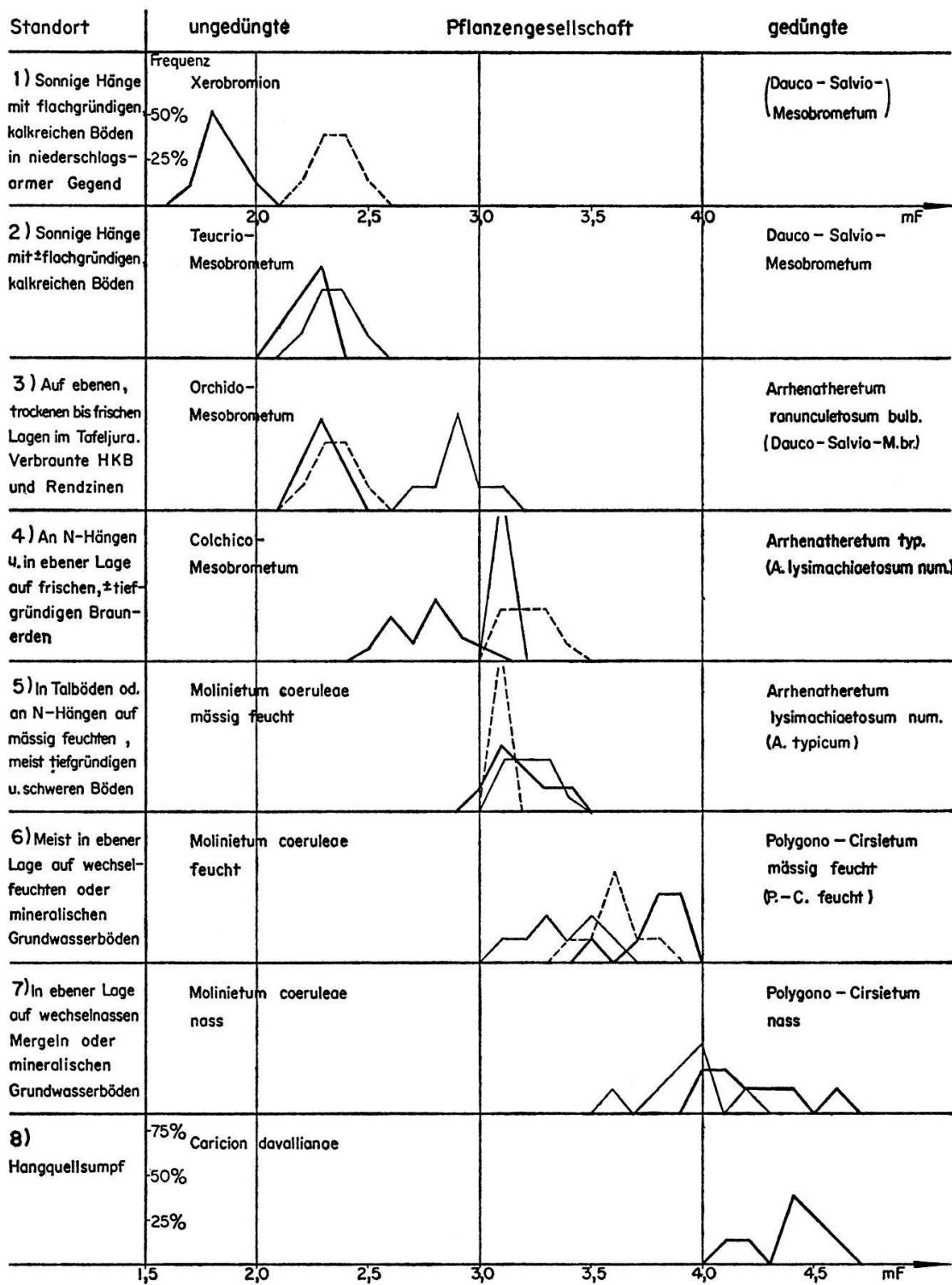
geschah mit insgesamt 150 Aufnahmen von 8 ungedüngten und 7 gedüngten Wiesengesellschaften der collinen und der submontanen Höhenstufe in der Nordschweiz und im Elsass auf Böden mittleren Basengehaltes. Die einzelnen Aufnahmen stammen aus Tabellen in ISSLER (1927–1932), KOCH (1926), MOOR (1962), SCHNEIDER (1954) und WILLIAMS (im Druck), von Herrn Prof. Dr. H. ZOLLER, Basel (Originalaufnahmen seiner Publikationen von 1954), und von Herrn Dr. F. KLOTZLI, Zürich, sowie aus der vorliegenden Vegetations-tabelle (Tab. 1b, im Anhang).

Einige Pflanzengesellschaften der Abb. 1–3 sind in den letzten Jahren neu gefasst worden und haben andere Namen erhalten (vgl. OBERDORFER 1967, SCHREIBER 1962, KLOTZLI, im Druck), worauf aber hier nicht näher eingegangen werden soll.

In Abb. 1 sind die ungedüngten und die gedüngten Wiesengesellschaften von oben nach unten in einer ökologischen Reihe nach steigendem Wasserfaktor angeordnet. Die Abszisse stellt die Feuchtezahl dar. In der Ordinatenrichtung ist aufgetragen, bei wieviel Prozent aller in einer Gesellschaft berechneten mittleren Feuchtezahlen sich der betreffende Abszissenwert, also die betreffende Feuchtezahl, ergab. Abb. 1 zeigt also in Prozent die Frequenzen oder mit anderen Worten die Häufigkeitsverteilung der mittleren Feuchtezahlen innerhalb einer Pflanzengesellschaft, und dies für alle dargestellten Gesellschaften. Die Häufigkeitsverteilung der mF des ungedüngten Wiesentyps und die des ihm standörtlich entsprechenden gedüngten sind in Abb. 1 im gleichen Feld eingezeichnet. Einzelne gedüngte Gesellschaften sind zwei- oder dreimal dargestellt, weil sie je nach der Stärke der Düngung, der Exposition und anderen Standortsfaktoren aus verschiedenen ungedüngten Gesellschaften hervorgehen können. So kann z. B. angenommen werden, dass das *Arrhenatheretum typicum* durch gute Düngung und regelmässigen Schnitt entstehen kann: an einem Nordhang aus dem *Colchico-Mesobrometum*, an einem Südhang hingegen aus dem mässig feuchten *Molinietum coeruleae*.

In Abb. 2 sind die Häufigkeitsverteilungen der mittleren Stickstoffzahlen (mN) von ungedüngten und von gedüngten Wiesengesellschaften in gleicher Weise dargestellt wie die der mittleren Feuchtezahlen in Abb. 1.

Abb. 1 zeigt deutlich, dass mit den 8 ungedüngten Pflanzengesellschaften in bezug auf den Wasserfaktor alle Standorte von dem des *Xerobromion* bis zu dem des *Caricion davalliana*e in regelmässiger Abstufung erfasst werden. Obwohl die zwei genannten Gesellschaften Verbände sind, werden sie durch die mittleren Feuchtezahlen genau so gut charakterisiert wie die Gesellschaften niederer Rangordnung, die den Übergang zwischen ihnen bilden. Dies bestätigt die Erfahrung, dass die Extrem-Standorte leichter zu charakterisieren sind als die Übergänge zwischen ihnen.

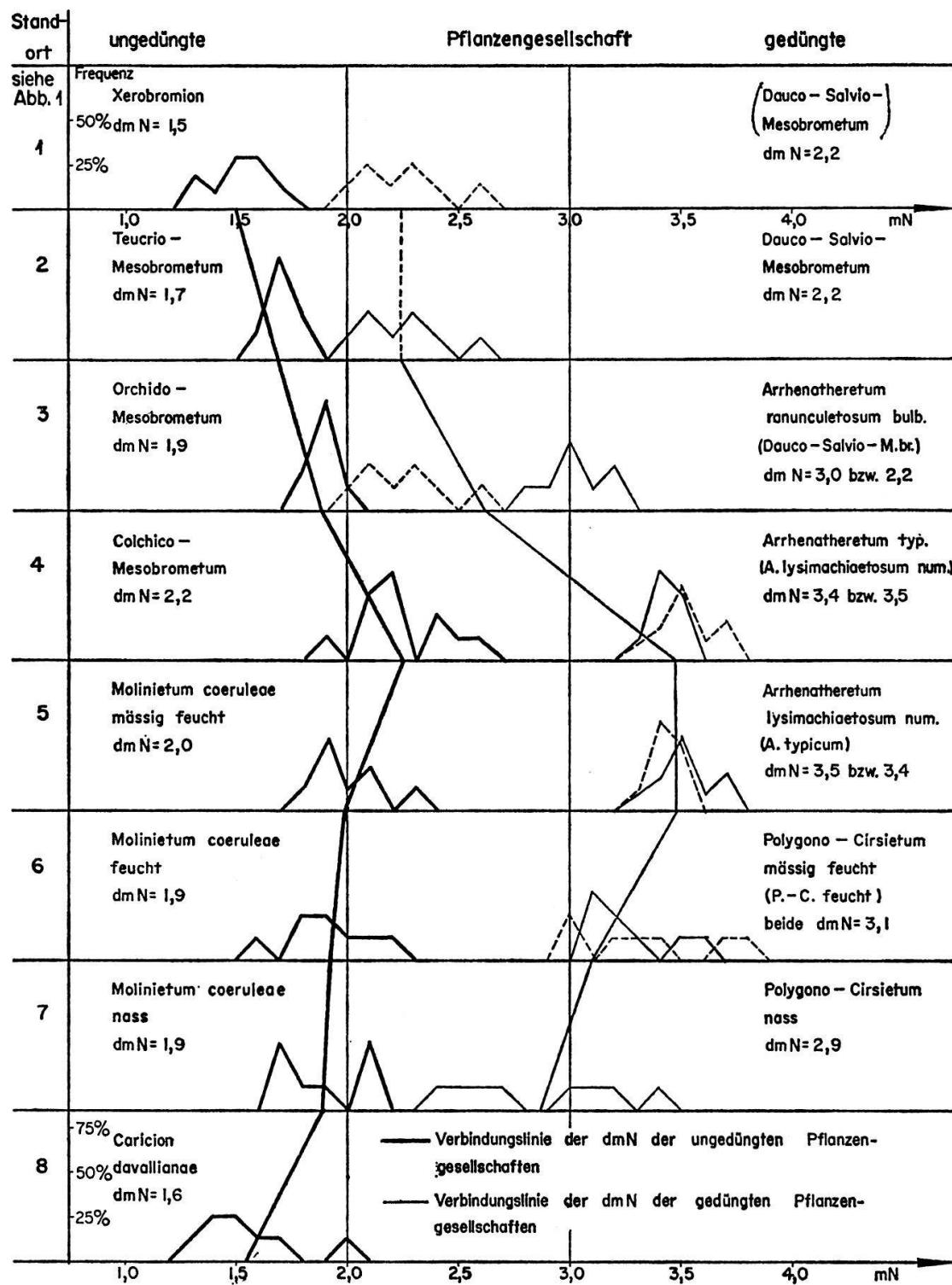


daraus meist entstehende gedüngte Pflanzenges.

ungedüngte Pflanzengesellschaft

(daraus selten entstehende gedüngte Pflanzenges.)

Abb. I. Häufigkeitsverteilungen der mittleren Feuchtezahlen (mF) bei 8 ungedüngten und bei den ihnen standörtlich entsprechenden gedüngten Pflanzengesellschaften.



■ daraus meist entstehende gedüngte Pflanzenges.

■ ungedüngte Pflanzengesellschaft

■ (daraus selten entstehende gedüngte Pflanzenges.)

Abb. 2. Häufigkeitsverteilungen der mittleren Stickstoffzahlen (mN) bei 8 ungedüngten und bei den ihnen standörtlich entsprechenden gedüngten Pflanzengesellschaften, sowie die Durchschnitte der mittleren Stickstoffzahlen (dmN).

Auffallend ist, wie gut die Wiesengesellschaften schon durch die mittleren F- und mittleren N-Zahlen von nur 8–12 Einzelbeständen gekennzeichnet werden (Abb. 1 und 2). In den Abbildungen entspricht jeder Gesellschaft ein Bereich, der kleiner als 0,6 F bzw. 0,8 N ist. Einzig der 1,0 N breite Bereich des nassen *Polygono-Cirsietum* bildet eine Ausnahme, die man sich so erklären muss, dass WILLIAMS (im Druck), von dem die Werte stammen, in seiner Tabelle Aufnahmen aus verschiedenen Gebieten und von mehreren Fazies zusammengestellt hat. Die Pflanzengesellschaft mit dem engsten Bereich ist das *Arrhenatheretum typicum* (aus SCHNEIDER 1954): alle 8 Aufnahmen haben die mittlere Feuchtezahl 3,1; die mittleren Stickstoffzahlen liegen zwischen 3,3 und 3,5.

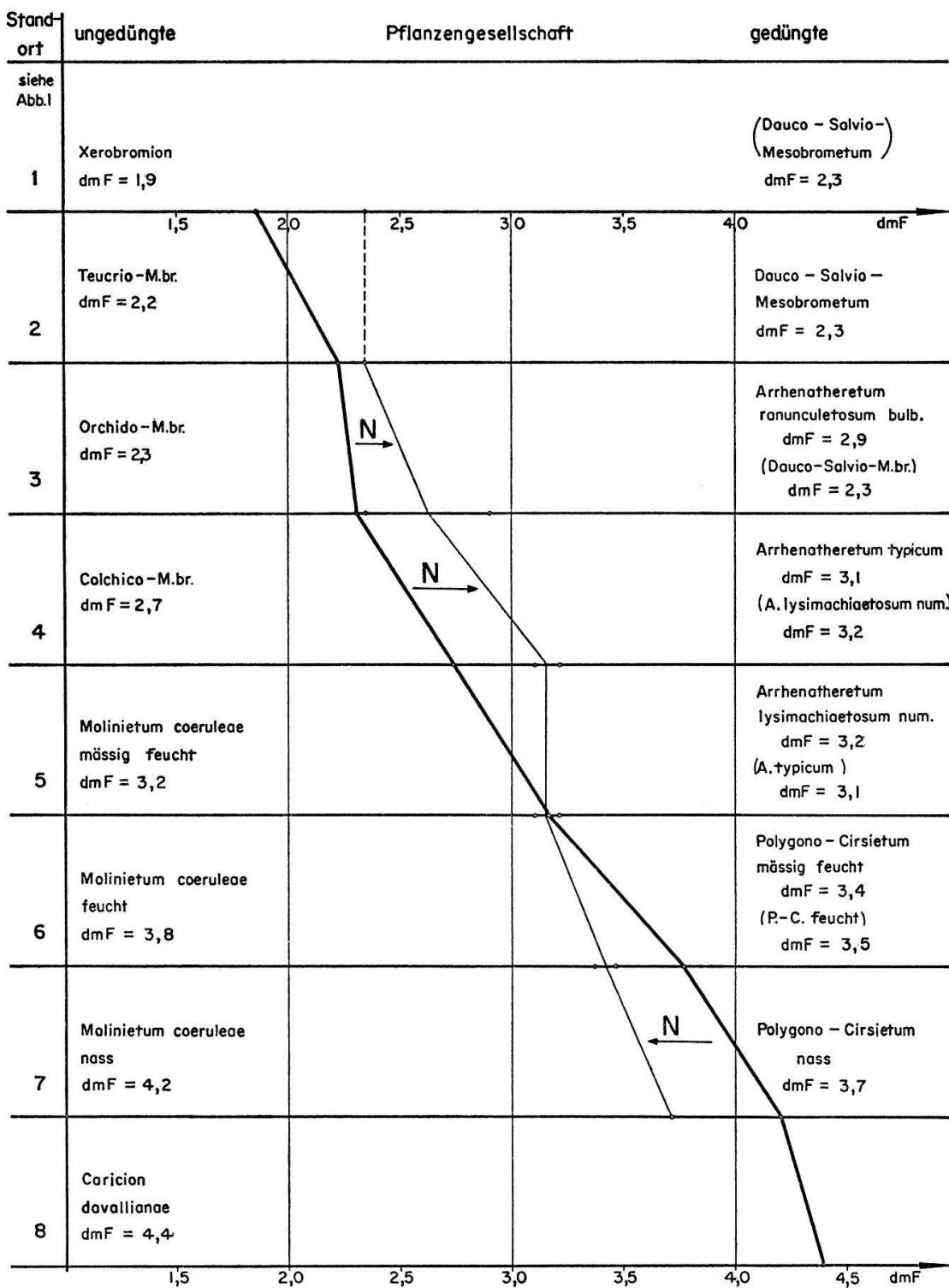
Wie zu erwarten war, sind die Bereiche in Abb. 2 breiter als in Abb. 1, denn beim gleichen, durch Zeigerpflanzen gut erfassbaren Feuchtigkeitsgrad können Einzelbestände recht unterschiedlicher Nährstoffversorgung auftreten, besonders bei den Düngewiesen.

Die Überlappungen zwischen den Häufigkeitsverteilungen der mittleren Feuchtezahlen der ungedüngten Pflanzengesellschaften sind im allgemeinen gering; die Überlappungen zwischen den Häufigkeitsverteilungen der mittleren Stickstoffzahlen sind hingegen gross. Dies deutet darauf hin, dass der Wasserfaktor und nicht der Stickstofffaktor für die Ausbildung der verschiedenen ungedüngten Wiesengesellschaften entscheidend ist.

Bemerkenswert ist, dass das gleiche, wenn auch weniger ausgeprägt, auch für die gedüngten Wiesengesellschaften zutrifft (vgl. auch SCHREIBER 1962).

## b. Durchschnitte der mittleren Feuchte- und der mittleren Stickstoffzahlen

In Abb. 3 sind die Pflanzengesellschaften gleich angeordnet wie in den Abb. 1 und 2; dabei verbindet die dicke Linie die Durchschnitte der mittleren Feuchtezahlen ( $dmF$ , siehe S. 34) der ungedüngten Pflanzengesellschaften, die dünne Linie die Durchschnitte der mittleren F-Zahlen der gedüngten. Die beiden Kurven weichen voneinander ab, ausser beim mässig feuchten *Molinietum*, dessen Durchschnitt der mittleren Feuchtezahlen gleich dem der standörtlich entsprechenden gedüngten Gesellschaften ist. Die Abweichungen besagen, dass bei Düngung von Pflanzengesellschaften trockener Standorte eine Erhöhung der Durchschnitte der mittleren Feuchtezahlen, also ein Feuchterwerden eintritt; bei Düngung von Pflanzengesellschaften nasser Standorte tritt jedoch eine Erniedrigung, also ein Trockenerwerden ein. Wie kann nun dieses merkwürdige Ergebnis verstanden werden – denn eine wirkliche Veränderung der Feuchtigkeitsverhältnisse wird durch die Düngung ja nicht bewirkt! Als erstes kann eingewendet werden, die Abweichungen seien



— Verbindungsline der dmF der ungedüngten Pflanzengesellschaften  
— Verbindungsline der dmF der gedüngten Pflanzengesellschaften

Abb. 3. Durchschnitte der mittleren Feuchtezahlen (dmF) der 8 ungedüngten und der ihnen standörtlich entsprechenden gedüngten Pflanzengesellschaften, die in Abb. I dargestellt sind.

zufällig. Dem spricht aber entgegen, dass systematisch bei den Gesellschaften trockener Standorte eine Erhöhung der Durchschnitte der mittleren F-Zahlen eintritt, bei denen nasser Standorte hingegen eine Erniedrigung. Weiter kann eingewendet werden, dass die Standorte der gedüngten Gesellschaften denen der ungedüngten nicht genau entsprechen. Aus Tab. 3 geht aber hervor, dass auch auf einander standörtlich genau entsprechenden Flächen die oben erwähnten Verschiebungen der Durchschnitte der mittleren F-Zahlen eintreten (siehe auch FINCKH 1954).

Tab. 3. Mittlere Feuchte- und mittlere Stickstoffzahlen von einander standörtlich genau entsprechenden ungedüngten und gedüngten Wiesenbeständen.

Pflanzengesellschaft	Ungedüngt		Gedüngt			Aufnahmen
	mN	mF	mF	mN	Pflanzengesellschaft	
<i>Seslerio-Brometum</i>	1,4	2,0 < 2,5	2,4	<i>Festuco-Cynosuretum</i>		a
<i>Mesobrometum</i>	2,1	2,2 < 2,9	3,6	<i>Salvio-Arrhenatheretum</i>		b
<i>Mesobrometum</i>	2,2	2,6 ≤ 2,8	2,8	<i>Arrhenatheretum</i>		c
<i>Colchico-Mesobrometum</i>	2,0	2,7 ≈ 2,8	2,7	gegen <i>Arrhenatheretum</i>		d
<i>Saturejo-Molinietum litoralis</i>	2,1	3,2 ≈ 3,4	3,5	<i>Arrhenatheretum typicum</i>		e
<i>Schoenetum ferruginei</i>	2,2	4,1 > 3,8	2,5	<i>Polygono-Cirsietum</i>		f
Kleinseggenumpf mit Binsen	2,6	4,1 > 3,8	2,8	gegen <i>Polygono-Cirsietum</i>		g

Aufnahmen: a, c, g aus KLAPP (1965), S. 84, 155, 86; b aus ELLENBERG (1952), S. 95, 96; d ist Nr. 3 in ZOLLER (1947), S. 56–62, bzw. Nr. 1 in ZOLLER (1954 b), S. 197, 198; e aus Tab. 21 in KLOTZLI (im Druck); f aus FINCKH (1954), S. 31 (ohne Einsaat alle 3 Versuchsjahre bzw. NPK + St. beide Versuchsjahre).

Es soll nun versucht werden, die durch Düngung bewirkten Verschiebungen der Durchschnitte der mittleren Feuchtezahlen ökologisch zu verstehen. Dabei müssen zwei ganz verschiedene Blickwinkel eingenommen werden.

Viele «nitrophile» Arten sind zugleich auch «mesophil», d.h. sie besitzen ihr ökologisches Optimum auf frischen bis mäßig feuchten Standorten und haben also Feuchtezahlen zwischen 2,5 und 3,5. Wenn nun solche Arten, wegen der Düngung und der damit meist verbundenen intensiveren Bewirtschaftung, die gewisse Konkurrenten ausschalten, auch auf trockenen Standorten (meist nicht optimal) gedeihen können, so gibt dies bei den Durchschnitten der mittleren Feuchtezahlen den Anschein, der Standort sei feuchter geworden. Entsprechendes, aber im umgekehrten Sinn, gilt auch für die nassen Standorte.

Andrerseits gibt es auch eine ganze Reihe von messbaren Wirkungen der Stickstoffdüngung, die es einer mesophytischen Pflanzengesellschaft ermöglichen, auf xerischen Standorten zu gedeihen. Es sind dies: die Verminderung

der Transpirationskoeffizienten durch die bessere Ernährung (WALTER 1962b, S.187); das Aufkommen von Arten mit tiefreichendem, intensivem Wurzelwerk (ELLENBERG 1952), die also Wasser auch aus tieferen Bodenschichten aufnehmen können; die Steigerung der wasserhaltenden Kraft des Bodens, an der die Verbesserung der Lebensbedingungen für den Regenwurm mitwirkt (ELLENBERG 1952); der Schutz vor Aushagerung (ELLENBERG 1952) und die Verminderung der «unproduktiven» Evaporation (KLAPP 1965) des Bodens, weil sich ein milderes Bestandesklima ausbildet.

Auf der feuchten Seite bewirkt die Stickstoffdüngung eine Reihe von Veränderungen, die es einer mesophytischen Pflanzengesellschaft ermöglichen, auf nassen, also sauerstoffarmen Standorten zu gedeihen. Das bei Düngung entstehende *Polygono-Cirsietum* mit seinen grossblättrigen und intensiv wurzelnden Pflanzen entzieht dem Boden mehr Wasser und transpiriert mehr und während einer längeren Zeit des Jahres als das sich erst gegen den Herbst hin richtig entwickelnde *Molinietum* oder das niedere *Caricion davallianae*. Dies bewirkt ein Trockenerwerden der obersten Bodenschicht oder sogar eine Senkung des Grundwasserspiegels (FINCK 1954): «biologische Entwässerung» (KLAPP 1965). Durch die bessere Nährstoffversorgung wird sicher auch die Tätigkeit der Bodenmikroflora aktiviert, was eine Verbesserung der Bodenstruktur und somit eine bessere Sauerstoffversorgung zur Folge hat.

Zusammenfassend kann man sagen, dass Abb.3 die beiden in ELLENBERG (1963, S. 738) ausgesprochenen, so paradox klingenden Sätze:

«Stickstoff ersetzt Wasser»  
«Stickstoff ersetzt Sauerstoff»

gut veranschaulicht.

Die Durchschnitte der mittleren Stickstoffzahlen (dmN), der ungedüngten und der gedüngten Pflanzengesellschaften sind schon in Abb. 2 eingezeichnet worden. Es geht aus dieser Abbildung hervor, dass die Düngung eine Erhöhung der Durchschnitte der mittleren N-Zahlen um 1–1,5 Einheiten bewirkt. Die stärksten Erhöhungen sind bei den *Arrhenatherion*-Wiesen, weil sie am intensivsten gedüngt werden. Bei ihnen lohnt sich nämlich das Düngen für den Bauern am meisten, da bei *Arrhenatherum* durch eine normale Düngergabe eine Verfüffachung des Trockensubstanzertrages erreicht werden kann (vgl. Abb.394 in ELLENBERG 1963), was bei den meisten anderen Wiesengräsern nicht der Fall ist. Die Kurven in Abb.2 zeigen ausserdem, dass sich die gedüngten Wiesengesellschaften in ihren Durchschnittswerten voneinander unterscheiden: sie werden eben, wie gesagt, ungleich stark gedüngt. Die ungedüngten Wiesengesellschaften sind hingegen alle etwa gleich schlecht mit Stickstoff versorgt.

## II. Bodenuntersuchungen

### 1. Bodenprofile

Die Bodenprofile unter allen 19 Probeflächen (ausser A3) wurden nach der an der Eidgenössischen Anstalt für das forstliche Versuchswesen gebräuchlichen Methode aufgenommen. Vier dieser Bodenprofile sind in Abb.4 dargestellt, und zwar je ein typisches und ein «nicht typisches» für das *Teucrio-Mesobrometum* und das *Colchico-Mesobrometum*. Mit «typisch» ist gemeint das Bodenprofil, das in der Regel unter der betreffenden Assoziation vorkommt: beim *Teucrio-Mesobrometum* eine Rendzina, beim *Colchico-Mesobrometum* eine Braunerde oder ein Profil, das aus einem braunerdeähnlichen Oberboden und einem vergleyten Unterboden besteht (vgl. auch ZOLLER 1947, 1954b). Mit «nicht typisch» ist gemeint ein Bodenprofil, auf dem die betreffende Assoziation nur selten vorkommt und das meist eine andere Assoziation trägt.

Die übrigen 14 Bodenprofile werden nur stichwortartig charakterisiert, vor allem durch die wesentlichen Eigenschaften, in denen sie sich vom typischen Bodenprofil der betreffenden Assoziation unterscheiden.

#### Profil unter der Probefläche B3, typisch für das *Teucrio-Mesobrometum*

Es handelt sich um eine flachgründige, übermäßig durchlässige Kalkstein-Rendzina, die aus relativ weichem Material entstanden ist. Bemerkenswert an diesem Profil sind die starken Kalkausblühungen, besonders zwischen 30 und 35 cm Tiefe.

Bei den meisten Profilen des *Teucrio-Mesobrometum* ist die Hauptmasse der Wurzeln (Hauptwurzelraum) in den obersten 40–50 cm. Bei den Probeflächen A1, A2 und D4 ist die physiologische Gründigkeit nur 20–30 cm.

Die Profile unter den Probeflächen D1, B2 und B4 (oberflächlich entkalkt) sind dem Profil B3 sehr ähnlich. In den Böden der Probeflächen A2 (Feinerde im Oberboden vollständig entkalkt), A1 und D4 treten schon in 15–25 cm skelettreiche Schichten auf, zum Teil steht sogar fester Kalk an. In diesen sowie in den folgenden Bodenprofilen hat es keine Kalkausblühungen. Das Bodenprofil der Probefläche B1 ist mittelgründig und bis in 10 cm Tiefe vollständig entkalkt. Unter der Probefläche D7 ist der Boden flachgründig und wegen der intensiven Beweidung stark verdichtet.

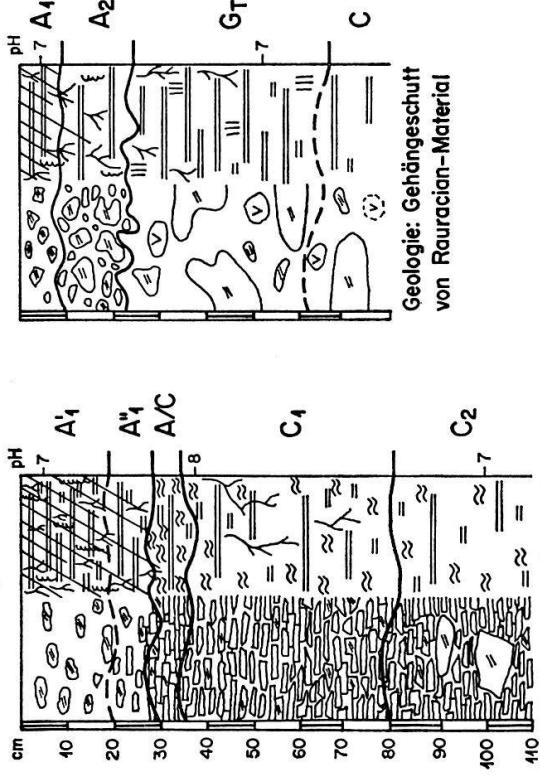
#### Profil unter dem *Teucrio-Mesobrometum* D2, «nicht typisch»

Dieser Boden ist eine schwach vergleyte, tonreiche Rendzina. Er ist für das *Teucrio-Mesobrometum* nicht typisch, da er ab 25 cm unvollkommen

## Teucrio-Mesobrometum

typisches Profil "nicht typisches" Profil

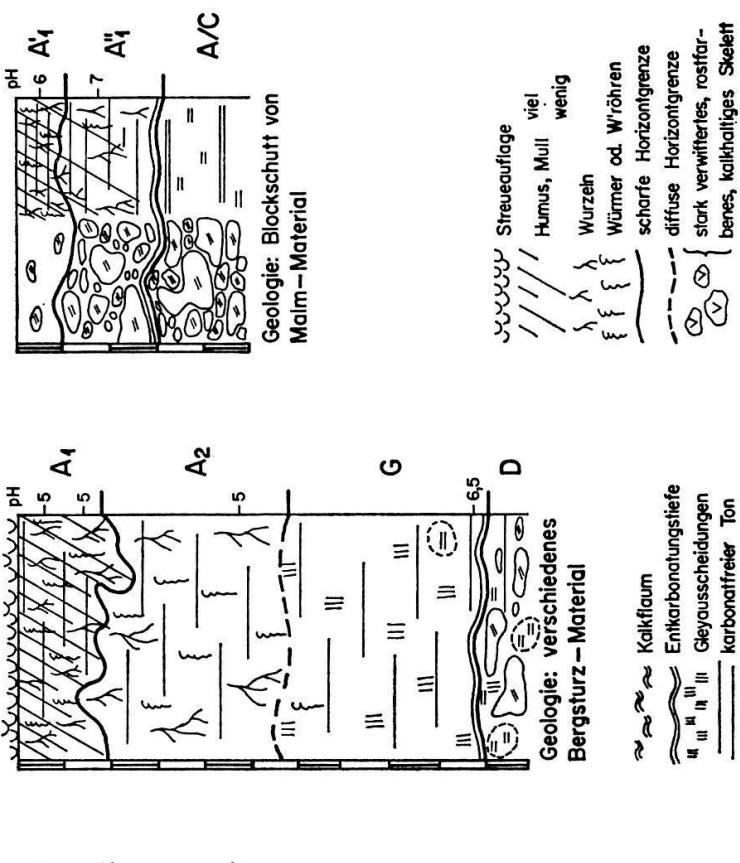
B 3 D 2



## Colchico-Mesobrometum

typisches Profil "nicht typisches" Profil

D 5 B 5



Legend:

- Skelett
- Sand
- Staub
- Ton
- Kalkflaum
- Entkarbonatungstiefe
- Gleyausscheidungen
- karbonatfreier Ton

Legend:

- Streueauflage
- Humus, Mull viel
- Wurzeln wenig
- Würmer od. W'rhöhlen
- scharfe Horizontgrenze
- diffuse Horizontgrenze
- stark verwittertes, rostfarbenes, kalkhaltiges Skelett

Abb. 4. Vier Bodenprofile von Standorten des Mesobromion im Jura bei Basel

durchlässig ist, weswegen zwischen 25–60 cm Tiefe Gleyausscheidungen vorhanden sind. Diese Ausscheidungen werden durch Redoxvorgänge infolge von periodischem Stau von Hangwasser verursacht. Sie bedeuten also Wechselfeuchtigkeit. Die Artengarnitur dieses mit 15° nach SSW geneigten Standortes spiegelt die periodischen Schwankungen in der Wasserversorgung durch *Molinia litoralis*, *Carex panicea* und *Tetragonolobus maritimus* wider. Diese «Wechselfeuchtigkeitszeiger» gedeihen wenige Zentimeter von den «Trockenheitszeigern» *Teucrium chamaedrys*, *T. montanum*, *Globularia elongata* und *Potentilla verna* entfernt. Es ist vor allem auf das warme Lokalklima zurückzuführen, dass auf diesem wechselfeuchten Boden ein Bestand gedeiht, der eindeutig dem *Teucrio-Mesobrometum* zuzuordnen ist.

#### Profil unter der Probefläche B5, typisch für das *Colchico-Mesobrometum*

Dieser Boden besteht aus einem Braunerde-Mull, aus einem Braunerde-A<sub>2</sub> und, ab ungefähr 60 cm, aus einem vergleyten Horizont, was auf Wechselfeuchtigkeit schliessen lässt.

Bei den Profilen des *Colchico-Mesobrometum* ist die Hauptmasse der Wurzeln (Hauptwurzelraum) in den obersten 40–60 cm, ausser bei den Profilen der Probeflächen B7 und D5, die nur bis in 30 cm intensiv durchwurzelt sind.

Die Böden unter den Probeflächen B6, B7 und C2 sind demjenigen unter B5 recht ähnlich, ausser dass sie ab 20–40 cm skelettreich sind und dass keine Gleyflecken vorhanden sind. Die Probefläche A4 und wohl auch A3, die nur wenige Meter daneben ist, stocken auf einem Boden, der aus den sogenannten Effinger Mergeln entstanden ist. Dieser Boden ist tiefgründig, ohne Skelett und ohne Gleyflecken. An der Bodenoberfläche hat es Nester von nur partiell abgebautem, speckigem organischem Material. Solche Nester hat es auch bei der Probefläche C1, die auf einem rutschigen Untergrund aus mergeligen, gipshaltigen und wechselfeuchten Schichten stockt. Auch die Probefläche C3 ist auf rutschigem Gelände. Zwischen 20 und 40 cm hat es eine Schicht Kalkgeröll, darunter verschiedene gleyhaltige Horizonte mit wenig Steinen.

#### Profil unter dem *Colchico-Mesobrometum* D5, «nicht typisch»

Dieser Boden ist eine oberflächlich entkalkte, also verbraunte Kalkstein-Rendzina. Er ist nicht typisch für das *Colchico-Mesobrometum*, weil er ab 10 cm sehr skelettreich und somit flachgründig ist und weil er übermäßig durchlässig ist. Nur dank der lokalklimatisch kühlen und feuchten Lage – wenige Meter nördlich eines hohen Laubmischwaldes am Rand einer kleinen, flachen Mulde – kann auf diesem Boden ein gut ausgebildetes *Colchico-Meso-*

*brometum* gedeihen. Bei sonst gleichen Bedingungen, aber einem weniger kühlen und feuchten Lokalklima würde auf diesem Boden sicher ein *Teucrio-Mesobrometum* stocken.

Die beiden Probeflächen D2 und D5 mit ihren «nicht typischen» Bodenprofilen zeigen deutlich, dass das Lokalklima unter Umständen gewisse wesentliche Bodeneigenschaften «übertönen» und somit auf die Pflanzendecke einen ganz ausschlaggebenden Einfluss haben kann (vgl. ZOLLER 1947, S. 73). Die Regel, wonach eine Assoziation immer auf ein und demselben Bodenprofil stockt, hat also auch bei den Mesobrometen Ausnahmen (vgl. QUANTIN 1935, ZOLLER 1947). Auch hier zeigt sich, «dass nicht jede Pflanzengesellschaft ihr besonderes (Boden-) Profil hat, durch das allein sie sich schon von allen anderen Gesellschaften unterscheidet, sondern dass immer der Standort als Ganzes massgebend ist» (BACH 1950, S. 38).

## 2. Bodenreaktion

Die Messergebnisse in Tab. 4 zeigen, dass sich die floristisch so gut von einander trennbaren Mesobrometen auch in der Bodenreaktion voneinander unterscheiden. Die Böden des *Teucrio-Mesobrometum* weisen einen durchschnittlichen pH-Wert von 7,38 auf (Messwerte von pH 6,1–7,6), diejenigen des *Colchico-Mesobrometum* einen solchen von 6,47 (Messwerte von 5,4–7,6). Die erhaltenen Werte stimmen mit denen in ZOLLER (1954b) gut überein. ZOLLER hat aber keinen *Teucrio-Mesobrometum*-Bestand untersucht, bei dem der pH-Wert, wie bei unserer Fläche B1, bis 6,1 absinken kann. Der Boden dieser wie auch einiger anderer Flächen ist oberflächlich entkarbonatet, weshalb die Bodenreaktion zeitweise stark sauer wird.

Die Böden beider Pflanzengesellschaften wiesen im April und Mai fast durchwegs einen tieferen pH-Wert auf als im Spätsommer und Herbst. Dies stimmt mit dem von LÖTSCHERT und ULLRICH (1961) in einem *Mesobrometum collinum* des Maintals gemessenen Jahresgang der Wasserstoffionen-Konzentration überein. Als Grund für die Erhöhung dieser Konzentration sehen diese Autoren die verstärkte selektive Aufnahme metallischer Kationen bei Einsetzen der Wachstumsvorgänge an. Als weiterer Grund kommt eventuell auch eine Abnahme des Bodenwassergehaltes in Frage. Tatsächlich war das Frühjahr 1966 zeitweise recht trocken.

BORNKAMM (1958) vermutet in der Wurzelatmung und in der biologischen Aktivität des Bodens eine der Ursachen für die pH-Schwankungen im Verlauf des Jahres. Seine Untersuchungen über den Jahresgang der Bodenazidität in

Tab. 4. Wassergehalte\* und pH-Werte ( $H_2O$ ) von Feinerdeproben aus ca. 1–7 cm Tiefe unter Trespen-Halbtrockenrasen im Jura bei Basel an verschiedenen Daten.

Probefläche bzw. Datum	ml $H_2O$ 1 Boden pH	$\overline{pH}$ Mittelwert	$\Delta pH$ Schwankung			
Datum:	4.8.1965	15.9.1965	2.3.1966	1.5.1966		
B1, T-M'br.	320 6,7	360 6,7	370 6,6	320 6,1	6,52	0,6
B2, T-M'br.	400 7,2	460 7,2	470 7,3	460 7,0	7,07	0,3
B3, T-M'br.	420 7,0	430 7,2	480 7,1	470 7,0	7,07	0,2
B4, T-M'br.	420 7,0	460 7,1	480 7,1	460 7,2	7,10	0,2
B5, C-M'br.	580 5,9	580 5,9	700 5,4	610 5,6	5,70	0,5
B6, C-M'br.	490 6,2	430 6,1	710 5,5	610 5,8	5,90	0,7
B7, C-M'br.	630 6,2	750 6,1		770 6,0	6,00	0,2
Datum:	18.8.1965	28.9.1965		13.5.1966		
D1, T-M'br.	320 7,4	390 7,5		370 7,3	7,40	0,2
D2, T-M'br.	360 7,4	420 7,4		430 7,4	7,40	0,0
D4, T-M'br.	360 7,5	380 7,5		380 7,4	7,47	0,1
D7, T-M'br.	360 7,4	390 7,4		350 7,3	7,37	0,1
D5, C-M'br.	410 6,6	410 6,7		450 6,4	6,57	0,3
C1, C-M'br.	850 7,0	820 6,5		870 6,6	6,70	0,5
C2, C-M'br.	610 6,5	740 6,7		680 6,5	6,57	0,2
C3, C-M'br.	620 6,1	660 6,1		620 5,5	5,90	0,6
Datum:	8.9.1965	20.10.1965	2.4.1966	16.5.1966		
A1, T-M'br.	370 7,4	390 7,3	440 7,2	280 7,3	7,30	0,2
A2, T-M'br.	610 7,5	610 7,3	690 7,1	470 7,3	7,30	0,4
A3, C-M'br.	570 7,4	620 7,3	670 7,1	570 7,4	7,30	0,3
A4, C-M'br.	650 7,6	720 7,4	770 7,1	670 7,4	7,37	0,5

Durchschnittlicher Wassergehalt beim *Teucrio-Mesobrometum*: 420 ml/l Boden  
Durchschnittlicher Wassergehalt beim *Colchico-Mesobrometum*: 644 ml/l Boden

Durchschnittlicher pH-Wert beim *Teucrio-Mesobrometum*: 7,38  
Durchschnittlicher pH-Wert beim *Colchico-Mesobrometum*: 6,47

Regression zwischen pH-Schwankung ( $\Delta pH$ ) und pH-Mittelwert ( $\overline{pH}$ ) im Bereich  $5,5 \leq pH \leq 7,5$ :

$$\Delta pH = -0,2 \overline{pH} + 1,7$$

d.h. bei einem pH-Mittelwert von 7,5 beträgt die pH-Schwankung durchschnittlich 0,2  
bei einem pH-Mittelwert von 5,5 beträgt die pH-Schwankung durchschnittlich 0,6

\* Bestimmung durch Trocknung der Bodenproben bei 105 °C. Der erhaltene Wert (Gewichtsprozent) wurde dann durch Multiplikation mit dem «theoretischen Gewicht» der Volumeneinheit (vgl. S. 36) in ml/l umgerechnet.

6 Trespen-Halbtrockenrasen bei Göttingen zeigten, dass die Gesamtschwankung der pH-Werte an einer Messstelle um so grösser ist, je niedriger der pH-Mittelwert der Messstelle ist. Bei seinen sich über 21 Monate erstreckenden Untersuchungen stellte er an der Messstelle, deren pH-Mittelwert 8,0 betrug, eine Gesamtschwankung von 1,0 pH fest, bei der Messstelle, deren pH-Mittel-

wert 7,1 betrug, eine solche von 1,6 pH. Die Wurzelatmung und die biologische Aktivität des Bodens sowie deren Schwankung im Verlauf des Jahres nehmen vom alkalischen und flachgründigen Kalkrohboden zum neutralen und tiefgründigen humosen Boden bekanntlich stark zu (siehe auch ELLENBERG 1963, S. 619). Weil diese Zunahmen im gleichen Sinne erfolgen wie die der pH-Schwankungen, vermutet BORNKAMM (1958), dass sie für die pH-Schwankungen verantwortlich sind.

Aus den eigenen Messungen konnte die gleiche Beziehung zwischen pH-Mittelwert und pH-Schwankung errechnet werden, nur ist sie weniger stark ausgeprägt: bei einem pH-Mittelwert von 7,5 betrug die pH-Schwankung durchschnittlich 0,2, bei einem Mittelwert von 5,5 betrug sie jedoch 0,6.

### 3. Stickstofffaktor

Das Ergebnis der über 400 Stickstoff-Analysen zeigt deutlich, dass sowohl das *Teucrio-Mesobrometum* wie das *Colchico-Mesobrometum* schlecht mit mineralischen, d. h. anorganischen Stickstoff-Verbindungen versorgt sind.

Wie auf S. 37 dargelegt wurde, können mit der angewandten Analysenmethode nur Stickstoffgehalte von mehr als umgerechnet 2 mg N/l Boden genau gemessen werden. Rund drei Viertel aller untersuchten Bodenproben enthielten weniger als dieser Grenzwert ist, unterhalb dem es nur noch möglich ist, auszusagen, dass der Gehalt weniger als 2 mg/l Boden beträgt. Aus diesem Grund wird auf die Publikation der Tabellen mit den Ergebnissen der Stickstoff-Analysen verzichtet.

Stickstoff-Analysen an Frischproben aus einem der 3 Probeflächengebiete A, B und C/D wurden an folgenden Daten durchgeführt:

1965 am 4. und 18. VIII.; 8., 15. und 28. IX. und 20. X.; 1966 am 16. V.

6-Wochen-Freilandproben und 6-Wochen-Feuchtkammerproben wurden analysiert:

1965 am 15. und 29. IX.; 20. und 27. X. und 1. XII.

1966 am 6. IV.; 14. V.; 13., 24. und 27. VI.

#### a. Akkumulation von Ammonium und Nitrat

Während der ganzen Untersuchungsperiode war der Ammoniumgehalt in den Frischproben wie auch in den 6 Wochen den Freiland- oder den Feuchtkammerbedingungen ausgesetzten Proben immer sehr gering. Nur vereinzelt und ohne Beziehung zu einer bestimmten Jahreszeit wurden Gehalte von mehr als 2 mg/l Boden gemessen.

Dass der Ammoniumgehalt sehr gering sein würde, war zu erwarten, denn die Böden unter den Halbtrockenrasen sind nicht so sauer, dass die nitrifizierenden Bakterien nicht lebensfähig sind, und auch die Sauerstoffversorgung ist immer so gut, dass das sowieso nur in sehr geringer Menge anfallende Ammonium quantitativ zu Nitrat oxydiert werden kann.

Während der ganzen Untersuchungsperiode war der Nitratgehalt in den Frischproben und in den «6-Wochen-Feuchtkammerproben» meist sehr gering. Nur vereinzelt und ohne Beziehung zu einer bestimmten Jahreszeit wurden Gehalte von mehr als 2 mg/l Boden gemessen. Auch die «6-Wochen-Freilandproben» vom Spätsommer und Herbst 1965 und von März und April 1966 enthielten keine messbaren Nitratmengen. Hingegen enthielten die Proben, die im Mai und Juni 1966 während 6 Wochen den Freilandbedingungen ausgesetzt waren, nach dieser Zeitspanne fast durchwegs mehr als 2 mg Nitrat-Stickstoff/l Boden, im Durchschnitt für beide Assoziationen 5,4 mg/l. Da angenommen werden kann, dass in den Frischproben praktisch kein Nitrat enthalten war – in so gut durchwurzelten Oberböden wie bei den Halbtrockenrasen wird sicher alles Nitrat, sobald es von den Bakterien gebildet worden ist, von den «stickstoff hungrigen» höheren Pflanzen absorbiert –, kann der obige Wert gleich dem Akkumulationswert gesetzt werden (vgl. S. 35–36). Es ist gut zu verstehen, dass gerade in diesen Monaten messbare Nitratmengen akkumuliert wurden, denn dann standen den Bakterien viele im Herbst und Winter abgestorbene Pflanzenteile für die Mineralisation zur Verfügung und dann herrschten für die Bakterientätigkeit auch wieder günstigere Temperaturen. Im Mai und Juni 1966 war das Wetter mehrere Wochen lang recht warm. Im März und April 1966 waren die Bodentemperaturen für eine rege Bakterientätigkeit anscheinend noch nicht hoch genug.

Die Versuchsbedingungen in der Feuchtkammer, 20 °C und 95 % relative Luftfeuchtigkeit, waren für die Bakterien anscheinend nicht optimal, sonst wären im Frühling 1966 dort auch messbare Nitratmengen akkumuliert worden.

#### b. Jahresangebot an mineralischem Stickstoff

Es kann nun versucht werden, mit Hilfe der soeben dargelegten Ergebnisse, das Jahresangebot an mineralischem Stickstoff in den Böden unter Trespen-Halbtrockenrasen überschlagsmäßig zu berechnen. Dieser Wert ermöglicht es dann in der Diskussion, die Stickstoffversorgung des *Mesobromion* mit der anderer Pflanzengesellschaften zu vergleichen.

Die folgenden Ausführungen gelten sowohl für das *Teucrio-Mesobrometum* wie für das *Colchico-Mesobrometum*, da mit der angewandten Analysenmethode

in der Stickstoffversorgung zwischen den beiden Assoziationen kein Unterschied festgestellt werden konnte.

Ammonium spielt, wie gesagt, für die Stickstoffversorgung dieser Pflanzen-gesellschaften so gut wie keine Rolle.

Die Nitrat-Akkumulation betrug in den zwei günstigsten Monaten, nämlich Mai und Juni, und wohl auch im Juli durchschnittlich 5,4 mg Nitrat-Stickstoff/l Boden pro 6 Wochen. In den drei kühlssten Monaten findet keine Mineralisation, also auch keine Akkumulation statt, weil unter 5 °C die Tätigkeit der ammonifizierenden und der nitrifizierenden Bakterien stark gehemmt ist. In den übrigen sechs Monaten war die Akkumulation so gering, dass sie nicht gemessen werden konnte; sie kann also, nach dem auf S. 37 Gesagten, maximal 2 mg Stickstoff/l Boden pro 6 Wochen betragen haben (vgl. auch die Jahresgänge der Stickstoffakkumulation in ELLENBERG 1964).

Die Summe all dieser Akkumulationswerte ergibt ein Jahresangebot an mineralischem Stickstoff im Oberboden (1–7 cm) von höchstens 19 mg/l Boden.

Wie bei der Aufnahme der Bodenprofile der 19 Probeflächen festgestellt wurde, durchwurzeln die Arten der Halbtrockenrasen nur die obersten 15–30 cm intensiv (siehe auch ELLENBERG 1952). Also fallen dort am meisten tote Blätter, Wurzeln und sonstiges organisches Material an, das mineralisiert werden kann. Es wird also vorwiegend aus der obersten Bodenschicht mineralischer Stickstoff «angelifert», und zwar zuoberst am meisten und gegen unten rasch immer weniger, wie das auch die Abb. 3 in ELLENBERG (1964) zeigt. Daher kann angenommen werden, dass das Stickstoffangebot aus dem gesamten Wurzelraum nicht viel grösser ist als das in 1–7 cm gemessene; es liegt sicher bei 20–30 mg/Jahr, das entspricht 0,2–0,3 kg/Are pro Jahr.

Wie gesagt konnte aus methodischen Gründen zwischen dem *Teucrio-Mesobrometum* und dem *Colchico-Mesobrometum* in bezug auf die Stickstoffversorgung kein Unterschied festgestellt werden. Dies heisst aber nicht, dass zwischen den beiden Assoziationen wirklich kein Unterschied besteht. Der tiefere pH-Wert und die grössere Gesamtschwankung des pH-Wertes deuten auf eine grössere biologische Aktivität im Boden des *Colchico-Mesobrometum* hin und damit auch auf eine bessere Stickstoffversorgung (vgl. S. 51). Auch sind die Böden der feuchten Assoziation meist bis tiefer hinab intensiv durchwurzelt als die der trockenen, so dass, wenn auch nur wenig, auch die Bodenschichten unterhalb 7 cm für die Stickstoffversorgung in Betracht kommen. Es kann also angenommen werden, dass auf dem feuchteren Standort nicht nur wegen der besseren Wasserversorgung eine so viel üppigere Pflanzendecke gedeiht als auf dem trockenen, sondern zum Teil auch wegen einer nicht

messbaren besseren Stickstoffversorgung. Dies wird übrigens auch durch den höheren Durchschnitt der mittleren Stickstoffzahlen beim *Colchico-Mesobrometum* angedeutet (siehe S. 45).

#### 4. Scheinbare Dichte, Porenvolumen und Volumen der festen Bodenteilchen

Tab. 5 (S. 56) enthält die Messwerte für die scheinbare Dichte, aus denen mit Hilfe des Wertes für die durchschnittliche reelle Dichte von Mineralböden der Schweiz (= 2,6 g/cm<sup>3</sup>, vgl. S. 34) das Porenvolumen und das Volumen der festen Bodenteilchen errechnet wurde. Die Messungen ergaben in einander entsprechenden Bodenhorizonten sehr ähnliche Werte, so dass man aus ihnen einige Schlüsse ziehen darf. Mit durchschnittlich 1,2 g/cm<sup>3</sup> haben die Oberböden des *Teucrio-Mesobrometum* eine eher grosse scheinbare Dichte. Der Grund hierfür liegt im hohen Skelettgehalt und in der Verdichtung infolge

Tab. 5. Scheinbare Dichte, Porenvolumen und Volumen der festen Bodenteilchen von Böden unter Trespen-Halbtrockenrasen im Jura bei Basel.

Probefläche	Horizont cm	scheinbare Dichte* g/cm <sup>3</sup>	Poren- volumen** ml/l	Volumen der festen Bodenteilchen*** ml/l
<i>Teucrio-Mesobrometum</i>				
A 1, Bözen	0–10	1,22	530	470
B 2, Blauen	0–10	1,20	538	462
B 3, Blauen	0–10	1,16	554	446
Durchschnitt	0–10	1,19	541	459
<i>Colchico-Mesobrometum</i>				
A 3, Elfingen	0–10	0,86	670	330
	10–20	1,05	596	404
B 7, Metzerlen	2–12	0,86	670	330
	12–20	1,00	615	385
Durchschnitte	1–11	0,86	670	330
	11–20	1,03	605	395
	1–20	0,94	637	363

\* Durchschnitte aus 3 Bestimmungen an Proben ohne die Steine mit Durchmesser grösser als 1–2 cm

$$** \text{ Porenvolumen in ml Poren/l Boden} = \left( 1 - \frac{\rho_a}{\rho_r} \right) \cdot 1000 \text{ ml/l}$$

Wobei  $\rho_a$  = scheinbare Dichte

$\rho_r$  = reelle Dichte, hier mit 2,6 g/cm<sup>3</sup> angenommen, der durchschnittlichen reellen Dichte von Mineralböden in der Schweiz (BURGER 1922, vgl. S. 34)

\*\*\* Volumen der festen Bodenteilchen = 1000 ml/l – Porenvolumen

der Beweidung. Die Oberböden des *Colchico-Mesobrometum*, das ja nie beweidet wird, müssen als locker bis sehr locker bezeichnet werden. Als Hypothese für das Zustandekommen der Lockerheit kann man annehmen, dass wegen des recht hohen Bodenwassergehaltes der lockende Effekt des Ausfrierens im Winter in diesen Böden stark ist und dass die Böden bis zum Datum der Messungen (5. April) noch nicht Zeit hatten, wieder zusammenzusinken.

Verglichen mit dem Porenvolumen eines gut durchwurzelten, normalen Waldbodens, ist das Porenvolumen (in 0–10 cm) des *Teucrio-Mesobrometum* ziemlich gross, das des *Colchico-Mesobrometum* gross. Bei dieser Assoziation ist es auch in 10–20 cm noch gross, wogegen es beim *Teucrio-Mesobrometum* wegen des hohen Skelettgehaltes nach unten rasch sehr kleine Werte annehmen dürfte.

Das für das *Teucrio-Mesobrometum* berechnete Volumen der festen Bodenteilchen entspricht den von QUANTIN (1935) für das *Mesobrometum* angegebenen Werten gut.

## 5. Wasserfaktor

### a. Bodenwassergehalte

Wie aus den Wassergehaltsbestimmungen (Tab. 4, S. 52) hervorgeht, sind die Böden des *Teucrio-Mesobrometum* trockener als die des *Colchico-Mesobrometum*. Während der Untersuchungsperiode, dem regenreichen Spätsommer und Herbst 1965 und dem zeitweise trockenen Frühjahr 1966, enthielt die Feinerde in 1–7 cm Tiefe unter der trockenen Assoziation durchschnittlich 420 ml Wasser/l Boden, diejenige unter der frischen Assoziation hingegen 644 ml/l. Die Extremwerte betrugen 280 bzw. 690 ml Wasser/l Boden für die eine, 410 bzw. 870 ml/l für die andere Assoziation.

Diese «absoluten» Wassergehalte, d.h. die Angabe in ml Wasser/l Boden, genügen für ökologische Betrachtungen jedoch nicht, denn es ist noch sehr wichtig zu wissen, wie fest (mit welcher Saugspannung) das Wasser vom Boden festgehalten wird, ob die Pflanzenwurzeln es ihm überhaupt entziehen können und, wenn ja, mit welchem Energie-Aufwand. Hierüber geben die im folgenden Abschnitt dargestellten Desorptionskurven der Böden Aufschluss. Erst mit ihrer Kenntnis können die Bodenwassergehalte ökologisch interpretiert werden.

Ausser von der Saugspannung hängt die Wasserversorgung der Pflanzen noch vor allem von der Wasserdurchlässigkeit des Bodens ab. Diese nimmt mit steigender Saugspannung rasch sehr kleine Werte an (vgl. RICHARD 1964, Fig. 5).

## b. Wasserbindung (Saugspannung), Desorptionskurven und pflanzenverwertbares Wasser

Die *Saugspannung* (Wasserbindung, Feuchtigkeitstension) ist diejenige Kraft, mit der Wasser im ungesättigten Boden festgehalten wird (vgl. RICHARD und BEDA 1953, RICHARD 1959). Um dem Boden Wasser zu entziehen, muss die Pflanze eine Gegenkraft aufbringen, die ein wenig grösser ist als die Saugspannung im betreffenden Boden.

Die Saugspannung des Bodens kann experimentell bestimmt werden (siehe S. 34). Beim gleichen Wassergehalt ist sie je nach Boden ganz verschieden. So wird zum Beispiel (RICHARD 1959, Fig. 1) bei einem Gehalt von 13 g Wasser/100 g Boden dieses Wasser im Sandboden «Chablais» mit einer Saugspannung von etwa 0,01 at festgehalten, in der Lösslehmabraunerde «Allschwil» hingegen mit etwa 5 at. Im ersten Fall kann die Pflanze das Wasser dem Boden mit Leichtigkeit entziehen, im zweiten Fall ist dafür ein grosser Energie-Aufwand nötig. Dieses Beispiel zeigt, wie wichtig es für ökologische Überlegungen ist, neben dem «absoluten» Wassergehalt auch noch die Saugspannung des Bodens beim betreffenden Wassergehalt zu kennen.

Die graphische Darstellung des Zusammenhangs zwischen Wassergehalt und Saugspannung im Boden (wenn er experimentell einem Austrocknungsprozess unterworfen wird) ist die *Desorptionskurve*. Diese Kurve gibt Aufschluss über die Saugspannung, d.h. die Kraft, die die Pflanze aufwenden muss, um dem Boden bei bestimmten Feuchtigkeitsgehalten Wasser zu entziehen. Jeder Boden hat seine eigene, charakteristische Desorptionskurve.

Ökologisch von besonderer Bedeutung sind zwei Punkte bzw. Bereiche auf dieser Kurve.

Die *Feldkapazität* (FC); das ist der Wassergehalt, der sich in einem normaldurchlässigen Boden 2 bis 3 Tage nach einem starken Regen, also nach Sättigung, jeweils einstellt. In dieser Zeit fliesst das in den Grobporen ( $\varnothing > 8,5 \mu$ ) nur schwach gebundene Wasser unter dem Einfluss der Schwerkraft in tiefer gelegene Horizonte ab. Wegen seiner kurzfristigen Anwesenheit im Oberboden kommt dieses sogenannte Gravitationswasser für die Versorgung der Pflanzen kaum in Betracht. Hat der Wassergehalt Feldkapazität erreicht, so hört die Wasserbewegung praktisch auf, und alle Grobporen sind mit Luft gefüllt, dienen also der Bodendurchlüftung.

Der *permanente Welkepunkt* (PWP); das ist der Bodenwassergehalt, bei dessen Erreichen die Pflanzen irreversibel zu welken beginnen. Der Grund für das Welken ist, dass das Wasser dann so stark vom Boden festgehalten wird, dass in der Regel die Saugkraft der Pflanzen nicht ausreicht, es ihm zu entziehen.

Es ist gezeigt worden, dass diese beiden Punkte für die meisten normaldurchlässigen Böden bei den Saugspannungswerten  $\sim \frac{1}{3}$  at für die Feldkapazität (FC) und 15 at für den permanenten Welkepunkt (PWP) liegen (vgl. z.B. RICHARD 1959). Die Wassergehalte bei diesen Punkten sind jedoch je nach Boden ganz verschieden.

Aus dem Gesagten ist abzuleiten:

1. Das den Pflanzen tatsächlich zur Verfügung stehende Wasser ist diejenige Fraktion des Bodenwassers, die nach dem Erreichen der Feldkapazität noch im Boden vorhanden ist, aber mit weniger als 15 at vom Boden festgehalten wird. Diese Fraktion des Bodenwassers wird «pflanzenverwertbares Wasser» ( $W_v$ ) genannt; sie ist die Differenz zwischen dem Wassergehalt bei Feldkapazität und dem Wassergehalt beim permanenten Welke-

punkt. Ökologisch von grosser Bedeutung ist, dass nicht alles verwertbare Wasser von der Pflanze mit demselben Energie-Aufwand aufgenommen werden kann, denn nicht alles wird gleich stark vom Boden festgehalten. Das mit weniger als 0,8–1 at gebundene Wasser ist von den Pflanzen «leicht» aufnehmbar; das mit mehr als 1 at gebundene hingegen nur «langsam» (FREI und JUHÁSZ 1963). Sind die Pflanzen gezwungen, vom langsam aufnehmbaren Wasser zu leben, so «reduzieren sie die Transpirationsrate und auch die Wachstumsgeschwindigkeit; schon einige Zeit vor Eintritt des Welkens wird das Wachstum fast ganz eingestellt» (FREI und JUHÁSZ 1963). Diese Ansicht über die verschiedene Aufnehmbarkeit des verwertbaren Wassers wird von VEIHMEYER (1956) nicht geteilt. Nach diesem Autor ist nur 0,07% mehr Energie nötig, um Wasser beim permanenten Welkepunkt zu transpirieren, als wenn der Boden wassergesättigt ist. Dieses Ergebnis wurde aber unter besonderen, z. T. unnatürlichen Versuchsbedingungen erhalten, weswegen es zum Verständnis der Ökologie der Halbtrockenrasen nicht Wesentliches beitragen kann.

2. Das *Grobporenvolumen* ( $V_g$ ) eines Bodens ist die Differenz zwischen Porenvolumen ( $V_p$ ) (siehe S. 56) und Wassergehalt bei Feldkapazität (in ml/l). Da das Grobporenvolumen das Volumen aller derjenigen Poren ist, die schon 2–3 Tage nach einem ergiebigen Regen kein Wasser mehr, sondern Luft enthalten, stellt es ein Mass für die Luft- und damit die Sauerstoffversorgung im Wurzelraum dar.

In Tab. 6 sind die Wassergehalte der Oberböden von Trespen-Halbtrockenrasen bei Sättigung, Feldkapazität und beim permanenten Welkepunkt in Gewichtsprozenten aufgeführt. Für die in den Druckapparaturen gemessenen Werte sind zudem noch die Standardabweichung des Mittelwertes und die

Tab. 6. Wasserbindung (= Saugspannung) und pflanzenverwertbares Wasser in Böden unter Trespen-Halbtrockenrasen im Jura bei Basel. Angaben in Gewichtsprozenten (% g).

Probefläche	Horizont	Bodenwassergehalt bei der Saugspannung						pflanzenverwertbares Wasser % g
		0 at Sättigung* % g	~ $\frac{1}{3}$ at FC % g	s % **	2 at % g	s %	15 at PWP % g	
	cm							
<i>Teucrio-</i> <i>Mesobrometum</i>								
A1, Bözen	0–10	43,7	39,6 ± 2,9 20,6		37,0 ± 5,0 38,1		31,3 ± 1,8 16,7	8,3
B3, Blauen	0–10	47,9	37,9 ± 5,3 36,9		38,4 ± 5,0 32,2		29,6 ± 4,1 33,8	8,3
<i>Colchico-</i> <i>Mesobrometum</i>								
A3, Elzingen	2–10	77,8	73,7 ± 3,2 10,8		55,0 ± 1,8 8,3		37,2 ± 0,8 6,1	36,6
	12–20	56,8	44,9 ± 2,1 13,4		34,4 ± 2,0 16,6		25,0 ± 1,3 14,3	19,9
B7, Metzerlen	2–12	77,0	57,8 ± 0,9 4,4		53,1 ± 2,1 11,7		35,2 ± 0,8 6,3	22,6
	12–20	61,6	50,3 ± 1,6 7,8		47,5 ± 0,8 4,7		33,6 ± 1,2 9,8	16,7

Probeentnahme: 5. April 1966

\* Aus den entsprechenden Werten in Tab. 7 durch Division durch die scheinbare Dichte (vgl. Tab. 5) errechnet

\*\* s % = Streuung in Prozenten des Mittelwertes

Streuung in Prozenten des Mittelwertes angegeben. Wie erwartet, sind diese Streuungen vor allem für die Böden des *Teucrio-Mesobrometum* recht gross, denn die Bodenproben waren inhomogen und zum Teil skelettreich. Aus methodischen Gründen sind also die Werte der Tab. 6 (und 7) nur grössenordnungsmässig richtig. Sie geben nur angenähert Aufschluss über die Verhältnisse im gewachsenen Boden. In der letzten Spalte von Tab. 6 ist der Gehalt an pflanzenverwertbarem Wasser aufgeführt.

Für Tab. 7 wurden die Werte der Tab. 6 durch Multiplikation mit der scheinbaren Dichte (siehe Tab. 5) in ml/l umgerechnet. Da sie sich auf Volumina, also auf den Wurzelraum beziehen, sind diese Werte für ökologische Überlegungen besser geeignet als die in Gewichtsprozenten. Tab. 7 enthält auch noch die Werte für das Grobporenvolumen. Zum Vergleich sind ausser-

Tab. 7. Wasserbindung (=Saugspannung), pflanzenverwertbares Wasser und Grobporenvolumen in Böden unter Trespen-Halbtrockenrasen im Jura bei Basel und, aus RICHARD (1959), der Lösslehm-braunerde «Allschwil». Angaben in ml/l Boden.

Probefläche	Horizont cm	Bodenwassergehalt bei der Saugspann.				pflanzen-verwertbares Wasser ml/l	Grobporen-volumen ml/l
		0 at Sättigung* ml/l	~ 1/3 at FC ml/l	2 at ml/l	15 at PWP ml/l		
<i>Teucrio-Mesobrometum</i>							
A 1, Bözen	0–10	531	481	450	381	100	50
B 3, Blauen	0–10	554	440	445	344	96	114
Durchschnitt	0–10	542	460		362	98	82
<i>Colchico-Mesobrometum</i>							
A 3, Elzingen	2–10	670	635 (600)◊	475	321	315 (279)	35 (70)
	12–20	596	473	362	263	210	123
B 7, Metzerlen	2–12	670	501	459	305	196	169
	12–20	616	503	475	336	167	113
Durchschnitte	2–11	670			313	256 (237)	102 (119)
	12–20	606			299	189	118
	2–20				306	222 (213)	110 (119)
Zum Vergleich: Laub-mischwald auf Lösslehm-braunerde «Allschwil»	25–35	760	386	280	114	272	374

Probeentnahme: 5. April 1966

\* Wassergehalt bei Sättigung entspricht dem Porenvolumen (vgl. Tab. 5), denn bei Sättigung sind alle Poren mit Wasser gefüllt

◊ Kleinster, noch innerhalb der Standardabweichung des Mittelwertes liegender Wert (vgl. Tab. 6 und siehe S. 61)

( ) Die Werte in () beruhen auf einem Wassergehalt bei Feldkapazität im Boden der Probefläche A 3 (2–10 cm) von 600 ml/l

dem noch die entsprechenden Werte für die Lösslehmabraunerde «Allschwil» aufgeführt (RICHARD 1959), die ein Beispiel für gute, normaldurchlässige und produktionskräftige Böden mit grosser, aber nicht wachstumsschädigender Wasserreserve ist (RICHARD 1963).

In den Abb. 5 und 6 sind die Werte der Tab. 6 und 7 graphisch als Desorptionskurven dargestellt. Die beiden Kurven des *Teucrio-Mesobrometum* entsprechen einander sehr gut. Dies trifft, abgesehen vom Wert für die Feldkapazität, auch für die Kurven des *Colchico-Mesobrometum* zu. Wegen dieser guten Übereinstimmung darf den vier Kurven im folgenden ein recht grosser Aussagewert beigemessen werden. Der steile Verlauf der Kurven für die Böden des *Teucrio-Mesobrometum* zeigt deutlich, dass diese nur wenig pflanzenverwertbares Wasser enthalten können und dass das Grobporenvolumen klein ist. Beim *Colchico-Mesobrometum* verlaufen die Kurven vor allem zwischen der Feldkapazität und dem permanenten Welkepunkt ziemlich flach, was einen grossen Anteil an verwertbarem Wasser bedeutet.

Die Desorptionskurve für den Oberboden der Probefläche A 3 weist eine Unklarheit auf, indem der Wassergehalt bei Feldkapazität im Vergleich zum Wassergehalt bei Sättigung viel zu hoch ist. Dies beruht eindeutig nicht auf Fehlern bei den Messungen, sondern ziemlich sicher darauf, dass die Bodenproben im Humusgehalt recht ungleich waren. In der Probefläche A 3 wurden nämlich humusreiche, «speckige» und nasse Stellen im sonst mineralerdereichen Oberboden festgestellt (vgl. S. 50). Für die folgenden Berechnungen wurde für den Wassergehalt bei Feldkapazität im Oberboden der Probefläche A 3 der kleinste noch innerhalb der Grenzen der Standardabweichung des Mittelwertes liegende Wert genommen, nämlich 70 %g, das entspricht abgerundet 600 ml/l. Nur so ergeben sich sinnvolle Resultate.

Der Anteil an pflanzenverwertbarem Wasser in den Oberböden (0–10 cm) der zwei Bestände des *Teucrio-Mesobrometum* beträgt etwa 100 ml/l Boden. Beim *Colchico-Mesobrometum* beträgt der Anteil in 2–11 cm Tiefe durchschnittlich 237 ml/l, in 12–20 cm 189 ml/l. Der Vergleich dieser drei Messwerte mit dem der Lösslehmabraunerde, die eine grosse Wasserkapazität hat, zeigt, dass die Böden unter den Trespen-Halbtrockenrasen keine sehr grosse Wasserreserve enthalten können. (Weitere Überlegungen zum verwertbaren Wasser siehe in den folgenden Abschnitten.)

Der Anteil des mit mehr als 15 at gebundenen, von den Pflanzen also nicht aufnehmbaren Wassers ist in allen untersuchten Bodenhorizonten sehr gross. Er beträgt im Oberboden (2–20 cm) des *Colchico-Mesobrometum* durchschnittlich 306 ml/l Boden, also etwa die Hälfte des maximalen Wassergehaltes (Sättigung). Im Oberboden (0–10 cm) des *Teucrio-Mesobrometum* beträgt der Anteil des nicht aufnehmbaren Wassers durchschnittlich 362 ml/l Boden,

Saugspannung S.

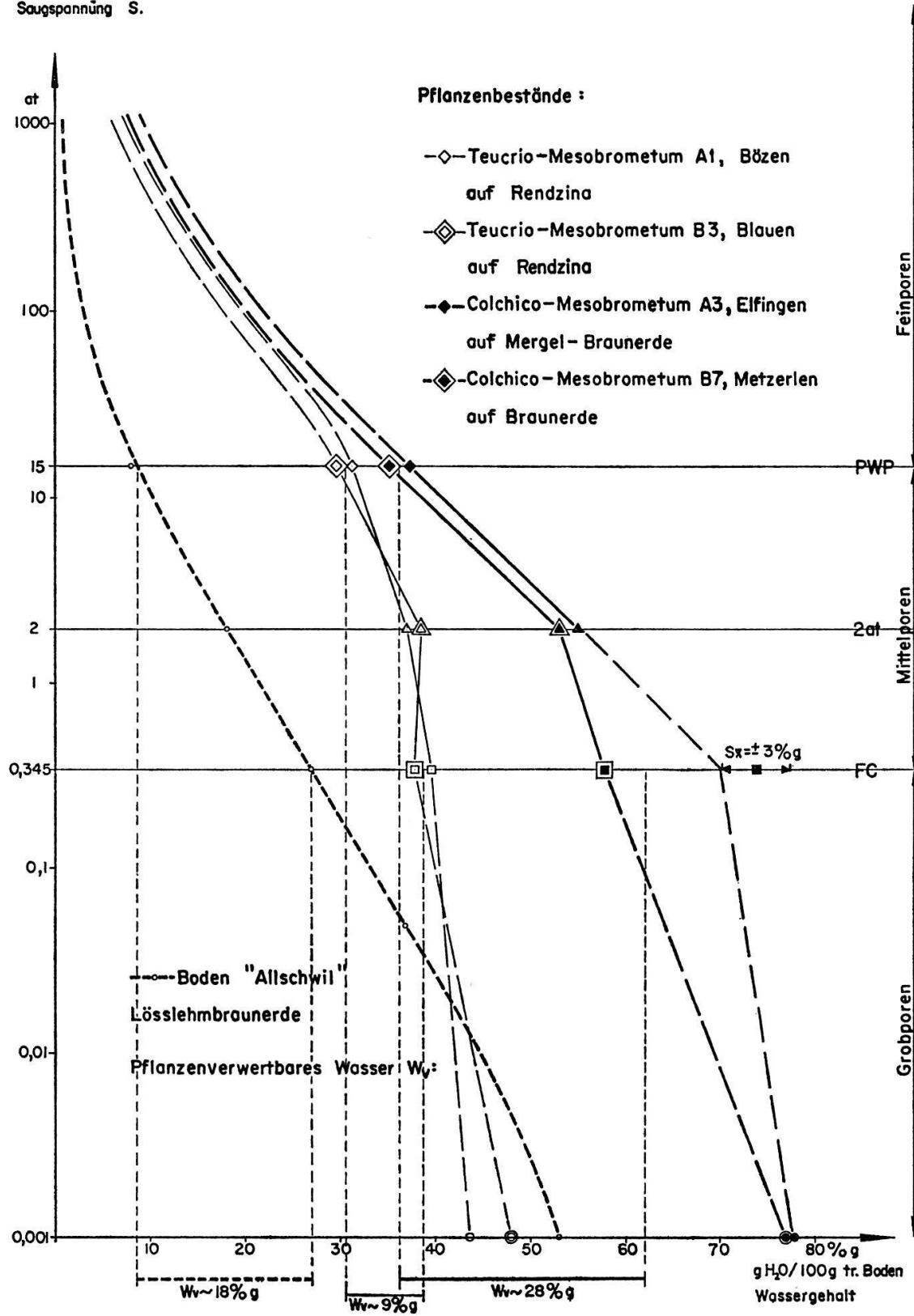


Abb. 5. Desorptionskurven und verwertbares Wasser von Böden unter Mesobrometen (ca. 0-10 cm Tiefe) und aus Richard (1959), der Lösslehmbräunerde "Allschwil" (25-35 cm Tiefe). Wassergehalte in Gewichtsprozenten.

Saugspannung S.

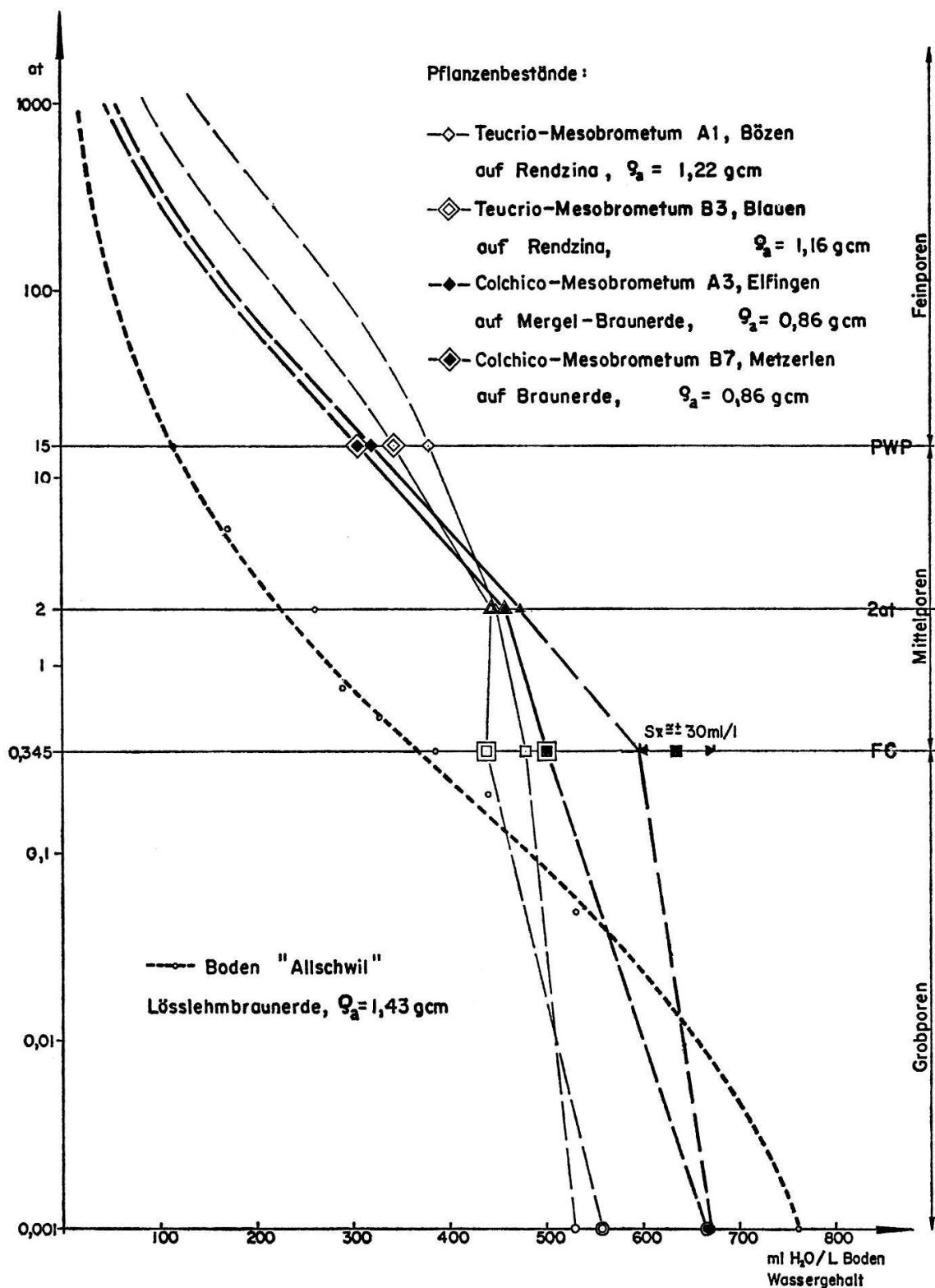


Abb. 6. Desorptionskurven von Böden unter Mesobrometen (~0-10cm Tiefe) und, aus Richard(1959), der Lösslehmbräunerde "Allschwil" (25-35cm Tiefe). Wassergehalte in ml Wasser/L Boden.

also sogar zwei Drittel des maximalen Wassergehaltes. Was für ein falsches Bild von der Wasserversorgung der Trespen-Halbtrockenrasen geben also die durch Trocknung bei 105 °C bestimmten «absoluten» Wassergehalte!

Die für das Grobporenvolumen erhaltenen Werte werden auf S. 72 dargestellt und diskutiert.

### c. Kapazität für pflanzenverwertbares Wasser im Hauptwurzelraum

Bei der Abschätzung der gesamten Menge Bodenwasser, die für die Versorgung der Pflanzen in Frage kommt, müssen folgende Punkte berücksichtigt werden:

1. Die Tiefe, bis zu der die Pflanzen Wasser entnehmen können. Viele Arten der Trespen-Halbtrockenrasen werden in der Literatur (ELLENBERG 1952) als Flach- bis Mitteltiefwurzler angegeben, durchwurzeln also nur die obersten 50 cm intensiv. Für die mittlere Maximaltiefe der Wurzelspitzen von 11 Arten in einem Halbtrockenrasen bei Göttingen (auf Wellenkalk) gibt BORNKAMM (1958) Werte von 20 cm (bei *Hieracium pilosella* und bei *Festuca ovina* s.l.) bis zu 70 cm (bei *Bromus erectus* und bei *Scabiosa columbaria*) an.
2. Die Menge pflanzenverwertbaren Wassers in den verschiedenen Horizonten. Diese nimmt aus strukturellen Gründen (Porenverteilung) in einem Bodenprofil von oben nach unten ab (siehe Tab. 7, S. 60).
3. Der Skelettgehalt in den einzelnen Horizonten. Dieser nimmt im allgemeinen von oben nach unten zu, also wiederum die Menge verwertbaren Wassers von oben nach unten ab (siehe z.B. ZOLLER 1947 und 1954b und BRÜGGER et al. 1963).
4. Grundwasser oder Hangwasser. Diese beiden Faktoren spielen, wie die Bodenprofile zeigen, für die Versorgung des *Teucrio-Mesobrometum* (ausser Probefläche D3) keine, für die des *Colchico-Mesobrometum* hingegen eine bedeutende Rolle. Wenige Meter neben den Probeflächen A3 und A4 fliesst sogar ein zeitweise wasserführender Bach.
5. Der kapillare Wasseraufstieg aus tieferen Bodenschichten. Dieser ist meist sehr langsam (wenige mm/Tag), und die Aufstiegshöhe beträgt höchstens einige Dezimeter (SCHEFFER und SCHACHTSCHABEL 1966). Er spielt für die Wasserversorgung der untersuchten Halbtrockenrasen keine Rolle, da sie keinen oberflächennahen Grundwasserspiegel haben (vgl. hingegen das *Stachyo-Brometum* in ELLENBERG und KLÖTZLI 1967).

Bei der Aufnahme der Bodenprofile (siehe S. 48) konnten wichtige Aufschlüsse zu den Punkten 1, 3, 4 und 5 gewonnen werden.

Aus den Werten der Tab. 7 (S. 60) kann, unter Berücksichtigung der Punkte 1 bis 5, die Kapazität für pflanzenverwertbares Wasser im Hauptwurzelraum (oberste 50–60 cm) durch Extrapolation berechnet werden. In Böden der Probeflächen A1 und B3 ist diese Kapazität höchstens dreimal so gross wie in den obersten 10 cm; denn bei der Probefläche A1 steht schon in 20 cm das Muttergestein an, bei B3 ist dies in 30 cm der Fall. Bei der Probefläche B7 hat es zwischen 25 und 40 cm sehr skelettreiche Schichten (Skelettgehalt >50%), welche gegen unten in weniger skelettreiche übergehen. Die Kapazität für verwertbares Wasser in den obersten 50–60 cm wird also etwa zweimal so gross sein wie die in den obersten 20 cm. Bei der Probefläche A3 ist die Schätzung schwieriger. Weniger als doppelt so gross wie in den obersten 20 cm wird die Kapazität für verwertbares Wasser im Hauptwurzelraum jedoch nicht sein, denn der Anteil an verwertbarem Wasser nimmt unterhalb 20 cm Tiefe nicht mehr so stark ab wie zwischen 2–10 cm (279 ml/l) und 12–20 cm (210 ml/l).

In Tab. 8 (S. 65) sind die durch diese Extrapolation erhaltenen Werte sowie die, die KÜNZLI (1967) in den Böden von Düngewiesen bestimmt hat, zusammengestellt. Die Kapazität für pflanzenverwertbares Wasser (=maximale

Tab. 8. Kapazität für pflanzenverwertbares Wasser (=maximale Wasserreserve) im Hauptwurzelraum unter Trespen-Halbtrockenrasen und, aus KÜNZLI (1967), unter Glatthaferwiesen.

Pflanzengesellschaft	Probefläche	Horizonte cm	verwertbares Wasser mm
<i>Teucrio-Mesobrometum</i>	A 1	bis 50–60	30
<i>Teucrio-Mesobrometum</i>	B 3	bis 50–60	29
Durchschnitt		bis 50–60	30
Salbei-Glatthaferwiese	A 622	bis 70	61*
Salbei-Glatthaferwiese	A 632	bis 55	48*
<i>Colchico-Mesobrometum</i>	A 3	bis 50–60	98
<i>Colchico-Mesobrometum</i>	B 7	bis 50–60	73
Durchschnitt		bis 50–60	86
Glatthaferwiese, typische	A 492	bis 70	80*
Glatthaferwiese, typische	A 621	bis 80	118*

\* Verwertbares Wasser definiert als Wassergehalt bei 0,1 at minus Wassergehalt bei 15 at

Wasserreserve) im Hauptwurzelraum (oberste 60 cm) beträgt beim *Teucrio-Mesobrometum* etwa 30 mm. Beim *Colchico-Mesobrometum* beträgt die Kapazität für pflanzenverwertbares Wasser etwa 90 mm. Nach FREI und JUHÁSZ (1963) sind Wasserreserven von weniger als 100 mm schon als gering anzusehen. Die Wasserreserve im Wurzelraum der trockenen Assoziation ist also sehr gering. Bei der frischen Assoziation ist die Wasserreserve hingegen als fast genügend anzusehen, dies um so mehr als in den Horizonten unterhalb des Hauptwurzelhorizontes auch noch verwertbares Wasser vorhanden ist, das die Pflanzen in Trockenperioden durch einzelne tiefer reichende Wurzeln aufnehmen können.

Wie gesagt sind in Tab.8 den soeben diskutierten Werten noch diejenigen gegenübergestellt, die KÜNZLI (1967) für die den Halbtrockenrasen standörtlich entsprechenden Düngewiesen berechnet hat. KÜNZLI erhielt meist höhere Werte, weil er auch das Wasser, das mit 0,1–0,345 at vom Boden festgehalten wird, im verwertbaren Wasser miteinbezog, was bei den eigenen Messungen nicht geschehen ist. Bestünde nicht dieser methodische Unterschied, so wäre die Übereinstimmung zwischen den Ergebnissen von KÜNZLI und den eigenen noch besser.

#### d. Wasserverbrauch

Nach PISEK und CARTELLIERI (1941) beträgt an einem sonnigen Sommertag der Wasserverbrauch (Transpiration) der Pflanzendecke einer «Trockenwiese» (mageres *Brometum*) etwa 2,6 mm. Die Artenliste dieser Trockenwiese zeigt, dass sie dem *Teucrio-Mesobrometum* ähnlich ist; daher kann die Transpirationszahl von 2,6 mm Wasser/Tag für diese Assoziation übernommen werden.

In der gleichen Arbeit ist auch der Wasserverbrauch einer «mähreifen Fettwiese» angegeben (4,3 mm/Tag). Mit Hilfe dieses Wertes lässt sich der Wasserverbrauch des *Colchico-Mesobrometum* abschätzen. Die Pflanzendecke dieser Assoziation ist üppiger als die des *Teucrio-Mesobrometum*, aber weniger üppig als die einer «mähreifen Fettwiese». Ihr Wasserverbrauch liegt also sicher zwischen den Werten dieser beiden Pflanzengesellschaften. Er kann mit 3,4 mm/Tag angenommen werden, dem Mittel aus den obigen Werten.

Auch durch Evaporation direkt von der Bodenoberfläche geht für den Standort Wasser verloren. Sicher ist beim *Colchico-Mesobrometum* die Evaporation im Vergleich zur Transpiration gering, weil es 100% des Bodens deckt und recht üppig ist. Anders liegen die Verhältnisse beim *Teucrio-Mesobrometum*, das meist nur 80–90% deckt und viel weniger üppig ist. Hier spielt die Evaporation sicher eine Rolle. Bei den Überlegungen und Berechnungen der

folgenden Kapitel wurde aber, der Einfachheit halber, die Evaporation nicht berücksichtigt.

#### e. Wasserversorgung während der Untersuchungsperiode

Die in den folgenden Kapiteln mitgeteilten Ergebnisse sind nicht abschliessend, sondern sie stellen den Versuch dar, mit Hilfe von Literaturangaben und den eigenen Messwerten Einblicke in den Wasserhaushalt der Trespen-Halbtrockenrasen zu gewinnen; denn es ist ja nicht möglich, mit 4 Desorptionskurven und den üblichen Wassergehaltsbestimmungen die Wasserversorgung zweier Assoziationen zu charakterisieren.

##### Wasserversorgung des *Teucrio-Mesobrometum*

Die durchschnittliche Wasserversorgung des *Teucrio-Mesobrometum* genügte nicht, um ein optimales Wachstum zu ermöglichen, und dies, obwohl die Untersuchungsperiode recht feucht war. Nach Abb. 6 (S. 63) entspricht dem durchschnittlichen Wassergehalt der Feinerde in 1–7 cm Tiefe (420 ml/l Boden) die recht grosse Saugspannung von etwa 3 at. Dieser Wert besagt, dass den Pflanzen im Oberboden meistens nur langsam und mit grossem Energieaufwand aufnehmbares Wasser zur Verfügung stand, der Oberboden also trocken war. In Anbetracht der feuchten Witterung, die während der Untersuchungsperiode herrschte, erstaunt diese Tatsache sehr. Das rasche Austrocknen hängt aber natürlich damit zusammen, dass die Böden übermäßig durchlässig sind, das Gravitationswasser somit schon nach 12–48 Stunden aus dem Wurzelraum nach unten abgeflossen ist. Ausserdem ist der leicht aufnehmbare Anteil des verwertbaren Wassers ( $S \leq 0,8$ –1 at) sehr klein, nach Abb. 6 (S. 63) nur 2–4 mm/0–10 cm Tiefe, also rasch verbraucht. Wenige Tage, nachdem es geregnet hat, ist der Oberboden des *Teucrio-Mesobrometum* also wieder trocken (vgl. auch ZOLLER 1954 b, Abb. 5).

Dem am 16. Mai 1966 gemessenen Minimalwert von 280 ml Wasser/l Boden sowie den dreimal gemessenen Werten von 320 ml/l entsprechen Saugspannungen, die eindeutig grösser als diejenigen am permanenten Welkepunkt sind. Dann war also aus dem Oberboden (1–7 cm) überhaupt kein Wasser mehr aufzunehmen. Die Pflanzen welkten aber trotzdem nicht, da sie aus tieferen Bodenschichten noch genügend Wasser aufnehmen konnten.

##### Wasserversorgung des *Colchico-Mesobrometum*

Während der recht feuchten Untersuchungsperiode waren die Pflanzen des *Colchico-Mesobrometum* meist gut mit Wasser versorgt.

Nach Abb. 6 (S. 63) entspricht dem durchschnittlichen Wassergehalt der Feinerde in 1–7 cm Tiefe (644 ml/l Boden) eine Saugspannung von grössen-

ordnungsmässig 0,01 at, also kleiner als die Feldkapazität. Der Oberboden war also, wie das auch bei den Probeentnahmen beobachtet wurde, meist partiell mit Wasser gesättigt. Für das schlechte Abfliessen des Gravitationswassers sind sicher die undurchlässigen Tonschichten verantwortlich, die bei den Profilaufnahmen festgestellt wurden.

Den vier geringsten im Oberboden gemessenen Wassergehalten, zwischen 410 und 450 ml/l Boden, entsprechen Saugspannungen zwischen 2 und 4 at. Dies bedeutet, dass dann im Oberboden nur noch langsam aufnehmbares Wasser vorhanden war. Es trat aber trotzdem wohl keine Verringerung der Wachstumsgeschwindigkeit ein, da in tiefer gelegenen Bodenschichten noch genug leicht aufnehmbares Wasser vorhanden war.

Über den Einfluss der hohen Wassersättigungsgrade der Böden des *Colchico-Mesobrometum* auf die Sauerstoffversorgung der Wurzeln siehe S. 72.

#### Vergleich zwischen den beiden Assoziationen

Die durchschnittliche Wasserversorgung der Pflanzen des *Teucrio-Mesobrometum* während der Untersuchungsperiode war ungenügend. Nur ausnahmsweise war die Wasserversorgung der Pflanzen des *Colchico-Mesobrometum* aus dem Oberboden gleich schlecht wie die der Pflanzen des *Teucrio-Mesobrometum*; sonst war sie immer gut. Vereinfacht und prägnant ausgedrückt: «Wenn das *Colchico-Mesobrometum* ausnahmsweise schlecht mit Wasser versorgt war, so war es gleich stark mit Wasser versorgt wie das *Teucrio-Mesobrometum* im Durchschnitt.»

Es ist sehr bemerkenswert, dass sogar während des feuchten Sommers 1965 so entscheidende Unterschiede in der Wasserversorgung der beiden Pflanzengesellschaften festgestellt werden konnten.

#### f) Wasserversorgung während Trockenperioden; die entscheidende Bedeutung des Wasserfaktors

Die in den vorhergehenden Kapiteln dargelegten Ergebnisse ermöglichen es, einige Berechnungen zur Wasserversorgung während Trockenperioden anzustellen. Das Resultat dieser Berechnungen wird mit den von ZOLLER (1954b) während der trockenen Sommer 1947 und 1949 gemessenen Bodenwassergehalten verglichen.

Die Kapazität an pflanzenverwertbarem Wasser im gesamten Wurzelraum beträgt am Standort des *Colchico-Mesobrometum* 86 mm, an dem des *Teucrio-Mesobrometum* 30 mm (Tab. 8, S. 65). Dies bedeutet, dass unter sonst vergleichbaren Bedingungen die Pflanzen auf dem feuchten Standort dreimal

später unter Wassermangel zu leiden beginnen als auf dem trockenen. Der Einfluss des Lokalklimas auf die Evapotranspiration verstärkt diesen, wie wir sehen werden, entscheidenden Unterschied zwischen den beiden Standorten noch mehr, denn das *Colchico-Mesobrometum* stockt meist auf Nordhängen, das *Teucrio-Mesobrometum* meist auf offenen, sonnigen Südhängen.

Die Klimaverhältnisse haben die Bodenbildung und damit die Wasserkapazität des Bodens entscheidend beeinflusst. Somit liegt letzten Endes im Unterschied im Lokalklima eine der Hauptursachen für die Verschiedenheit von *Colchico-Mesobrometum* und *Teucrio-Mesobrometum* (vgl. auch S. 51), dies um so mehr als die beiden Assoziationen nicht auf grundlegend verschiedener geologisch-petrographischer Unterlage stocken. Auch die Unterschiede in der Bewirtschaftung sind, wenigstens in gewissen Gebieten, nicht sehr wesentlich. Man könnte also sagen, dass der Bodenwasserfaktor nur eine der «Formen» ist, in denen sich der entscheidende lokalklimatische Unterschied zwischen dem *Colchico-Mesobrometum*- und dem *Teucrio-Mesobrometum*-Standort auf die Pflanzen auswirkt. Im Laufe der Zeit hat auch die Pflanzendecke selbst wesentlich dazu beigetragen, dass sich die beiden Standorte so sehr voneinander unterscheiden – Klima und Boden bzw. geologische Unterlage sind aber doch in erster Linie ausschlaggebend.

Am stärksten und am entscheidendsten wirkt sich der Bodenwasserfaktor während Trockenperioden aus. Einige Berechnungen sollen dies verdeutlichen.

Die Zeitspanne bis zum Erreichen des permanenten Welkepunktes ist die Summe aus der Zeitspanne, die verstreicht, bis sich die Feldkapazität im Boden eingestellt hat, und der Zeitspanne, für die das pflanzenverwertbare Wasser ausreicht.

Es kann angenommen werden, dass sich nach einem starken Regen die Feldkapazität in den meist normaldurchlässigen Böden des *Colchico-Mesobrometum* innert 3 Tagen einstellt, in den übermäßig durchlässigen des *Teucrio-Mesobrometum* hingegen schon innert 2 Tagen.

Die Zeitspanne, für die das verwertbare Wasser ausreicht, kann nicht berechnet werden, da die Pflanzen ihren Wasserverbrauch (durch Transpiration) mit abnehmendem Bodenwassergehalt reduzieren (vgl. S. 59 und z. B. FREI 1954) und die Abhängigkeitsbeziehung zwischen dem Wasserverbrauch unter natürlichen Bedingungen und dem Bodenwassergehalt nicht bekannt ist. Um aber trotzdem einen Einblick in die Wasserversorgung der Halbtrockenrasen während Trockenperioden zu erhalten, soll nun berechnet werden, wie viele Tage es ginge, bis alles verwertbare Wasser verbraucht wäre, wenn der Wasserverbrauch konstant bliebe. Diese Zeitspanne erhält man durch die Division der Kapazität für verwertbares Wasser (86 mm bei der feuchten Assoziation, 30 mm bei der trockenen) durch den Wasserverbrauch (3,4 mm/Tag bzw. 2,6 mm/Tag). Es ergibt sich für das *Colchico-Mesobrometum* eine Zeitspanne von 25 Tagen, für das *Teucrio-Mesobrometum* eine solche von 12 Tagen.

Addiert man zu diesen Zahlen die Anzahl Tage, die es geht, bis sich die Feldkapazität eingestellt hat, so erhält man die niederschlagsfreie Zeitspanne, die nach einem ergiebigen Regen verstreicht, bis der Boden kein von den Pflanzen aufnehmbares Wasser mehr enthält, unter der Voraussetzung, dass der Wasserverbrauch konstant ist. Diese Zeitspanne beträgt beim *Colchico-Mesobrometum* 4 Wochen, beim *Teucrio-Mesobrometum* 2 Wochen. Es ist bemerkenswert, dass sich ein derart grosser Unterschied zwischen den beiden Assoziationen ergibt, obwohl für die Berechnung der Wasserverbrauchswert derjenigen Pflanzengesellschaft benutzt wurde, die an den Standort angepasst ist. Trockenperioden (nach der Definition von DIECKMANN 1930) von 2 oder mehr Wochen Länge kommen während der Hauptvegetationszeit in der Gegend von Basel durchschnittlich alle 6 Jahre vor, solche von 4 oder mehr Wochen Länge gibt es durchschnittlich alle 60 Jahre (berechnet aus Angaben in BIDER 1956). Dies bedeutet, dass auf dem Standort des *Teucrio-Mesobrometum* nur Arten konkurrenzfähig sind und bleiben, die Dürrezeiten überstehen können (vgl. ELLENBERG 1963, S. 626–628). Auf die verschiedenen Anpassungsformen an Trockenperioden, vor allem durch Verminderung des Wasserverbrauches, sei hier nicht näher eingetreten (siehe darüber ELLENBERG 1963, WALTER 1962a und b, BORNKAMM 1958, KILLIAN und LEMÉE 1956 usw.). Die Arten auf dem Standort des *Colchico-Mesobrometum* brauchen hingegen an Dürre nicht angepasst zu sein, denn der Wasservorrat würde, sogar ohne eine Verminderung des Wasserverbrauches, für praktisch alle im Untersuchungsgebiet vorkommenden Trockenperioden ausreichen. Die Bezeichnungen Trespen-«Halbtrocken»rasen und *Colchico-«Meso»brometum* für diese Pflanzengesellschaft sind also ökologisch gesehen unzutreffend und würden besser durch die Bezeichnungen «Trespenrasen» und «*Colchico-Brometum*» ersetzt.

Zur Untermauerung all dieser Überlegungen und Berechnungen werden nun die von ZOLLER (1954b) in den trockenen Sommern 1947 und 1949 gemessenen Bodenwassergehalte mit Hilfe der eigenen Messwerte für die Feldkapazität, den 2-at-Wert und den permanenten Welkepunkt interpretiert. Diese Messwerte sind in Abb. 7, S. 71, graphisch dargestellt. Die Kurven zeigen folgendes:

- Der Boden des *Colchico-Mesobrometum* trocknete weniger rasch aus als der des *Teucrio-Mesobrometum* (Steilheit der Kurven).
- Beim *Colchico-Mesobrometum* wurde der permanente Welkepunkt in der Feinerde in 3–7 cm Tiefe nach 15 Tagen erreicht, beim *Teucrio-Mesobrometum* schon nach 6 Tagen. Die Pflanzen welkten dann natürlich noch nicht, weil in tieferen Schichten noch genügend verwertbares Wasser vorhanden war.

Wassergehalt in % des Trockengewichts

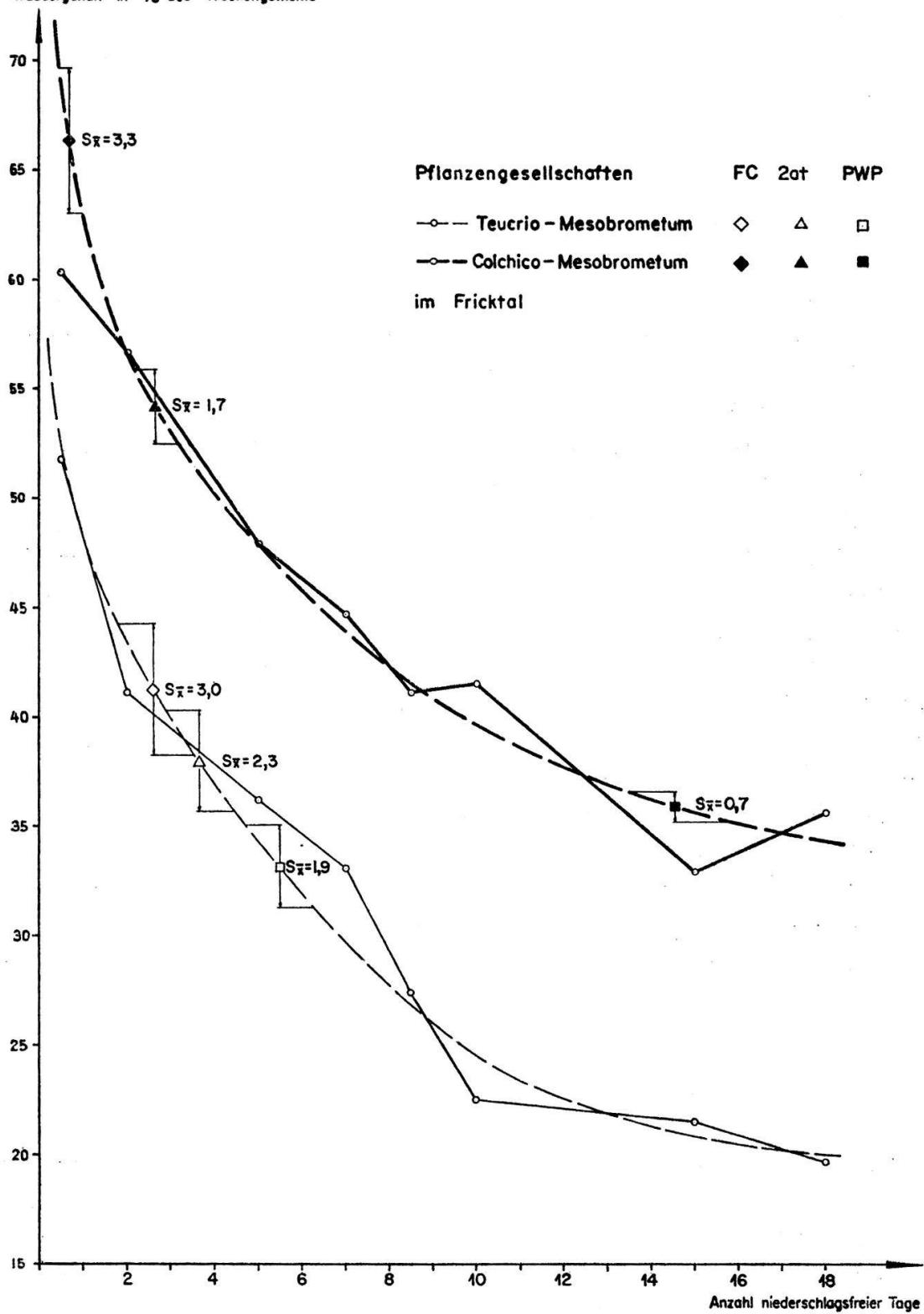


Abb. 7. Wassergehalte (in Gewichtsprozenten) der Feinerde in 3-7cm Tiefe unter Mesobremeten des Fricktals in Abhängigkeit von Trockenperioden. Umgerechnet aus Zoller (1954) und mit den Messergebnissen für FC, 2at und PWP ergänzt.

Die Verhältnisse in 3–7 cm Tiefe können wohl als Symptom für die Verhältnisse im Hauptwurzelraum betrachtet werden. Somit geht auch aus den Messungen von ZOLLER (1954b) sehr deutlich hervor, wie stark sich die beiden Assoziationen in der Wasserversorgung voneinander unterscheiden.

#### g. Bodenwassergehalte und Luftversorgung der Wurzeln

Der biologisch wichtige Faktor der Durchlüftung des Bodens hängt entscheidend vom Wassergehalt ab, weil die Grob- und die Mittelporen je nach dem Wassergehalt mit Luft oder mit Wasser gefüllt sind.

In den Oberböden des *Teucrio-Mesobrometum* beträgt das Grobporenvolumen 50–114 ml/l (Durchschnitt 82 ml/l). Die Bodendurchlüftung war aber trotz dieses relativ kleinen Grobporenanteils nicht schlecht, da sogar während der recht feuchten Untersuchungsperiode diese Poren meist mit Luft gefüllt waren. Dies geht daraus hervor, dass dem durchschnittlichen Wassergehalt der Feinerde (420 ml/l) eine Saugspannung entspricht, die grösser als die Saugspannung bei Feldkapazität ist (vgl. Abb. 6, S. 63).

Beim *Colchico-Mesobrometum* liegen die Verhältnisse gerade umgekehrt. Das Grobporenvolumen beträgt in 2–11 cm Tiefe 70–169 ml/l (Durchschnitt 119 ml/l), in 12–20 cm Tiefe durchschnittlich 118 ml/l. Es würde genügen, um eine gute Bodendurchlüftung zu gewährleisten, denn nach BAVER (1956) treten Sauerstoffmangel und somit Hemmung des Wurzelwachstums erst bei einem Luftporengehalt von weniger als 100 ml/l ein. Wie aus Abb. 6 aber hervorgeht, entspricht dem durchschnittlichen Wassergehalt (644 ml/l) eine Saugspannung von größenordnungsmässig 0,01 at. Dies besagt, dass meist ein grosser Teil der Grobporen mit Wasser gefüllt war, so dass die Luftversorgung der Wurzeln ungenügend war.

#### h. Bodenwassergehalte und spezifische Wärme der Böden

Der Bodenwassergehalt beeinflusst das Wärmeklima des Bodens entscheidend. Der Grund hierfür liegt darin, dass sich die drei Phasen des Bodens in der spezifischen Wärme und in der Wärmeleitfähigkeit stark voneinander unterscheiden:

Phase	spez. Wärme
feste Bodenteilchen	$0,58 \text{ cal cm}^{-3} \text{ grad}^{-1}$
Wasser	1,00
Luft	0,0003

Aus diesen Werten ist ersichtlich, dass sich nasse Böden langsamer erwärmen und bei gleichem Wärmeangebot weniger hohe Temperaturen erreichen als trockene Böden. In den folgenden Ausführungen wird der Einfluss der Wärmefähigkeit nicht berücksichtigt, da er sehr schwierig zu erfassen ist.

Die durchschnittlichen Wassergehalte der Feinerde betragen im Oberboden des *Teucrio-Mesobrometum* 420 ml/l Boden, in dem des *Colchico-Mesobrometum* 644 ml/l (vgl. Tab. 4, S. 52). Die festen Bodenteilchen nehmen etwa 460 ml/l bzw. 330 ml/l ein (vgl. Tab. 5, S. 56). Eine grobe Überschlagsrechnung mit diesen Werten zeigt, dass die spezifische Wärme des Oberbodens des *Colchico-Mesobrometum* etwa 20 % höher ist als die des *Teucrio-Mesobrometum*. Um die Oberböden der feuchten Assoziation auf dieselbe Temperatur zu erwärmen wie die der trockenen, ist also 20 % mehr Wärme nötig (bei den oben angegebenen durchschnittlichen Wassergehalten). Bei der gleichen Temperatur und den betreffenden Wassergehalten enthalten die Oberböden des *Colchico-Mesobrometum* 20 % mehr Wärme als die des *Teucrio-Mesobrometum*; sie kühlen sich also langsamer ab. Aus diesen bodenphysikalischen Gegebenheiten lässt sich ableiten, dass der Temperaturlang in den Oberböden des *Teucrio-Mesobrometum* höhere Maxima und tiefere Minima erreicht und dass die Durchschnittstemperatur höher liegt als beim *Colchico-Mesobrometum*. Diese Tatsachen sind für die Pflanzen vor allem in den Übergangsjahreszeiten, während Hitze- und während Trockenperioden von Bedeutung.

## E. Diskussion

### Stickstoffversorgung

Die Stickstoffversorgung der Trespen-Halbtrockenrasen ist gering. Der Vergleich der Stickstoffanlieferung aus dem Boden unter einem Halbtrockenrasen, 0,2–0,3 kg/Are und Jahr, mit den Stickstoffmengen, die die ihnen standörtlich entsprechenden Glatthaferwiesen (*Arrhenatheretum*) mit der Düngung erhalten, 0,6–1 kg/Are und Jahr (GISIGER 1968), zeigt dies sehr deutlich.

Die auf feuchten bis nassen Standorten vorkommenden ungedüngten Pfeifengraswiesen (*Molinietum*) und Seggenrieder (z. B. das *Caricetum davallianae*) sind etwa gleich schlecht mit Stickstoff versorgt wie die Trespen-Halbtrockenrasen (LEÓN, im Druck). Es kann also festgehalten werden, dass den Pflanzen der gedüngten Wiesengesellschaften etwa 2–5mal mehr Stickstoff zur Verfügung steht als denen der ungedüngten.

Zum Vergleich sei noch auf die Stickstoffversorgung in Wäldern hingewiesen. Im Oberboden (0–10 cm) eines schweizerischen Hainsimsen-Buchenwaldes z.B. mass ELLENBERG (1964) eine Stickstoffakkumulation von umgerechnet 1 kg/Are und Jahr\*. ZÖTTL (1960) stellte in Bayern in der organischen Auflage in einem schlechtwüchsigen Föhrenbestand eine Stickstoffanlieferung von rund 0,09 kg/Are und Jahr fest, in einem gutwüchsigen Fichtenbestand eine solche von 0,78 kg/Are und Jahr. Die Stickstoffversorgung der Buchenwälder, auf deren Standort die Halbtrockenrasen vorkommen, ist noch nicht untersucht worden. Sie dürfte aber besser sein als die der Halbtrockenrasen, da in Wäldern der äussere Stickstoffkreislauf intensiver ist als in Wiesen.

Die Ursache für die Stickstoffarmut der Halbtrockenrasen liegt vor allem darin, dass bei der Mahd dem Stoffkreislauf immer auch Stickstoffverbindungen entzogen werden und dass auch bei der extensiven Beweidung die Menge des anfallenden Stickstoffs kleiner oder gleich gross wie der Entzug ist. Der Heuertrag der Trespen-Halbtrockenrasen liegt nach ELLENBERG (1952) bei 15–20 dz/ha. Der Stickstoffgehalt dieses verhältnismässig guten Heus kann nach GISIGER (1968) mit etwa 1,7% angesetzt werden. Der jährliche Stickstoffentzug beträgt also 0,25–0,35 kg/Are. Dass bei diesem beständigen Stoffentzug überhaupt noch geschlossene Rasen erhalten bleiben, liegt daran, dass durch die Knöllchenbakterien in den Wurzeln der Leguminosen, durch nichtsymbiotische Mikroorganismen und auch durch das Regenwasser dem Stoffkreislauf immer wieder Stickstoff zugeführt wird.

Der jährliche Stickstoffgewinn durch die Bindung von Luftstickstoff in den Wurzelknöllchen der Leguminosen wird in STRASBURGER (1962) (wohl für Reinbestände von Leguminosen) mit mehr als umgerechnet 0,2–0,4 kg/Are angegeben. Obwohl die Leguminosen in den untersuchten Halbtrockenrasen nur 5–15% der Fläche decken, tragen sie doch wesentlich dazu bei, dass die Böden nicht mit der Zeit völlig an Stickstoff verarmen, denn in so mageren Rasen ist jeder Stickstoffgewinn wichtig.

Die Menge der anorganischen Stickstoffverbindungen, die jährlich mit den Niederschlägen in den Boden gelangt, beträgt in Schweden ungefähr 0,05 kg/Are (EMANUELSSON et al. 1954). In der Schweiz werden im Alpthal (Kanton Schwyz) zur Zeit Messungen des Stickstoffgehaltes des Niederschlagswassers durchgeführt; sie ergeben Werte, die dem soeben erwähnten größenordnungsmässig entsprechen (Hs. M. KELLER, Birmensdorf, mdl.).

---

\* Die in der Publikation angegebenen Werte sind gemäss einer Mitteilung des Autors 10mal zu hoch.

Einschwemmung und Auswaschung von Stickstoffverbindungen spielen in den Halbtrockenrasen wohl keine bedeutende Rolle, so dass sie nicht berücksichtigt werden müssen.

Die Bilanz der soeben mitgeteilten Werte zeigt, dass aller Stickstoff, der dem Standort von aussen zukommt, durch die Nutzung wieder entzogen wird. Somit vermehrt sich das Stickstoffkapital des Standortes nie, und der Halbtrockenrasen, gekennzeichnet durch diejenigen Arten unserer Flora, die trotz so eines «schwachen» Stickstoffkreislaufes konkurrenzstark sind, bleibt als anthropogene Dauergesellschaft erhalten.

Auf die in diesem Zusammenhang sehr wichtigen Fragen, wie denn diese Pflanzengesellschaft nach der Rodung des ursprünglichen Waldes im Laufe der Zeit entstanden ist, wie sich die Artengarnitur und das Nährstoffkapital in Pflanzendecke und Boden bis zum Erreichen des Gleichgewichtszustandes verändert haben – auf diese Fragen soll hier nur hingedeutet werden, als auf ein Forschungsgebiet, in dem es durch langandauernde Experimente noch viel aufzuklären gibt.

Ein weiterer wichtiger Fragenkomplex ist, wie sich diese Wiesengesellschaften bei Aufhören der Nutzung verändern. Werden die Trespen-Halbtrockenrasen nicht mehr beweidet bzw. gemäht, so stellt sich, nach dem Durchlaufen vieler Zwischenstufen, wieder die natürliche Vegetation ein: recht ertragreiche Buchenwälder. Dabei wird der Humusgehalt im Oberboden immer grösser (vgl. QUANTIN 1935), das Stickstoffkapital nimmt zu, und der Stoffkreislauf wird immer intensiver. Natürliche Wiederbewaldungsstadien von nicht mehr genutzten Halbtrockenrasen können in der Umgebung von Basel vielerorts beobachtet werden.

### Wasserversorgung

Die Ergebnisse der Untersuchungen zum Wasserfaktor sind bereits ausführlich diskutiert worden. Es genügt, hier nochmals festzuhalten, dass das *Teucrio-Mesobrometum* schlecht mit Wasser versorgt ist, das *Colchico-Mesobrometum* hingegen gut. Diese Tatsache sowie Unterschiede im Lokalklima, weniger auch Unterschiede in der Stickstoffversorgung, sind für den Unterschied zwischen den beiden Pflanzengesellschaften entscheidend.

Die Trespen-Halbtrockenrasen nehmen in bezug auf den Wasserfaktor eine Mittelstellung zwischen den echten Trespen-Trockenrasen, die auf sehr flachgründigen und trockenen Böden in niederschlagsarmen Gegenden vorkommen, und den Pfeifengraswiesen ein. Diese wachsen auf durch Grund- oder Hangwasser beeinflussten Böden. Auf nur schwach durch Grundwasser beeinflus-

ten Böden kommt nach ELLENBERG und KLÖTZLI (1967) auch noch ein Trespen-Trockenrasen vor: das *Stachyo-Brometum*. Die Standorte dieser Assoziation und die des *Colchico-Mesobrometum* sind gut mit Wasser versorgt, aber nie übernässt, so dass auf ihnen «Trockenheitszeiger» und «Feuchtigkeitszeiger» zusammen vorkommen und die meisten der bei uns angebauten Kulturpflanzen gedeihen können. Darum werden gerade diese Standorte schon seit langem intensiv bewirtschaftet.

### Einfluss von Stickstoff- und Wasserversorgung auf die Artengarnitur

Warum kommen in den Trespen-Halbtrockenrasen gewisse Arten vor und andere nicht – wie beeinflussen der Stickstoff- und der Wasserfaktor die Artengarnitur\*? Dies sind Hauptfragen, die man sich in diesem Zusammenhange stellen wird.

Der Weg, der zur Beantwortung dieser Fragen führen kann, ist in ELLENBERG (1963, S. 634) ausführlich dargestellt: «Letzten Endes ist... das Vorkommen oder Fehlen der Trockenrasen-Pflanzen auf natürlichen Standorten geringer oder grösserer Feuchtigkeit eine reine Konkurrenzfrage.» Physiologisch gesehen können viele Arten auf den meisten Standorten mehr oder weniger gut gedeihen. Ob sie aber in der Natur, also ökologisch-soziologisch gesehen, auf einem bestimmten Standort vorkommen oder nicht, hängt von der Konkurrenzkraft der Art in der Pflanzengesellschaft auf dem betreffenden Standort ab. Die Konkurrenzkraft einer Art ist nicht unbedingt im Bereich ihres physiologischen Optimums am grössten. Gerade bei den meisten Arten der Trockenrasen ist das Gegenteil der Fall: «Ihr ökologisch-soziologisches Optimum liegt im Bereich ihres physiologischen Minimums» (ELLENBERG 1963, S. 634).

Die vorliegenden Untersuchungen deuten darauf hin, dass es im *Teucrio-Mesobrometum* der Stickstoff- und Wassermangel, im *Colchico-Mesobrometum* der Stickstoffmangel ist, der das gute Gedeihen gewisser sonst weit verbreiterter und konkurrenzstarker Wiesenpflanzen verhindert. Für die Artengarnitur dieser Pflanzengesellschaften ist namentlich entscheidend, dass *Arrhenatherum elatius*, *Dactylis glomerata* und andere Gräser, einige *Compositae* und *Umbelli-*

---

\* Die durch Düngung und/oder bessere Wasserversorgung bewirkten Verschiebungen in der Artengarnitur können durch den Vergleich der Vegetationstabellen in ZOLLER (1954 b), in KLÖTZLI (im Druck) und in SCHNEIDER (1954) miteinander leicht ermittelt werden.

*ferae* in ihnen nicht optimal gedeihen oder sogar fehlen. Deswegen herrscht ein «mildes Konkurrenzklima». Dieses ermöglicht es einer ganzen Anzahl weniger konkurrenzstarker Arten, wie den *Orchidaceae*, einigen *Gentianaceae*, den *Thesium-Arten*, *Teucrium montanum* und anderen, sich im *Teucrio-Mesobrometum* bzw. im *Colchico-Mesobrometum* zusammenzufinden. Diese Assoziationen gehören darum zu den artenreichsten Grünlandgesellschaften Mitteleuropas.

### Die entscheidenden Standortsfaktoren

Auf Grund der Publikationen von ZOLLER (1947, 1954) und der eigenen Beobachtungen und Messungen kann nun, nach der von BACH (1950) aufgezeigten Methode, versucht werden, die für die Trespen-Halbtrockenrasen im Jura bei Basel entscheidenden Standortsfaktoren zusammenfassend darzustellen. Dabei darf freilich nicht vergessen werden, dass sich die entscheidenden Standortsfaktoren gegenseitig zum Teil ersetzen können.

Für den Verband des *Mesobromion* (mit Ausnahme des *Dauco-Salvio-Mesobrometum*, des *Tetragonolobo-Molinietum* und gewisser *Brachypodium pinnum*-Bestände) sind entscheidende Standortsfaktoren:

1. Mahd, an trockenen Orten auch extensive Beweidung, aber dann verbunden mit Ausreutung alle 5–15 Jahre, damit das durch Rodung entstandene Grünland erhalten bleibt.
2. Keine langandauernde Vernässung im Oberboden, sonst entstehen verschiedene Pfeifengraswiesen (*Molinietum*) und Seggenrieder.
3. Nicht extrem flachgründiger und trockener Boden. Auf solchen gedeihen Bestände, die zu den echten Trespen-Trockenrasen (*Xerobrometum*) oder, an steilen und rutschigen Hängen und Felstreppen, zu den Blaugrasrasen (*Seslerietum*) gehören.
4. Keine Düngung, ausser der bei der extensiven Beweidung; sonst entstehen das *Dauco-Salvio-Mesobrometum* oder verschiedene Glatthaferwiesen (*Arrhenatheretum*).

Für gut ausgebildete Bestände des *Teucrio-Mesobrometum* sind außerdem noch folgende Standortsfaktoren entscheidend:

5. Südost- bis Südwest-Exposition oder ebene Lage auf flachgründigem Boden, also warmes Lokalklima.

6. Geringe Wasserreserve im Hauptwurzelraum (grössenordnungsmässig 50 mm).

Für gut ausgebildete Bestände des *Colchico-Mesobrometum* sind außer den unter 1. bis 4. genannten noch folgende Standortsfaktoren entscheidend:

5. Nordost- bis Nordwest-Exposition oder, auf ebenem Boden, schattige, luftfeuchte Lage, also kühles Lokalklima.

6. Normale bis grosse Wasserreserve im Hauptwurzelraum (grössenordnungsmässig 100 mm).

## F. Zusammenfassung

Im feuchten Sommer und Herbst 1965 und im zeitweise recht trockenen Frühling 1966 wurden 9 Probeflächen in Beständen des an sonnigen, trockenen Südhängen auf Rendzinen vorkommenden *Teucrio-Mesobrometum* und 10 Probeflächen in Beständen des an schattigen Nordhängen auf frischen Braunerden gedeihenden *Colchico-Mesobrometum* ökologisch untersucht. Diese Trespen-Halbtrockenrasen\* werden nicht gedüngt und nur extensiv bewirtschaftet. Die pflanzesoziologischen Aufnahmen der 19 Probeflächen und von 20 weiteren ähnlichen Flächen sind in der Vegetationstabelle (im Anhang) zusammengestellt.

Die erhaltenen Ergebnisse sind folgende:

1. Das Jahresangebot an mineralischem, d.h. anorganischem Stickstoff, vor allem an Nitrat, in etwa 0–10 cm Bodentiefe beträgt in beiden Assoziationen  $\leq 19 \text{ mg/l}$  Boden. Zwischen den beiden Assoziationen konnte kein relevanter Unterschied festgestellt werden.

Der Vergleich des Stickstoffangebotes in den Trespen-Halbtrockenrasen mit dem in mitteleuropäischen Waldböden ergab, dass das Angebot in diesen 4–6mal grösser ist.

Durch Extrapolation wurde für das Jahresangebot im Hauptwurzelraum bei beiden Assoziationen der Wert 0,2–0,3 kg Stickstoff/Are erhalten. Das ist 3–5mal weniger, als die dem *Colchico-Mesobrometum* standörtlich entsprechenden Düngewiesen (*Arrhenatheretum*) jährlich mit der Düngung erhalten (S. 53–57 und 73–75).

2. Sogar während der recht feuchten Untersuchungsperiode war die Wasserversorgung des *Teucrio-Mesobrometum* meist nicht optimal: aus den Desorptionskurven (Abb. 6, S. 63) geht hervor, dass dem durchschnittlichen Wassergehalt in 1–7 cm Tiefe eine Saugspannung von ca. 3 at entspricht. Die niedrigsten in dieser Bodentiefe gemessenen Wassergehalte (im Mai 1966) waren geringer als die Wassergehalte am permanenten Welkepunkt. Demnach konnten die Pflanzen dann aus diesem Horizont kein Wasser mehr aufnehmen.

---

\* Da das *Colchico-Mesobrometum* vorwiegend auf frischen, also gut mit Wasser versorgten Böden vorkommt, ist die Bezeichnung «halbtrocken» für diesen Rasentyp eigentlich unzutreffend.

Die durchschnittliche Wasserversorgung des *Colchico-Mesobrometum* war gut; sogar der Oberboden war meist partiell mit Wasser gesättigt. Nur während der trockenen Wochen im Mai 1966 war die Wasserversorgung des *Colchico-Mesobrometum* so schlecht, wie die des *Teucrio-Mesobrometum* nahezu immer war. Diese Aussage darf wohl verallgemeinert werden: wenn das *Colchico-Mesobrometum* ausnahmsweise ungenügend mit Wasser versorgt ist, so ist es immerhin noch etwa gleich stark mit Wasser versorgt wie das *Teucrio-Mesobrometum* im Durchschnitt (S. 67–68).

3. Aus Saugspannungsmessungen an Bodenproben wurde berechnet, dass beim *Teucrio-Mesobrometum* in 0–10 cm Tiefe die Kapazität für pflanzenverwertbares Wasser 98 ml/l Boden beträgt: sie ist also recht gering. Beim *Colchico-Mesobrometum* beträgt die Kapazität für pflanzenverwertbares Wasser in 2–11 cm Tiefe 237 ml/l Boden, in 12–20 cm Tiefe 189 ml/l; in dieser Assoziation ist sie also relativ gross (S. 58–64).

4. Durch Extrapolation wurde die Kapazität für pflanzenverwertbares Wasser im Wurzelraum der flach bis mitteltief wurzelnden Pflanzen (bis 60 cm Tiefe) berechnet. Dabei wurde beim *Teucrio-Mesobrometum* der Wert 30 mm Wasser (= 30 l/m<sup>2</sup>) erhalten, beim *Colchico-Mesobrometum* 86 mm. Aus diesen und anderen Werten wurde berechnet, dass im *Teucrio-Mesobrometum* schon nach einer 2 Wochen dauernden sommerlichen Trockenperiode, im *Colchico-Mesobrometum* erst nach einer 4 Woche dauernden alles verwertbare Wasser verbraucht wäre, wenn die Pflanzen die Transpirationsrate bei Wassermangel nicht reduzieren würden. Sommerliche Trockenperioden von 2 Wochen kommen im Untersuchungsgebiet durchschnittlich alle 6 Jahre vor, solche von 4 Wochen alle 60 Jahre. Dies bedeutet, dass auf dem Standort des *Teucrio-Mesobrometum* nur solche Pflanzen konkurrenzfähig sind und bleiben, die Trockenperioden gut überstehen. Auf dem Standort des *Colchico-Mesobrometum* brauchen die Pflanzen hingegen an Trockenperioden weniger angepasst zu sein (S. 64–72).

5. Während der recht feuchten Untersuchungsperiode war die Luftversorgung der Wurzeln in den obersten 10 cm beim *Teucrio-Mesobrometum* genügend, beim *Colchico-Mesobrometum* jedoch ungenügend (vgl. Porenvolumina in Tab. 5, Grobporenvolumina in Tab. 7 sowie S. 56–64 und S. 72).

6. Es wurde berechnet, dass die spezifische Wärme des Oberbodens (beim durchschnittlichen Wassergehalt während der Untersuchungsperiode) beim *Teucrio-Mesobrometum* 20% niedriger ist als beim *Colchico-Mesobrometum*. Schon allein deshalb, also auch wenn im Lokalklima kein Unterschied bestünde, ist demnach der Temperaturgang im Oberboden des *Teucrio-Mesobrometum* extremer als in dem des *Colchico-Mesobrometum* (S. 72–73).

7. Bei der Aufnahme der Bodenprofile der Probeflächen wurde festgestellt, dass einer der Bestände des «trockenheitsliebenden» *Teucrio-Mesobrometum* auf einem wechselfeuchten Boden und einer der Bestände des «feuchtigkeitsliebenden» *Colchico-Mesobrometum* auf einem trockenen Boden gedeiht. In diesen beiden Fällen überlagert das Lokalklima die edaphischen Standortsfaktoren vollständig. Abb. 4 (S. 49) zeigt diese beiden, als «nicht typisch» bezeichneten Bodenprofile, sowie zum Vergleich ein typisches jeder Assoziation. Die Bodenprofile der übrigen Probeflächen sind auf den S. 48–51 kurz beschrieben. Die im Oberboden jeder Probefläche je 3–4 mal erfolgten pH-Messungen sind in Tab. 4 zusammengestellt (S. 51–53).

8. Die für das *Teucrio-Mesobrometum* und das *Colchico-Mesobrometum* im Untersuchungsgebiet entscheidenden Standortsfaktoren sind zusammenfassend dargestellt worden. Entscheidend für die Verschiedenheit der beiden Assoziationen ist im allgemeinen der Unterschied in der Exposition und der damit verbundene Unterschied im Lokalklima und im Boden (Bodenbildung), vor allem im Bodenwasserhaushalt. Wie in

Punkt 1 dargelegt ist, spielt die Stickstoffversorgung für die Verschiedenheit der beiden Assoziationen keine entscheidende Rolle. Von Bedeutung ist hingegen die Verschiedenheit der Bewirtschaftung (S. 73–78).

9. Es wird gezeigt, dass mit den Häufigkeitsverteilungen der mittleren Feuchtezahlen und der mittleren Stickstoffzahlen (nach ELLENBERG 1950, 1952, 1963) ganze Pflanzen-gesellschaften gut ökologisch charakterisiert werden können. Für 8 ungedüngte und 7 gedüngte Wiesengesellschaften von den trockenen bis zu den nassen Standorten sind diese Häufigkeitsverteilungen in den Abb. 1 und 2 dargestellt (S. 40–47).

## Summary

### *The nitrogen and water supply in *Bromus erectus* meadows in the Jura Mountains near Basel, Switzerland*

During the wet summer and autumn of 1965 and the relatively dry spring of 1966, nine experimental plots in stands of the *Teucrio-Mesobrometum* association and ten experimental plots in stands of the *Colchico-Mesobrometum* association were studied. The *Teucrio-Mesobrometum* occurs on sunny, dry, south-facing slopes on rendzinas and the *Colchico-Mesobrometum* occurs on shady, moist, north-facing slopes on brownearths. These two types of meadows are not fertilized and are not managed very intensively. The plant-sociological relevés of the nineteen experimental plots and of twenty similar plots are compiled in the vegetation table in the appendix.

The results are summarized as follows:

1. The yearly supply of inorganic nitrogen, mainly nitrate, in the soil at a depth of about 0–10 cm was  $\leq 19$  mg/litre soil in both associations. This is about one fifth of the value found in forest soils in central Europe.

The yearly nitrogen supply from the main root zone was calculated to be 0.2–0.3 kg/100 m<sup>2</sup>. This is about one quarter of the yearly amount of nitrogen applied as manure and inorganic fertilizers to the “fertilized meadows” (*Arrhenatheretum*), which occur in the same habitat as the *Colchico-Mesobrometum* (pages 53–57 and 73–75).

2. Although the period of study was rather wet, the supply of soil water for the *Teucrio-Mesobrometum* was not always sufficient. The energy–soil moisture curves (desorption curves, fig. 6, p. 63) show that the average moisture content at a depth of 1–7 cm corresponds to a water tension (matrix

succion) of about 3 at. The lowest moisture contents measured in this horizon (in May 1966) were smaller than the water content at the permanent wilting percentage. Thus, during that period, the plants could not absorb any water from that horizon.

The average water supply of the *Colchico-Mesobrometum* was sufficient. Even the surface soil was partially saturated during most of the period of study, except during the dry weeks in May 1966. One can probably generalize and say that when, exceptionally, the *Colchico-Mesobrometum* is not well supplied with water, it is still as "well supplied" as the *Teucrio-Mesobrometum* is on average (pages 67–68).

3. The energy—soil moisture curves show that in the *Teucrio-Mesobrometum* the capacity for "readily available water" is quite small (98 ml/litre soil in the 0–10 cm layer), whereas in the *Colchico-Mesobrometum* it is relatively large (237 ml/litre soil in the 2–11 cm layer, and 189 ml/litre in the 12–20 cm layer) (pages 58–64).

4. It was extrapolated that the capacity for readily available water in the main root zone (40–60 cm deep) is 30 mm (=30 litres/m<sup>2</sup>) in the *Teucrio-Mesobrometum* and 86 mm in the *Colchico-Mesobrometum*. From these and other values it was calculated that all the readily available water would be used up in 2 weeks of summer drought in the *Teucrio-Mesobrometum* and in 4 weeks in the *Colchico-Mesobrometum* if the plants did not reduce their rate of transpiration during periods of drought.

In the region studied, summer periods of drought of 2 weeks occur on average every 6 years, and drought periods of 4 weeks only every 60 years. Thus in the habitat of the *Teucrio-Mesobrometum* only plants adapted to drought are competitive and can survive. In the habitat of the *Colchico-Mesobrometum*, the plants need not be well-adapted to drought (pages 64–72).

5. During the rather wet period of study the aeration in the surface soil (0–10 cm) was sufficient in the *Teucrio-Mesobrometum* and insufficient in the *Colchico-Mesobrometum* (volume of pores see Table 5, pages 56–64; volume of large pores see Table 7, and page 72).

6. At the average soil moisture content measured, the specific heat of the surface soil of the *Teucrio-Mesobrometum* was calculated to be 20% smaller than that of the *Colchico-Mesobrometum*. Consequently the soil temperature fluctuations are expected to be much greater in the *Teucrio-* than in the *Colchico-Mesobrometum*, even when the local climate is the same (pages 72–73).

7. The surveys of the soil profiles under the experimental plots indicated that one of the stands of the "drought-loving" *Teucrio-Mesobrometum* was

growing on a temporarily wet soil and that one stand of the "moisture-loving" *Colchico-Mesobrometum* was growing on a dry soil. In both instances the local climate was the predominant environmental factor of the habitat and the "wrong" soil profile had little or no effect on the plant-community. In Fig. 4 these two soil profiles, as well as a typical profile for both associations are shown. The soil profiles of the experimental plots are briefly described on pages 48–51. The pH values measured in the surface soil of the experimental plots are compiled in Table 4 (pages 51–53).

8. The dominant environmental factors for the *Teucrio-Mesobrometum* and for the *Colchico-Mesobrometum* have been summarized.—The factors which are decisive for the differences between the two associations are the difference in exposure and, related to this, the difference in the local climate and in the soil, especially in the water supply from the soil. It has been shown that the nitrogen supply is not a factor which is decisive for the differences between the two associations. The differences in management are, however, quite important (pages 73–78).

9. It is shown that plant communities can be characterized by using the frequency distributions of the mean soil-moisture values ( $mF$ ) and of the mean nitrogen values ( $mN$ ) (after ELLENBERG 1950, 1952, 1963). The frequency distributions of eight non-fertilized and seven fertilized grassland communities, ranging from dry to wet habitats, are presented in the Fig. 1 and 2 (pages 40–47).

## G. Literatur

- ANDERSON, V.L., 1927: Studies of the Vegetation of the English Chalk. J.Ecol. 15, 72–129.
- BACH, R., 1950: Die Standorte jurassischer Buchenwaldgesellschaften mit besonderer Berücksichtigung der Böden (Humuskarbonatböden und Rendzinen). Ber.Schweiz. Bot.Ges. 60, 51–152.
- BAVER, L.D., 1956: Soil Physics, 3rd Edition. John Wiley & Sons, New York, 489 S.
- BERTSCH, K., 1955: Flechtenflora von Südwestdeutschland. Stuttgart (Ulmer). 256 S.
- 1959: Moosflora von Südwestdeutschland. 2. Aufl. Stuttgart (Ulmer), 234 S.
- BIDER, M., 1956: Klimatische Daten für das praktische Leben. Wirtschaft und Verwaltung 1956. Herausgegeben vom Statistischen Amt Basel-Stadt.
- BINZ, A., und A. BECHERER, 1961: Schul- und Exkursionsflora für die Schweiz. 10. Aufl., Basel, 390 S.
- BORNKAMM, R., 1958: Standortsbedingungen und Wasserhaushalt von Trespen-Halbtrockenrasen (*Mesobromion*) im oberen Leinegebiet. Flora 146, 23–67.
- 1960: Die Trespen-Halbtrockenrasen im oberen Leinegebiet. Mitt.Florist.-Soziol.Arb. gem., N.F. 8, 181–208.

- 1961: Zur Konkurrenzkraft von *Bromus erectus*. Ein sechsjähriger Dauerversuch. Bot.Jb. 80, 466–479.
- BRAUN-BLANQUET, J., 1964: Pflanzensoziologie, 3. Aufl., Wien (Springer), 865 S.
- u. M. MOOR, 1938: Verband des *Bromion erecti*, Prodromus der Pflanzengesellschaften. Fasz. 5, 64 S.
- BRÜGGER, F., et al., 1963: Böden von *Arrhenatherion* und *Mesobromion* im nordwest-schweizerischen Jura. Semesterarbeit Agrikulturchem. Inst. ETH, Manuscript.
- BURGER, H., 1922: Physikalische Eigenschaften der Wald- und Freilandböden. Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchsw. 13, 1–221.
- CONVAY, E. I., 1962: Microdiffusion analysis and volumetric error. 5th. ed. London (Crosby Lockwood). 467 S.
- DIECKMANN, A., 1930: Niederschlags- und Trockenperioden in den ostfriesischen Marschen. Z.Angew.Meteorologie 47.
- DIXON, H.N., 1954: The Student's Handbook of British Mosses. 3. Aufl. Eastbourne, 582 S.
- ELLENBERG, H., 1950: Unkrautgemeinschaften als Zeiger für Klima und Boden. Landwirtschaftl.Pfl.soziologie I., Stuttgart, 141 S.
- 1952: Wiesen und Weiden und ihre standörtliche Bewertung. Landwirtschaftl.Pfl. soziologie II., Stuttgart, 143 S.
- 1956: Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. In: H. WALTER, Einführung in die Phytologie IV/1, Stuttgart (Ulmer), 136 S.
- 1963: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. In: H. WALTER, Einführung in die Phytologie IV/2, Stuttgart (Ulmer), 943 S.
- 1964: Stickstoff als Standortsfaktor. Ber.Dtsch.Bot.Ges. 77, 82–92.
- u. F. KLÖTZLI, 1967: Vegetation und Bewirtschaftung des Vogelreservates Neeracher Riet. Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftg. Rübel, Zürich 37, 88–103.
- EMANUELSSON, A., E. ERIKSSON und H. EGNER, 1954: Composition of atmospheric precipitation in Sweden. Tellus (Stockholm) 6, 261–267 (zit. n. ELLENBERG 1964).
- FINCKH, B., 1954: Streu- und Futterwiesen am nördlichen Ufergebiet des Chiemsees. Landw.Jbuch Bayern 31, 1–36.
- FREI, E., 1954: Transpiration and growth of sunflower plants as a function of the soil moisture tension. Transaction Vth Int.Congr.Soil.Sci., II, 74–81.
- u. P. JUHÁSZ, 1963: Beitrag zur Methodik der Bodenkartierung und der Auswertung von Bodenkarten unter schweizerischen Verhältnissen. Schweiz.Landw.Forschung 2, 249–307.
- GISIGER, L., 1968: Düngung. Landwirtschaftliches Handbüchlein zum Wirz-Kalender 74, Aarau, 13–32.
- HESS, H., E. LANDOLT u. R. HIRZEL, 1967 und im Druck: Flora der Schweiz. 3 Bände. Verlag Birkhäuser, Basel. Bd 1, 858 S.
- HESSELMANN, H., 1917: Studien über die Nitratbildung in natürlichen Böden und ihre Bedeutung in pflanzenökologischer Hinsicht. Medd.Stat.Skogförs.Anst. 21, 297–527.
- ISSLER, E., 1927–29: Les associations végétales des Vosges méridionales et de la Plaine Rhénane avoisinante. 2<sup>e</sup> partie: Les Garides et les Landes. Bull. Soc. d'Hist. Nat. Colmar 1927/28, 257–316, 319–426.
- 1932: Desgl. 3<sup>e</sup> partie: A. Les Prairies non fumées du Ried Ello-rhénan et le *Mesobrometum* du Haut-Rhin. Ebenda, 431–518.
- KAHNE, A., 1966: Die Vorderpfälzischen Steppenheidegesellschaften mit besonderer Be-rücksichtigung ihrer Bewurzelungsverhältnisse. Mitt. Pollichia 127 (Bad Dürkheim), 11–82.
- 1967: Die Steppenheiden der Vorderpfalz. Ebenda 128, 94–120.
- KILLIAN, CH., et G. LEMÉE, 1956: Les Xérophytes: Leur économie d'eau. Handb. Pflanzenphysiol. 3, 787–824.
- KLAPP, E., 1965: Grünlandvegetation und Standort. Parey. Berlin und Hamburg, 384 S.

- KLÖTZLI, F., im Druck: Streuwiesen und Moore der Nordschweiz und ihre Grundwasser-  
verhältnisse. Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz.
- KNAPP, R., 1944: Vegetationsaufnahmen von Trockenrasen und Felsfluren Mitteldeutsch-  
lands. Teil 2: Atlantisch-Submediterrane und Dealpine Trockenrasen (*Bromion erecti*).  
Halle (Saale), 56 S.
- KOCH, W., 1926: Die Vegetationseinheiten der Linthebene, unter Berücksichtigung der  
Verhältnisse in der Nordostschweiz. Jb. Naturw. Ges. St. Gallen 61, 144 S.
- KOVÁCS, M., 1968: Nitrification capacity of the soils of marshy and hay meadows. Acta  
Agron. Acad. Sc. Hung. 17, 25–36.
- KRAUS, G., 1911: Boden und Klima auf kleinstem Raum. Jena, 184 S.
- KUHN, K., 1937: Die Pflanzengesellschaften der Schwäbischen Alb. Öhringen, 340 S.
- KÜNZLI, W., 1967: Über die Wirkung von Hof- und Handelsdüngern auf Pflanzen-  
bestand, Ertrag und Futterqualität der Fromentalwiese. Schweiz. Landw. Forschung 6,  
34–130.
- LEÓN, R., im Druck: Balance d'eau et d'azote dans les prairies à litière des alentours de  
Zurich. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel, Zürich 41.
- LÖTSCHERT, W., u. C. ULLRICH, 1961: Zur Frage jahreszeitlicher pH-Schwankungen an  
natürlichen Standorten. Flora 150, 657–674.
- LÜDI, W., u. H. ZOLLER, 1949: Einige Beobachtungen über die Dürreschäden des Som-  
mers 1947 in der Nordschweiz. Ber. Geobot. Forsch. Inst. Rübel, Zürich 1948, 69–85.
- MEYER, F. H., 1957: Über Wasser- und Stickstoffhaushalt der Röhrichte und Wiesen  
im Elballuvium bei Hamburg. Mitt. Staatsinst. Allg. Bot. Hamburg 11, 137–203.
- MOOR, M., 1962: Einführung in die Vegetationskunde der Umgebung Basels. Basel, 464 S.
- OBERDORFER, E., et al., 1967: Systematische Übersicht der westdeutschen Phanero-  
gamen- und Gefäßkryptogamen-Gesellschaften. Schr. Reihe Vegetationskde. 2, 7–62.
- OVINGTON, J. D., 1962: Quantitative ecology and the woodland ecosystem concept.  
Advances in Ecolog. Res. (London and New York) 1, 103–192.
- PISEK, A., u. E. CARTELLIERI, 1941: Der Wasserverbrauch einiger Pflanzenvereine. Jahrb.  
Wiss. Bot. 90, 255–291.
- QUANTIN, A., 1935: L'Evolution de la Végétation à l'Etage de la Chênaie dans le Jura  
Méridional. Comm. SIGMA 37, 382 S.
- RICHARD, F., 1959: Wasserhaushalt und Durchlüftung im Boden. Ber. Geobot. Forsch.  
Inst. Rübel, Zürich 1958, 76–90.
- 1963: Wasserhaushalt und Entwässerung von Weideböden. Mitt. Schweiz. Anst. Forstl.  
Versuchsw. 39, 247–269.
  - 1964: Der Bodenwasserhaushalt. Schweiz. Zeitschr. für Vermessung, Kulturtechnik  
und Photogrammetrie 5, 1–24.
  - u. J. BEDA, 1953: Methoden zur Bestimmung der Wasserbindung und der Porengrössen  
in natürlich gelagerten Waldböden. Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchsw. 29, 293–314.
- ROCHOW, MARGITA, v., 1951: Die Pflanzengesellschaften des Kaiserstuhls. Pflanzensoziol.  
(Jena) 8, 140 S.
- RUNGE, M., 1965: Untersuchungen über die Mineralstickstoff-Nachlieferung an nord-  
westdeutschen Waldstandorten. Flora 155, 353–386.
- SCHARRER, K., u. W. SEIBEL, 1956: Bestimmung von Nitrat in Boden- und Pflanzen-  
extrakten nach der 2,4-Xylenol-Methode. Z. Tierernährung, Futtermittelkde. 11, 131  
bis 194.
- SCHEFFER, F., u. P. SCHACHTSCHABEL, 1966: Lehrbuch der Bodenkunde. 6. Aufl., Stuttgart  
(Enke), 473 S.
- SCHERRER, M., 1925: Vegetationsstudien im Limmattal. Veröff. Geobot. Inst. Rübel,  
Zürich 2, 155 S.
- SCHNEIDER, J., 1954: Ein Beitrag zur Kenntnis des *Arrhenatheretum elatioris* in pflanzen-  
soziologischer und agronomischer Betrachtungsweise. Beitr. Geobot. Landesaufn.  
Schweiz 34, 102 S.

- SCHÖNHAR, S., 1955: Untersuchungen über das mengenmässige Auftreten von Nitrat- und Ammoniakstickstoff in Böden verschiedener Waldstandorte. Forstwiss. Cbl. 74, 129–192.
- SCHREIBER, K. F., 1962: Über die standortsbedingte und geographische Variabilität der Glatthaferwiesen in Südwestdeutschland. Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel, Zürich 33, 65–128.
- STEBLER, F. G., u. C. SCHRÖTER, 1892: Beiträge zur Kenntnis der Matten und Weiden der Schweiz. X. Versuch einer Übersicht über die Wiesentypen der Schweiz. Landw. Jb. Schweiz 6, 95–212.
- STRASBURGER, E., et al., 1962: Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. 28. Aufl. Stuttgart, 732 S.
- VEIHMEYER, F. J., 1956: Soil moisture. Handb. Pflanzenphysiol. 3, 64–123.
- WALTER, H., 1962a: Grundlagen der Pflanzenverbreitung. Teil 1: Standortslehre. 2. Aufl., Stuttgart (Ulmer), 525 S.  
– 1962b: Grundlagen des Pflanzenlebens. 4. Aufl., Stuttgart (Ulmer), 494 S.
- WILLIAMS, J. T., im Druck: The nitrogen relations and other ecological investigations on wet fertilised meadows. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel, Zürich 41.
- ZOLLER, H., 1947: Studien an *Bromus erectus*-Trockenrasengesellschaften in der Nordwestschweiz, speziell im Blauengebiet. Ber. Geobot. Forsch. Inst. Rübel, Zürich 1946, 51–81.
- 1954a: Die Arten der *Bromus erectus*-Wiesen des Schweizer Juras. Veröff. Geobot. Inst. Rübel, Zürich 28, 283 S.
- 1954b: Die Typen der *Bromus erectus*-Wiesen des Schweizer Juras. Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz 33, 309 S.
- ZÖTTL, H., 1958: Die Bestimmung der Stickstoffmineralisation im Waldhumus durch den Brutversuch. Z. Pflanzenernährung, Düngung, Bodenkunde 81, 35–50.
- 1960a: Dynamik der Stickstoffmineralisation im organischen Waldbodenmaterial. I. Beziehung zwischen Bruttomineralisation und Nettomineralisation. Plant and Soil 13, 166–182.
- 1960b: Die Mineralstickstoffanlieferung in Fichten- und Kiefernbeständen Bayerns. Forstw. Cbl. 79, 221–236.
- 1965: Anhäufung und Umsetzung von Stickstoff im Waldboden. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 78, 167–180.