

Zeitschrift: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Tech. Hochschule, Stiftung Rübel, in Zürich

Herausgeber: Geobotanisches Institut, Stiftung Rübel (Zürich)

Band: 123 (1994)

Artikel: Einfluss der Wurzelkonkurrenz auf die Koexistenz von seltenen mit häufigen Pflanzenarten in Trespen-Halbtrockenrasen = The influence of root competition on the coexistence of sparse and common perennials in two limestone grasslands

Autor: Marti, Roland

Kapitel: 2: Grundlangen

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-308987>

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: 31.01.2026

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

2. GRUNDLAGEN

2.1. UNTERSUCHUNGSFLÄCHEN UND UNTERSUCHUNGSGEBIET

2.1.1. Lage, Geologie und Boden

Das Untersuchungsgebiet liegt im nördlichsten Teil der Schweiz im Kanton Schaffhausen auf dem Gemeindegebiet von Merishausen (Fig.1). Das Dorf Merishausen ist eingebettet ins Durachtal, das hier von Norden nach Süden den Randen durchschneidet. Der Randen, ein Juraausläufer, ist ein reines Kalkgebirge mit den höchsten Erhebungen um 900 m/M im Nordwesten. Die Sedimentschichten sind nach Südosten geneigt und fallen steiler ein als die Randenhochfläche. Topographisch tiefer liegende Gebiete im Südosten tragen daher geologisch jüngere Schichten.

Das Relief um Merishausen wird von den verschiedenen Schichten des weissen Jurakalkes, des Malms, bestimmt. Die steilen Talflanken sind geprägt von den wohlgeschichteten, harten β -Kalken des unteren Malms. Darüber liegen die weichen γ -Mergel des mittleren Malms. Diese stark verwitterten Mergelböden bilden die ackerfähigen Hochflächen rund um Merishausen. Die wieder härteren Quader- und Massenkalke des oberen Malms bilden im Westen einige markante Buckel, im Osten überdecken sie den mittleren Malm vollständig. Eine gute Übersicht geben HOFMANN und HÜBSCHER 1977.

Die beiden untersuchten Wiesenflächen "Gräte" und "Emmerberg" liegen auf ca. 700 m/M auf den Randenhochflächen östlich von Merishausen. Die Gräte-Wiese bildet den relativ flachen Abschluss eines schmalen Bergrückens, der von Norden kommend hier ausläuft. Sie steht unter Naturschutz. Die Emmerberg-Wiese befindet sich in ostsüdöstlicher Richtung ca. 1,5 km von der Gräte entfernt. Weitere Standortsangaben sind in Kap. 2.1.2 zusammengefasst.

Die Untersuchungsfläche Gräte liegt im Bereich des mittleren Malms. Der Boden ist eine mittelgründige Mergelrendzina. Im obersten Bereich skelettfrei durchziehen in verschiedenen Tiefen 2-20 cm mächtige Kalksteinbänke den Mergel. Der Hauptwurzelraum liegt im A-Horizont in den obersten 20-30 cm. Tiefwurzelnde Arten reichen bis über 1 Meter.

Die Untersuchungsfläche Emmerberg, im Bereich des oberen Malms, trägt eine sehr flachgründige Kalksteinrendzina. Grobes Skelett reicht teilweise bis nahe an die Oberfläche. Eine Folge der früheren ackerbaulichen Nutzung (siehe Kap.

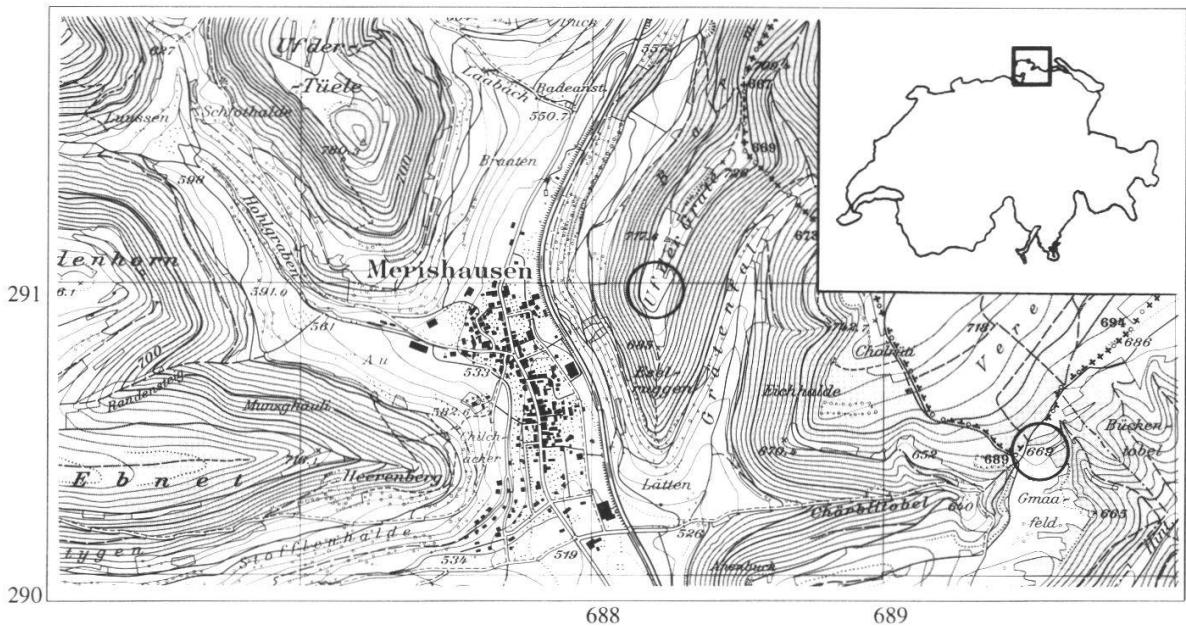


Fig. 1. Lage des Untersuchungsgebietes und der Untersuchungsflächen "Gräte" und "Emmerberg" (reproduziert mit Bewilligung des Bundesamtes für Landestopographie vom 6.8.1993). *Location of the investigation area and the study sites "Gräte" and "Emmerberg" (reproduced by permission of the Swiss Federal Office of Topography 6.8.1993).*

2.1.2). Bereits in 10 bis 20 cm Tiefe beträgt der Skelettanteil über 70%. Trotzdem dringen Spezialisten wie *Salvia pratensis* in Ritzen und Spalten durchaus über 60 cm tief vor. Der Hauptwurzelraum ist hier aber auf die obersten knapp 20 cm beschränkt. Der Nebenwurzelraum befindet sich fast ausschliesslich im Muttergestein.

Der mittelgründige, recht tonhaltige und dadurch feinporige Mergelboden der Gräte hat wie der flachgründige Kalksteinboden des Emmerberges ein geringes Wasserspeichervermögen. Obwohl das Gebiet nicht extrem niederschlagsarm ist, trocknen diese Böden über dem sehr durchlässigen Malmkalk rasch aus. Dies bildet die geeignete Voraussetzung für die typischen Halbtrockenrasen des Randens.

Einige kurze Bemerkungen und Vergleiche zur Lage, Bewirtschaftung und Witterungsentwicklung für den Versuchsgarten Hönggerberg in Zürich sind in Kap. 3.3.2 zusammengestellt.

2.1.2. Klima, Vegetation und Bewirtschaftung

Das Allgemeinklima des Randens ist gemässigt subozeanisch bis mässig kontinental. Mässig warme Sommer wechseln mit mässig kalten Wintern. Das Gebiet

liegt im Regenschatten des Schwarzwaldes. Die steil ansteigende Westflanke der geneigten Randentafel erhält etwas mehr Niederschlag als der Südosten. Jährliche Niederschlagsmengen im Untersuchungsgebiet um 900 mm verteilen sich über das ganze Jahr mit einem Schwerpunkt in den Sommermonaten. Die durchschnittliche Jahrestemperatur der 2,5 km östlich gelegenen Messstation Lohn (643 m/M) beträgt 7,3°C, die durchschnittliche Julitemperatur 16,6°C. Von Bedeutung ist die orographische Lage der Untersuchungsflächen. Die Höhenlage um 700 m/M bringt gegenüber dem Schweizer Mittelland etwas kühlere Temperaturen vor allem im Winter. Die Sonneneinstrahlung ist v.a. auf der süd- bis südwest exponierten Untersuchungsfläche der Gräte intensiv. Die Hauptwindrichtungen im Gebiet sind NE, SW und W (je ca. 25%). Vor allem die kalten und trockenen NE-Winde sind für die nach Südost geneigten Randenhochflächen in Bezug auf Ab-/Austrocknung von Bedeutung. Gegen diese Winde ist die Untersuchungsfläche auf dem Emmerberg gut geschützt, da sie im Norden und Osten von Wald begrenzt wird. Die Gräte-Wiese ist durch ihre Kuppenlage dagegen exponiert.

Die geographische Lage des Randens in Mitteleuropa ist von Bedeutung für die heutige Vegetationszusammensetzung. So blieben nach der letzten Eiszeit teilweise arktisch-alpine Elemente des nicht vergletscherten Randens erhalten. Später wanderten kontinentale Arten aus dem Osten entlang der Donau ein. Aus dem Süden folgten submediterrane Arten, die Alpen umgehend, entweder entlang von Rhone und Jura (Burgunderpforte) oder über die Donau. Und zuletzt wanderten subatlantische und atlantische Elemente aus dem Westen ein. Eine hervorragende Übersicht dazu gibt WALTER (1979), zusammengefasst in Tab. 1. Am nachhaltigsten beeinflusste der Mensch das einst ganz bewaldete Randenbergland. Erst durch Rodung und Bewirtschaftung wurde die Grundlage geschaffen für die blumenreichen Halbtrockenwiesen.

Beide Untersuchungsflächen gehören zu den Mesobrometen, den mageren Halbtrockenrasen, wie sie im Randen typisch sind. Folgt man der Einteilung von ZOLLER (1954), so lässt sich die Gräte-Wiese der Assoziation *Medicago falcatae-Mesobrometum* zuordnen und die Emmerberg-Wiese derselben aber gedüngten Variante, nämlich dem *Dauco-Salvio-Mesobrometum*. Beide Wiesen sind sehr artenreich mit bis zu 40 resp. 30 Pflanzenarten pro m². Detaillierte Angaben über die Artenzusammensetzung in den beiden Halbtrockenrasen sind in den Vegetationsaufnahmen (Tab. 2 und 3) enthalten. Das Phytomasse-Verhältnis zwischen Gräsern und Kräutern beträgt je ca. 55% zu 45%, wobei an beiden Standorten *Bromus erectus* absolut dominiert. Bei den Kräutern ist *Salvia pratensis* dominant. Der Gesamtdeckungsgrad betrug vor dem Schnitt knapp 100%. Der

Tab. 1. Überblick über die Einwanderung verschiedener rezenter Pflanzenarten im Randen seit der letzten Eiszeit (verändert nach WALTER 1979 und ZOLLER 1958).

Overview of the immigration of some recent plant species to the "Randen" since the last ice age (according to WALTER 1979 und ZOLLER 1958, modified).

Jahr	Zeitbezeichnung	Klima	Einwanderungsrichtung / Herkunft	rezente Arten	Vegetationstyp
12000 v.Chr.					
8000	Spätglazial Späteiszeit	kalt trocken	↓ südeuropäisch - montan - aus Norden	Dianthus superbus, Gentiana verna, Trollius europaeus, Phyteuma orbiculare, Gentiana lutea, Bellidium michellii	offene, waldlose Zwergstrauchheiden mit Birke und Föhre
6500	Präboreal Vorwärmzeit	trocken (300 bis 500mm Niederschlag) kontinental	↓ aus Osten	Epipactis atrorubra, Goodyera repens, Potentilla heptaphylla, Trifolium montanum, Polygala comosa, Viola collina, Seseli libanotis, Peucedanum cervaria, Gentiana cruciata, Carlina vulgaris, Hieracium cymosum, Anemone silvestris, Pulsatilla vulgaris, Cytisus nigricans, Aster amellus, Thesium bavarum (sarmatische Arten)	eurasiatisch - kontinental europäisch - kontinental
5500	Boreal Frühe Wärmezeit	warm (2-3°C wärmer als heute)	↑ aus Süden	Orchideen (v.a. Ophrys- und Orchis-Arten), Quercus pubescens, Sorbus torminalis, S. aria, Rosa gallica, Amelanchier ovalis, Anthericum liliago, Coronilla coronata, Linum tenuifolium, Euphorbia verrucosa, Lithospermum purpureo-oceruleum, Teucrium chamaedrys, T. montanum, Melittis melissophyllum, Melampyrum cristatum, Globularia vulgaris, Lactuca perennis - Dictamnus albus, Anthericum ranosum, Trifolium rubens, Geranium sanguineum, Campanula persicifolia, Chrysanthemum corymbosum	submediterran
2500	Atlantikum Mittl. Wärmezeit	sehr feucht	↑ aus Westen	Fagus sylvatica, Tamus communis, Abies alba, Taxus baccata, Cardamine pentaphyllos, Ilex aquifolium, Cardamine heptaphylla	subatlantisch - montan
500 v.Chr.	Subboreal Späte Wärmezeit	feucht atlantisch	↑ aus Westen	Ackerunkräuter, Vicia cracca ssp. tenuifolia, Muscari botryoides, Orobanche lutea, Medicago sativa, Orobanche purpurea	Eichenmischwälder tiefer Regionen Südhänge bis 700m
heute	Sub- atlantikum Nachwärmzeit	atlantisch / kontinental		Buchenwald Hochflächen / Talflanken	

Tab. 2. Standortsbeschrieb und Vegetationsaufnahme der Untersuchungsfläche Gräte.
Description and relevé of the study site "Gräte".

Ort, Region: Gräte, Merishausen (SH)	Datum: 18.6.85	
Koordinaten: 688.200 / 291.000 - Karte: 1011 (8°36'58" E Länge / 47°45'52" N Breite)	Autor: R.Marti	
Lage im Gelände: Kuppenlage, Berggrücken	Meereshöhe: 700 - 710 m/M	
Geologie: γ-Mergel des mittleren Malm	Exposition: S bis SW	
Boden: mittelgründige Mergelrendzina (pH = 7.5)	Neigung: 0 - 25 %	
Größe der Untersuchungsfläche: 2000 m ²	Anzahl Arten: 101 (ohne Moose)	
Gesellschaft: <i>Medicago falcatae-Mesobrometum</i>	Bewirtschaftung: Julischchnitt jährlich	
Aspekt: <i>Scabiosa columbaria, Briza media</i>	Düngung: keine (früher Thomasmehl)	
Höhe Krautschicht Mittel: 15-25 cm, Max.: 90-130 cm	Alter: ≥ 100 Jahre	
Deckung Kräuter: 90-98 %, Deckung Moose: 50 %	Diversität Hs = 3.14 (Shannon-Weaver)	
	Evenness E = 0.68	
Poaceen	Dicotyledonen	Dicotyledonen (Fortsetzung)
3 <i>Bromus erectus</i>	2 <i>Salvia pratensis</i>	+ <i>Pimpinella saxifraga</i>
1 <i>Brachypodium pinnatum</i>	1 <i>Achillea millefolium</i>	+ <i>Plantago lanceolata</i>
1 <i>Trisetum flavescens</i>	1 <i>Centaurea jacea</i>	+ <i>Polygala amarella</i>
+ <i>Anthoxanthum odoratum</i>	1 <i>Chrysanthemum leucanthemum</i>	+ <i>Polygala comosa</i>
+ <i>Arrhenatherum elatius</i>	1 <i>Knautia arvensis</i>	+ <i>Potentilla heptaphylla</i>
+ <i>Briza media</i>	1 <i>Picris hieracioides</i>	+ <i>Prunella grandiflora</i>
+ <i>Dactylis glomerata</i>	1 <i>Plantago media</i>	+ <i>Prunella vulgaris</i>
+ <i>Festuca ovina</i>	1 <i>Primula columnae</i>	+ <i>Rhinanthus minor</i>
+ <i>Festuca pratensis</i>	1 <i>Ranunculus bulbosus</i>	+ <i>Rumex acetosa</i>
+ <i>Helictotrichon pubescens</i>	1 <i>Rhinanthus alectorolophus</i>	+ <i>Sedum acre</i>
+ <i>Holcus lanatus</i>	1 <i>Sanguisorba minor</i>	+ <i>Silene vulgaris</i>
+ <i>Poa pratensis</i>	1 <i>Scabiosa columbaria</i>	+ <i>Stachys recta</i>
Cyperaceen, Juncaceen	+ <i>Ajuga genevensis</i>	+ <i>Taraxacum officinale</i>
1 <i>Carex flacca</i>	+ <i>Arabis hirsuta</i>	+ <i>Teucrium chamaedrys</i>
+ <i>Carex montana</i>	+ <i>Arenaria leptoclados</i>	+ <i>Thymus pulegioides</i>
+ <i>Carex verna</i>	+ <i>Asperula cynanchica</i>	+ <i>Tragopogon orientalis</i>
+ <i>Luzula campestris</i>	+ <i>Aster amellus</i>	+ <i>Veronica teucrium</i>
r <i>Carex ornithopoda</i>	+ <i>Bellis perennis</i>	r <i>Rosa canina</i>
Liliaceen, Orchideen	+ <i>Buphthalmum salicifolium</i>	r <i>Seseli libanotis</i>
1 <i>Anacamptis pyramidalis</i>	+ <i>Campanula rotundifolia</i>	r <i>Veronica arvensis</i>
1 <i>Orchis militaris</i>	+ <i>Carlina simplex</i>	
+ <i>Epipactis latifolia</i>	+ <i>Centaurea scabiosa</i>	Leguminosen
+ <i>Himantoglossum hircinum</i>	+ <i>Cerastium caespitosum</i>	2 <i>Lotus corniculatus</i>
r <i>Gymnadenia conopea</i>	+ <i>Daucus carota</i>	1 <i>Anthyllis vulgaris</i>
r <i>Listera ovata</i>	+ <i>Dianthus carthusianorum</i>	1 <i>Hippocratea comosa</i>
Pteridophyten: keine	+ <i>Euphorbia cyparissias</i>	1 <i>Medicago lupulina</i>
Moose, Flechten, etc.	+ <i>Euphorbia verrucosa</i>	1 <i>Onobrychis viciifolia s.l.</i>
2 <i>Campylium chrysophyllum</i>	+ <i>Euphrasia stricta</i>	1 <i>Ononis repens</i>
2 <i>Homalothecium lutescens</i>	+ <i>Fragaria viridis</i>	1 <i>Trifolium pratense</i>
1 <i>Abietinella abietina</i>	+ <i>Galium album</i>	+ <i>Lathyrus heterophyllus</i>
+ <i>Entodon concinnus</i>	+ <i>Galium pumilum</i>	+ <i>Lathyrus pratensis</i>
+ <i>Rhytidium rugosum</i>	+ <i>Gentiana ciliata</i>	+ <i>Medicago falcata</i>
+ <i>Scleropodium purum</i>	+ <i>Helianthemum ovatum</i>	+ <i>Trifolium campestre</i>
sowie weitere Moose	+ <i>Hieracium pilosella</i>	+ <i>Trifolium medium</i>
+ <i>Cladonia cf. rangiferina</i>	+ <i>Hypericum perforatum</i>	+ <i>Trifolium repens</i>
+ <i>Peltigera cf. canina</i>	+ <i>Inula salicina</i>	+ <i>Vicia cracca</i>
+ <i>Nostoc cf. commune</i>	+ <i>Leontodon hispidus</i>	+ <i>Vicia sepium</i>
	+ <i>Linum catharticum</i>	
	+ <i>Myosotis arvensis</i>	Baumkeimlinge
	+ <i>Orobanche cf. lutea</i>	r <i>Pinus silvestris</i>
	+ <i>Peucedanum cervaria</i>	r <i>Sorbus torminalis</i>

Tab. 3. Standortsbeschrieb und Vegetationsaufnahme der Untersuchungsfläche Emmerberg.
Description and relevé of the study site "Emmerberg".

Ort, Region: Emmerberg, Merishausen (SH)	Datum: 18.6.85
Koordinaten: 689.540 / 290.425 - Karte: 1011	Autor: R.Marti
(8°38'03" E Länge / 47°45'34" N Breite)	Meereshöhe: 670 m/M
Lage im Gelände: ebene Hochfläche (nach N und E Wald)	Exposition: (S)
Geologie: Quader- und Massenkalk des oberen Malms (Kimmeridge)	Neigung: 0 - 1 %
Boden: flachgründige Kalksteinrendzina (pH = 7 bis 7.5)	Anzahl Arten: 81 (ohne Moose)
Grösse der Untersuchungsfläche: 800 m ²	Bewirtsch.: Julischmitt (bis 1975 2x/Jahr)
Gesellschaft: <i>Dauco-Salvio-Mesobrometum</i>	Düngung: unregelmässig (Mist)
Aspekt: <i>Picris hieracioides</i> , <i>Briza media</i>	Alter: > 35 Jahre (vorher geackert)
Höhe Krautschicht Mittel: 40 cm, Max.: 120 cm	Diversität Hs = 2.99 (Shannon-Weaver)
Deckung Kräuter: 95-100 %, Deckung Moose: 5-15 %	Evenness E = 0.67
Poaceen	Dicotyledonen
3 <i>Bromus erectus</i>	2 <i>Plantago media</i>
1 <i>Anthoxanthum odoratum</i>	2 <i>Salvia pratensis</i>
1 <i>Arrhenatherum elatius</i>	1 <i>Achillea millefolium</i>
1 <i>Briza media</i>	1 <i>Centaurea jacea</i>
1 <i>Festuca pratensis</i>	1 <i>Chrysanthemum leucanthemum</i>
1 <i>Helictotrichon pubescens</i>	1 <i>Galium album</i>
1 <i>Poa pratensis</i>	1 <i>Knautia arvensis</i>
1 <i>Trisetum flavesescens</i>	1 <i>Picris hieracioides</i>
+ <i>Brachypodium pinnatum</i>	1 <i>Plantago lanceolata</i>
+ <i>Dactylis glomerata</i>	1 <i>Rhinanthus minor</i>
+ <i>Festuca ovina</i>	1 <i>Taraxacum officinale</i>
+ <i>Holcus lanatus</i>	+ <i>Ajuga genevensis</i>
+ <i>Lolium perenne</i>	+ <i>Arabis hirsuta</i>
	+ <i>Arenaria serpyllifolia</i> 1)
	+ <i>Bellis perennis</i>
Cyperaceen, Juncaceen	+ <i>Campanula rapunculoides</i> 1)
+ <i>Carex flacca</i>	+ <i>Campanula rotundifolia</i>
r <i>Luzula campestris</i>	+ <i>Centaurea scabiosa</i>
Liliaceen, Orchideen	+ <i>Cerastium caespitosum</i>
r <i>Orchis morio</i>	+ <i>Daucus carota</i>
Pteridophyten: keine	+ <i>Euphrasia stricta</i>
Moose, Flechten	+ <i>Hieracium pilosella</i>
2 <i>Homalothecium lutescens</i>	+ <i>Leontodon hispidus</i>
1 <i>Abietinella abietina</i>	+ <i>Linum catharticum</i>
1 <i>Rhytidadelphus squarrosus</i>	+ <i>Myosotis arvensis</i>
+ <i>Entodon concinnus</i>	+ <i>Orobanche cf. lutea</i>
+ <i>Scleropodium purum</i>	+ <i>Pimpinella saxifraga</i>
sowie weitere Moose	+ <i>Potentilla heptaphylla</i>
	+ <i>Primula columnae</i>
	+ <i>Ranunculus bulbosus</i>
	+ <i>Rumex acetosa</i>
	+ <i>Sanguisorba minor</i>
	+ <i>Scabiosa columbaria</i>
	+ <i>Sedum acre</i>
	+ <i>Sedum sexangulare</i>
	+ <i>Silene vulgaris</i>
	+ <i>Thlaspi perfoliatum</i>
1) = vorwiegend in gejäteten Flächen gefunden	Leguminosen
2) = nur in gejäteten Flächen gefunden (für die Artenzahl und Zeigerwertberechnung nicht berücksichtigt)	2 <i>Trifolium pratense</i>
	1 <i>Lotus corniculatus</i>
	1 <i>Medicago lupulina</i>
	1 <i>Trifolium repens</i>
	+ <i>Anthyllis vulgaris</i>
	+ <i>Lathyrus heterophyllum</i>
	+ <i>Lathyrus pratensis</i>
	+ <i>Medicago falcata</i>
	+ <i>Medicago sativa</i>
	+ <i>Onobrychis viciifolia</i>
	+ <i>Ononis repens</i>
	+ <i>Trifolium campestre</i>
	+ <i>Trifolium medium</i>
	+ <i>Vicia cracca</i>
	+ <i>Vicia sepium</i>
	r <i>Hippocrepis comosa</i>
	r <i>Trifolium dubium</i>
	r <i>Vicia tenuifolia</i>

Deckungsgrad der Moose variierte während der Vegetationszeit stark und war auf der Gräte-Wiese mit 30-70% deutlich höher als auf der Emmerberg-Wiese mit durchschnittlich 5-20%. Die Gefässpflanzen sind nach HESS et al. (1976-80) benannt, die Moose nach FRAHM und FREY (1983). Die Untersuchungsflächen wurden je in einem bezüglich Relief und Boden homogenen Teil des Halbtrockenrasens angelegt. Eine Charakterisierung der beiden Standorte anhand der Zeigerwerte (Tab. 4) gibt eine gute Übereinstimmung mit den vorgefundenen Standortsverhältnissen. Die Feuchtigkeits- und Nährstoffwerte sind gering, die Reaktions- und Lichtzahl relativ hoch entsprechend den Boden- und Klimaverhältnissen. Der kleinere Feuchtigkeitswert sowie die grössere Anzahl Wechselfeuchtezeiger im Halbtrockenrasen Gräte sind durch den unterschiedlichen Tongehalt der beiden Böden bedingt, die grössere Nährstoff- und die kleinere Reaktionszahl im Halbtrockenrasen Emmerberg durch die Bewirtschaftung (Düngung).

Beide Halbtrockenrasen haben eine ähnliche Wuchs- und Lebensformen-Zusammensetzung. Geophyten waren auf der Gräte häufiger, Ein- und Zweijährige dagegen auf dem Emmerberg (Tab. 4; siehe LANDOLT 1977). Der Einteilung nach SCHIEFER (1981) folgend, fanden sich im Halbtrockenrasen Gräte 23% Hemikryptophyten mit Halbrosetten, 19% Hemikryptophyten ohne Rosetten, je 13% Hemikryptophyten mit Rosetten, Horsthemikryptophyten und Kriech- und Rasen-Hemikryptophyten, 6% Geophyten, je 4% holzige Chamaephyten und Therophyten, sowie je 2% krautige Chamaephyten und kurzlebige Hemikryptophyten (ungewichtete Werte).

Tab. 4. Gewichtete Zeigerwerte und Lebensformenspektrum (nach LANDOLT 1977), Vegetationsaufnahmen vom 18.6.85.

Weighted indicator values and life forms (according to LANDOLT 1977), relevés 18.6.1985.

Zeigerwerte <i>indicator values</i>	Halbtrockenrasen Gräte Emmerberg		Wuchs- und Lebensfor- menspektrum - <i>life forms</i>		Halbtrockenrasen Gräte Emmerberg	
F	2.2	2.4	Hemikryptophyten	70.3 %	71.9 %	
%WF	21.0	14.0	Geophyten	9.6 %	6.2 %	
R	3.5	3.3	krautige Chamaephyten	6.4 %	6.7 %	
N	2.5	2.7	Therophyten	4.6 %	3.9 %	
H	3.1	3.1	Zweijährige - <i>biennials</i>	6.8 %	11.2 %	
D	3.9	3.9	holzige Chamaephyten	1.8 %	-	
L	3.7	3.8	Nanophanerophyten	0.5 %	-	
T	3.5	3.4				
K	3.2	3.2				

Mesobrometen wurden im Randen traditionell extensiv bewirtschaftet und vorwiegend gemäht, nicht beweidet. Ursprünglich waren in dieser Höhenlage v.a. *Fagus silvatica* sowie *Quercus*-Arten dominierend. Heute werden beide Wiesen einmal jährlich ab Juli gemäht. Ihre unterschiedliche Pflanzenzusammensetzung ist weniger vom Standort als von der vorangegangenen Bewirtschaftungsart abhängig.

Die Gräte-Wiese besteht seit über 100 Jahren. Wegen ihrer schlechten Erreichbarkeit wurde sie immer extensiv bewirtschaftet, spät und nur einmal im Jahr gemäht (zwischen Ende Juni und August, laut ehemaligem Bewirtschafter). Eine leichte Terrassierung auf einer kleinen Fläche der Ostseite lässt den früheren Versuch für Ackerwirtschaft erkennen. Gedüngt wurde die Wiese, aus logistischen Gründen, nie oder sehr selten mit Thomasmehl. Die Wiese steht heute unter Naturschutz.

Im Gegensatz dazu war die Emmerberg-Wiese bis ca. in die 40er Jahre Ackerfläche. Dies geht einerseits hervor aus Angaben über die Dreifelderwirtschaft im Gebiet (BRONHOFER 1956) und nach Aussagen des Besitzers, andererseits auch aus dem Bodenprofil (Skelett bis an die Oberfläche, Steine mit Kalkflaum auf der Oberseite infolge Pflügen). Ganz allgemein verrät auch die Lage, dorffern aber gut erreichbar, auf ausgedehnter Hochfläche sowie der Name Emmer die Ackervergangenheit. Die Emmerberg-Wiese dürfte aber wenigstens 40 Jahre alt zu sein. Sie wurde unregelmässig mit Thomasmehl (PK-Dünger) und etwas Mist gedüngt. Seit gut 10 Jahren wird sie nur noch einmal gemäht ab Juli. Je nach Vegetationsentwicklung und Bedarf fanden früher ein bis zwei Schnitte pro Jahr statt, der erste frühestens im Juni.

Die einst ausgedehnten Magerwiesen des Randens sind heute auf meist steilere Randflächen des Kulturlandes zurückgedrängt oder in Naturschutzgebieten erhalten. Die starke Mechanisierung brachte ab den 70er-Jahren eine Mobilität, die auch entlegenste Gebiete der stärkeren Nutzung zuführte. Ausgedehnte Gebiete der Randenhochflächen werden heute geackert, Wiesen gedüngt. So gelangen die einst typischen, blumenreichen Halbtrockenwiesen in die zusehends enger werdende Zone zwischen intensiver Nutzung im Kulturland und fehlender Nutzung bei Brachlegung.

2.2. WITTERUNG WÄHREND DER UNTERSUCHUNGS-PERIODE

Um einen Überblick über die Witterung während der Versuchsperiode zu er-

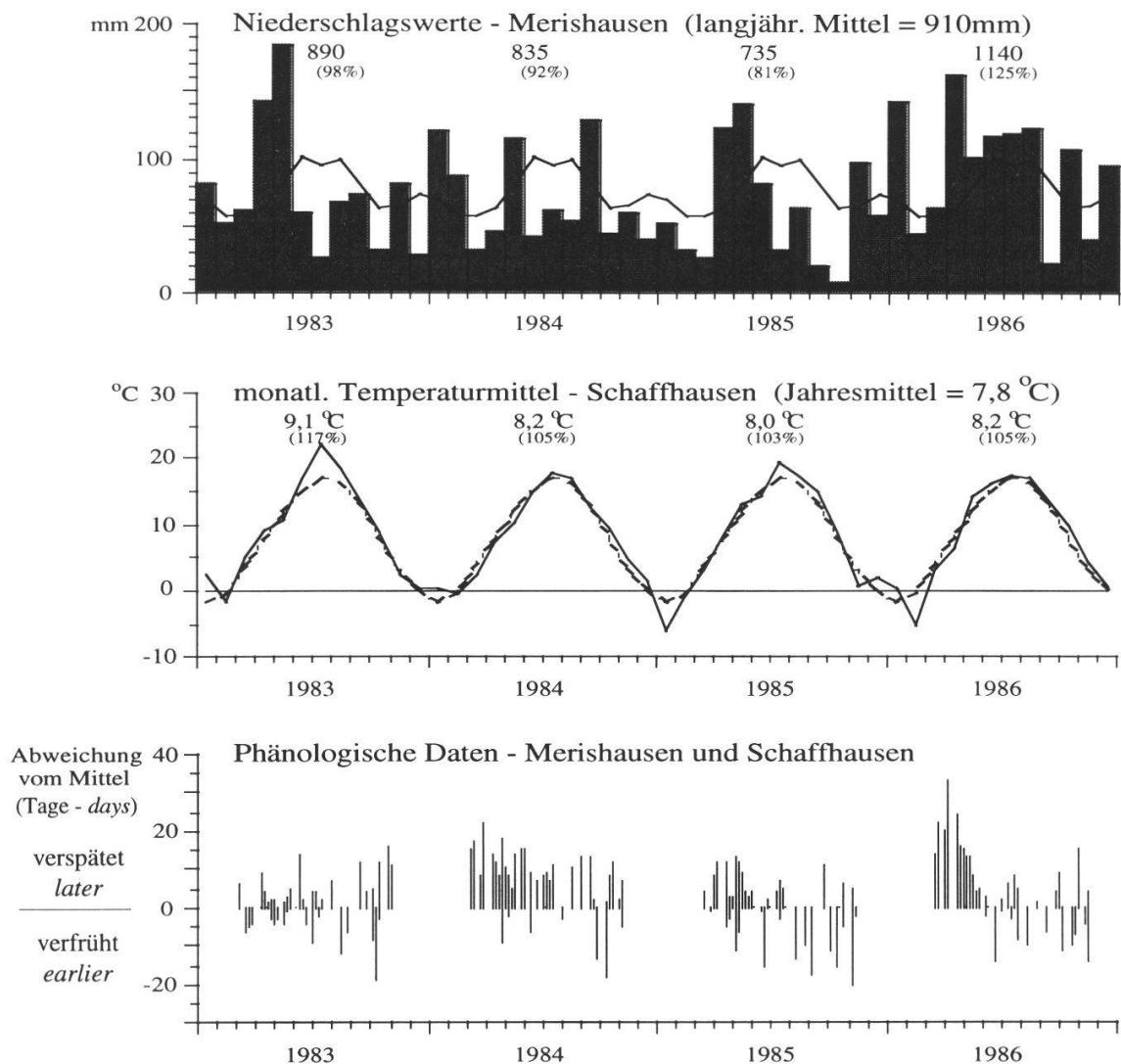


Fig. 2. Klima- und phänologische Daten für die Jahre 1983-1986 mit langjährigen Mittelwerten (Schweizerische Meteorologische Anstalt).

Climatic and phenological data of the years 1983-1986 and longterm mean values. Graphs: precipitation, temperature, phenological data (Swiss Meteorological Institute).

halten, sind in Fig. 2 die monatlichen Werte für Niederschlag, Temperatur sowie die phänologischen Daten der Messstationen Merishausen und Schaffhausen aufgeführt. Die Messstation Merishausen liegt weniger als 0,5 resp. 1,5 km westlich der beiden Untersuchungsgebiete auf 572 m/M, die Station Schaffhausen ca. 8 km südlich auf 437 m/M. Die phänologischen Daten sind sehr aufschlussreich, da momentane und vorangegangene Witterungseinflüsse anhand der Entwicklung der Pflanzen integrativ zum Ausdruck kommen.

Das Jahr 1983 war geprägt durch einen sehr niederschlagsreichen Frühling

(April und Mai) gefolgt von einem sehr trockenen Sommer und mässig trockenen Herbst. Der Juli zählte zu den trockensten der letzten 80 Jahre. Mitte Oktober bis Ende November folgte nochmals eine Trockenperiode. Dementsprechend war auch der Temperaturverlauf. Nach einem Wärmedefizit im Mai blieben die Werte meist über dem Durchschnitt. Im Juli herrschte eine eigentliche Hitzeperiode. Ein Vergleich mit den phänologischen Daten zeigt, dass die Defizite im nassen Frühjahr und die Überschüsse im trocken heißen Sommer vorerst in der Entwicklung der Pflanzenwelt nicht zum Ausdruck kamen. Abweichungen vom langjährigen Mittelwert nach oben oder unten halten sich die Waage. Der folgende Winter war relativ mild und feucht.

Die Niederschläge blieben 1984 unter dem Mittel. Vor allem die erste Hälfte des Frühlings und der ganze Sommer waren zu trocken. Die Temperaturen brachten im Frühjahr ein Defizit, die letzten 3 Monate im Jahr waren dafür sehr mild. Das trockene Jahr 1983 und der kühle Jahresanfang 1984 zeigten sich eindrücklich in einer späten Entwicklung der Vegetation, die sich erst in der 2. Jahreshälfte ausglich. Ein kalter, trockener Winter folgte.

1985 war ein ausgesprochen trockenes Jahr. Ausser den Überschüssen im April und Mai waren bis zum November alle Monate niederschlagsarm. Auf einen sehr trockenen Juli folgte im September eine Trockenperiode, die bis Ende Oktober andauerte. Die Temperaturen waren im Juni zu kalt, im Juli bis September dafür sehr warm. Nach eher verzögertem Start in der Entwicklung der Vegetation waren dann die Erntezeitpunkte vorverschoben. Ein kalter, eher niederschlagsreicher Winter folgte.

Nach anfänglich mildem Januar herrschte von Februar bis April 1986 ein starkes Temperaturdefizit. Der Mai war eher zu warm. Die Niederschlagsmengen waren fast das ganze Jahr überdurchschnittlich hoch. Der kalte Winter und Frühlingsanfang hatten eine starke Verzögerung in der Entwicklung der Vegetation zur Folge, danach gestaltete sich das Jahr phänologisch relativ ausgeglichen.

2.3. BEGRIFFSERLÄUTERUNGEN

2.3.1. Was heisst selten?

Seltenheit einer Pflanze kann bedeuten: kleine geographische Verbreitung, kleine Populationsdichte oder nur in speziellen Habitaten zu finden. Der Begriff "selten" wird individuell sehr unterschiedlich aufgefasst und interpretiert. Daher ist es sinnvoll, den Begriff klarer zu umschreiben. In der vorliegenden Arbeit wird

unter "selten" die geringe Frequenz sichtbarer Einheiten im Bestand verstanden.

Was sind seltene Pflanzenarten? - Eine kurze Literaturübersicht: Jede Rote Liste führt neben ausgestorbenen (besser: ausgerotteten, siehe GIGON 1983) und gefährdeten auch seltene Pflanzenarten. Dabei fällt das relativ heterogene Konglomerat an Arten auf, das in dieser Kategorie zusammengefasst wird. Die standardisierte IUCN-Klassifikation für seltene Arten lautet: "Taxa mit kleiner Weltpopulation, die gegenwärtig nicht direkt aber potentiell gefährdet sind. Sie sind normalerweise auf beschränkte geographische Areale oder Habitate lokalisiert oder dünn zerstreut über einen ausgedehnten Bereich" (siehe LUCAS und WALTERS 1976).

In "Seven forms of rarity" beschrieb RABINOWITZ (1981), aufbauend auf DRURY (1974), drei Kriterien die sowohl einzeln oder in Kombination für die Seltenheit einer Pflanzenart ausschlaggebend sind: Habitatanspruch, geographische Verbreitung und Populationsgrösse. Sie untersuchte für die Britische Flora, wie häufig die verschiedenen Formen von Seltenheit sind. In absteigender Wichtigkeit waren dies:

1. lokal häufige Arten mit beschränktem Bereich an besiedelten Habitaten.
2. Arten mit kleiner geographischer Verbreitung (Endemiten).
3. weit verbreitete Arten mit chronisch kleinen Populationsgrössen.

Sind ein, zwei oder alle drei Kriterien erfüllt, ergibt dies diese sieben Formen von Seltenheit. BEGON et al. (1991) haben diese Klassifizierungsform aufgegriffen und verfeinert.

HARPER (1981) fasste Seltenheit kurz als Phänomen der Zeit und des Raumes zusammen. Nicht nur die momentane Grösse und Häufigkeit des bewohnten Habitats einer Art seien zu berücksichtigen, sondern auch mögliche Unterschiede ihres Auftretens über längere Zeit. Eine gute Übersicht zu Seltenheit und deren Determinierung gibt FIEDLER (1986).

Warum sind seltene Arten selten? HARPER (1981) wies auf ökologische Faktoren, endo- und exogene Ursachen hin, sowie auf den Einfluss des betrachteten Zeitraumes. STEBBINS (1980) fasste bestehende Theorien bezüglich Ursache von Seltenheit zusammen und gliederte diese in drei Haupttypen:

1. historisches Alter (reliktische oder junge Arten)
2. kleine genetische Variabilität (eingeschränkte Anpassungsfähigkeit bei ändernden Umweltbedingungen)
3. ökologische Faktoren (limitierende abiotische und biotische Standortsfaktoren)

Er formulierte die "gene pool-niche interaction theory", in der er das Konkurrenzvermögen einer Art als Ausdruck und Resultante des genetischen Materials auffasste und dessen Variationsmöglichkeit in Zusammenhang mit den vorhandenen Standortsbedingungen brachte. Seltenheit kann also auch als populationsbiologisches Problem betrachtet werden (DAVY und JEFFERIES 1981). Allerdings darf von "selten" weder auf eine kleine genetische Variabilität noch auf Konkurrenzschwäche geschlossen werden (RABINOWITZ 1981).

HARPER (1977) vermutete als wichtigsten Faktor der Populationsregulation die Interferenz zwischen den Arten. Pflanzen müssten, bedingt durch das limitierte Ressourcenangebot, Kompromisse eingehen. DAVY und JEFFERIES (1981) formulierten: "Das Total solcher Kompromisse in einer Population repräsentiert eine zugewiesene Strategie für evolutive Fitness in ihrer speziellen Umwelt". Pflanzenarten wählen die Strategie der Seltenheit nicht, sie wird ihnen von der Gesamtheit aufgezwungen.

Ein Aspekt, der bis anhin nicht berücksichtigt wurde, betrifft die Lebenserwartung von Individuen. Wenige langlebige Individuen einer Art können eine grosse Population vortäuschen, da mehrere Generationen gleichzeitig als adulte Pflanzen in der Vegetation vertreten und damit sichtbar sind. Dies im Gegensatz zu Arten mit kurzlebigen, ev. nur sporadisch auftretenden Individuen. Zusätzlich wird bei Pflanzen der Samenvorrat im Boden ignoriert, da er nicht sichtbar ist. Diese "dormant seeds" wären aber durchaus der Population einer Art zuzurechnen. DRURY (1974) fragte: "Ist Grösse und Anzahl das beste Mass für den biologischen Erfolg?". Der subjektive Blickwinkel des Betrachters spielt also eine entscheidende Rolle in der Beurteilung von Seltenheit.

Seltenheit sagt nichts über die Überlebenskraft oder die Überlebenschance einer Pflanzenart aus. Es ist die grossteils subjektive Bewertung der geringen Frequenz sichtbarer Einheiten, d.h. geringer sichtbarer Populationsgrösse oder -dichte (siehe DAVY und JEFFERIES 1981, GREIG-SMITH 1964). Art und Ursache der Seltenheit müssen für jede Pflanzenart einzeln umschrieben werden. Der deutsche Begriff "selten" findet im englischen Sprachgebrauch zwei Entsprechungen: "rare" für selten in mehr naturschützerischem Sinn und "sparse" im mehr pflanzenökologischen Sinne von spärlicher Dichte im Bestand.

2.3.2. Individuum, Spross, Konkurrenzstärke, Regenerationsniche

Individuum (lat. *individuus* = unteilbar): bezeichnet aus pflanzenökologischer Sicht eine räumlich und zeitlich eigenständige, physiologisch unabhängige Einheit. Die aus sexueller Reproduktion hervorgegangene Pflanze ist ein Indivi-

duum; jeder Same oder Keimling ist ein Individuum (URBANSKA 1992).

Bei Pflanzen mit vegetativer Vermehrung ist die Abgrenzung hingegen oft schwierig. So bildet die Rosettenpflanze *Hieracium pilosella* im Halbtrockenrasen über oberirdische Ausläufer ein bis mehrere Ableger, die vorerst noch von der Mutterpflanze versorgt werden. Diese neuen Rosetten treiben Wurzeln, etablieren sich und wachsen zuletzt getrennt von der Mutterpflanze. Der Übergang zu eigenständigen Individuen erfolgt fliessend. Diese Individuen besitzen das genetisch gleiche Material. In einem Grashorst ist jeder einzelne Spross für sich überlebensfähig. Im Horst zusammengeschlossen bilden diese Sprosse eine Art Überindividuum von höherem Organisationsgrad. Der Begriff Individuum wird für den ganzen Horst verwendet, solange eine enge Verbindung unter den Sprossen besteht. Beim Vergleich zwischen Individuen verschiedener Arten muss die Eigenheit der individuellen Organisationsformen berücksichtigt werden. Eine gute Literaturübersicht zur Definition eines Individuums gab WHITE (1979). Die Gesamtheit aller Individuen einer Art, die einen bestimmten Lebensraum zusammen besiedeln, bilden deren Population. Meist sind dabei die sichtbaren Individuen eines Taxons gemeint. Nicht unwesentlich ist aber der lebende Samenvorrat im Boden als Teil der Population (RABOTNOV 1978: Coenopopulation). Die Populationsstruktur wird geprägt von der Grösse, Dichte, Verteilung, Altersstruktur (Samen, Keimling, nicht reproduzierende Pflanze, reproduzierende Pflanze), Wachstumsrate, Natalität und Mortalität (Turnover) der Individuen (siehe URBANSKA 1992).

In Halbtrockenrasen vermehren sich viele Pflanzen vegetativ, d.h. sie sind klonbildend. Wird zwischen Individuen mit gleichem oder verschiedenem Genmaterial unterschieden, werden die Begriffe Genet und Ramet verwendet (HARPER und WHITE 1974, HARPER 1978). Genet umschreibt einen individuellen Genotyp einer Pflanzenart, d.h. die Gesamtheit der Individuen mit genetisch gleichem Material. Der Genet kann durch eine Einzelpflanze repräsentiert werden, die aus sexueller Reproduktion entstand oder durch den aus asexueller Reproduktion hervorgegangenen Pflanzenkロン (beispielsweise Ableger bei *Hieracium pilosella* oder ein Horst von *Bromus erectus*) oder durch eine agamosperme Kolonie von *Taraxacum officinale* Pflanzen. Ein Genet geht immer aus sexueller Reproduktion hervor.

Der Ramet ist der klonale Teil eines Genets, ist also aus asexueller Reproduktion hervorgegangen. HARPER (1977) bezeichnet den Ramet auch als Modul des klonalen Wachstums. Ein Ramet ist beispielsweise bei Gräsern der Einzelspross eines Horstes oder bei Kräutern die aus einem Ableger entstandene Pflanze (unabhängig davon, ob die Verbindung zur Mutterpflanze abgebrochen ist oder nicht)

oder das Einzelindividuum einer agamospermen Pflanze.

Im Feld ist die Zuordnung des einzelnen Ramets zum Genet oft schwierig, z.B. bei Arten mit unterirdischen Ausläufern (Bsp. *Carex flacca*) oder bei Arten, deren Klonteile den Kontakt untereinander verlieren und sich nicht anhand spezieller Merkmale wie beispielsweise "leaf markets" bei *Trifolium repens* (siehe CAHN und HARPER 1976) erkennen lassen.

Spross: bezeichnet einen einzelnen Pflanzentrieb des oberirdischen Pflanzenindividuums. Ein Grashorst ist z.B. ein durch Auswachsen der untersten Achselknospen entstandener Sprossbüschel eines Individuums. Die Triebe stehen dicht nebeneinander und mehr oder weniger senkrecht. Sprosse können bei Pflanzen vegetativ oder sexuell entstehen. Ein Pflanzenindividuum kann ein bis viele Sprosse umfassen. Individuen und Sprosse sind rein morphologische Abgrenzungen.

Konkurrenzstärke: Konkurrenz wurde in der vorliegenden Arbeit im weitesten Sinn als Wettbewerb zwischen Pflanzenindividuen um Nährstoffe, Raum und andere ökologische Erfordernisse interpretiert, wobei mindestens die Fitness eines Partners vermindert ist (SCHAEFER und TISCHLER 1983, CRAWLEY 1986). Als konkurrenzstark wurden Arten definiert, die langfristig im Bestand dominieren. Dies wird von anderen Autoren unterschiedlich gehandhabt. Bei GRIME (1979) sind Arten konkurrenzstark die sich durch eine schnelle Nährstoffaufnahme auszeichnen (Competitors), nicht aber Arten, die Nährstoffe langfristig akkumulieren und im Bestand durchaus dominieren können (Stresstolerators). Für TILMAN (1986) sind konkurrenzstarke Arten dagegen solche, die im Boden am meisten limitierende Nährstoffe besetzen können. Für eine weitere Diskussion siehe Kap. 5.1.1.

Regenerationsnische: Unter Regeneration wird allgemein die Fähigkeit verstanden, verlorengegangene Organe oder Organteile zu ersetzen. In der vorliegenden Arbeit wurde Regeneration vor allem für den Ersatz ganzer Individuen verwendet, wie dies GRUBB (1977) für die Regenerationsnische tat. Die Nische ist eine multidimensionale Beschreibung der Ressourcenbedürfnisse, der Habitatansprüche und der Umwelt-/Umgebungstoleranzen einer Art (HUTCHINSON 1957, HARPER 1977).