

Zeitschrift:	Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern
Herausgeber:	Naturforschende Gesellschaft in Bern
Band:	50 (1993)
Artikel:	Vegetation und Heuschrecken der subalpin-alpinen Stufe : Pflanzensoziologische und biozönologische Studien auf der Schynigen Platte (Berner Oberland)
Autor:	Fischer, Beat / Wachter, Matthias
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-318576

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: 09.01.2026

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

BEAT FISCHER UND MATTHIAS WACHTER*

Vegetation und Heuschrecken der subalpin-alpinen Stufe: Pflanzensoziologische und biozönologische Studien auf der Schynigen Platte (Berner Oberland)

1. Einleitung	100
2. Untersuchungsgebiet	101
3. Material und Methoden	
3.1 Pflanzensoziologie	103
3.2 Biozönologische Untersuchungsflächen	104
3.3 Heuschrecken	105
4. Ergebnisse und Diskussion	
4.1. Pflanzengesellschaften	
4.1.0 Stetigkeitstabelle	106
4.1.1 Rhododendro hirsuti-Mugetum	107
4.1.2 Salicetum retuso-reticulatae	107
4.1.3 Seslerio-Caricetum sempervirentis	112
4.1.4 Caricetum ferruginea	113
4.1.5 Crepido-Festucetum rubrae	115
4.1.6 Anemone narcissiflora-Nardus stricta-Sukzessionsgesellschaft	116
4.1.7 Geo montani-Nardetum	117
4.1.8 Rumicetum alpini	118
4.1.9 Poetum supinae	119
4.2. Heuschrecken, Pflanzengesellschaften und Standortsfaktoren	
4.2.1 Charakterisierung der biozönologischen Untersuchungsflächen	119
4.2.2 Vorkommen und Verteilung der Heuschreckenarten	123
4.2.3 Geländeprofil und Ordinationsdiagramm	128
4.2.4 Pflanzengesellschaften und Standortsfaktoren	131
4.2.5 Habitatwahl der einzelnen Heuschreckenarten	132
4.2.6 Ursachen der Biotopbindung und Indikationswert der Pflanzengesellschaften	140
5. Zusammenfassung	141
6. Dank	142
7. Literatur und Software	143

* Adresse der Verfasser:

B. Fischer, Systematisch-Geobotanisches Institut der Universität, Altenbergrain 21, CH-3013 Bern
M. Wachter, Zoologisches Institut der Universität, Baltzerstrasse 3, CH-3012 Bern

1. Einleitung

Die Schynige Platte weist eine längere Geschichte der naturwissenschaftlichen Tätigkeit auf. Der 1929 eröffnete Alpengarten begründete eine bis heute bestehende Tradition der Forschung und Ausbildung mit Schwergewicht Botanik. Wegweisend waren die Studien von LÜDI, der im Bereich des Alpengartens die Pflanzengesellschaften und ihre Beziehung zur Umwelt untersuchte (LÜDI 1948). Zudem legte er eine Versuchsweide an, wo er Düngungsexperimente durchführte (LÜDI 1959). Diese Arbeiten gaben den Anstoss zu weiteren ökologischen Untersuchungen in den gleichen Flächen (HEGG 1977, 1984; DÄHLER 1991).

Die vorliegende Untersuchung fand im Rahmen einer fachübergreifenden Lizentiatsarbeit statt. Sie setzt sich aus einem rein pflanzensoziologischen und einem biozönologischen Teil zusammen und wurde von folgenden zwei Fragestellungen geleitet:

- *Welche Pflanzengesellschaften sind im Untersuchungsgebiet vorhanden, und wie ist ihre floristische und ökologische Ausprägung?*
- *Wie sind die verschiedenen Heuschreckenarten im charakteristischen Mosaik der Pflanzengesellschaften verteilt, und was sind die Ursachen des festgestellten Verteilungsmusters?*

Heuschrecken eignen sich aus verschiedenen Gründen für die praktische Arbeit: Wenige, relativ häufige Arten erleichtern repräsentative Vergleiche. Die Tiere sind tagaktiv, verhältnismässig gross, auffällig, und viele Arten singen; so können sie gut erfasst und aus Distanz bestimmt werden. Sie besitzen eine paurometabole Entwicklung, d.h. die Larven gleichen stark den Imagines und können – wenn auch zum Teil mit Mühe – auf die Art angesprochen werden.

Es existieren verschiedene Arbeiten, die sich mit der Habitatwahl und den biotopbindenden Faktoren von Heuschrecken befassen. Der direkte Vergleich mit den Resultaten der vorliegenden Untersuchung wird dadurch erschwert, dass sich die betreffenden Untersuchungsgebiete meist im Tiefland befinden (BROCKSIEPER 1978; KALTENBACH 1963; KÖHLER 1989; MARCHAND 1953; OSCHMANN 1973; SÄNGER 1977 u.a.). Gewisse Autoren beziehen ihre Angaben auch auf einen wesentlich grösseren geographischen Raum (DREUX 1972; HARZ 1957; SCHMIDT & BÜHL 1970; SMETTAN 1991). Aus dem Alpenraum sind vor allem drei Arbeiten zu nennen, die sich durch einen mit der vorliegenden Untersuchung vergleichbaren methodischen und thematischen Ansatz auszeichnen: ILLICH & WINDING (1989), NADIG (1986) und TEICHMANN (1958).

2. Untersuchungsgebiet

Das Gebiet der Schynigen Platte liegt in den Berner Kalkalpen, im Bereich der alpinen Waldgrenze. Es ist der äusserste gegen Nordwesten gerichtete Gebirgssporn der Faulhornkette zwischen dem Tal der Lütschine und dem Brienzersee. Geologisch gehört das Gebiet zur helvetischen Wildhorn-Decke; die Gesteine umfassen die Schichtreihen des unteren und mittleren Dogger und des Malm (LÜDI 1948; GIGON 1984). *Abbildung 1* zeigt das Untersuchungsgebiet. Es weist eine Ausdehnung von 45 ha auf und liegt zwischen 1900 und 2070 m ü. M. LÜDI (1948) führte während der Vegetationszeit Klimamessungen durch. Er charakterisiert das Sommerklima als ausgesprochen humid. Die Jahresdurchschnittstemperatur beträgt 1°C. Das Temperaturmittel für die schneefreie Zeit von Anfang/Mitte Juni bis Ende Oktober liegt bei 8–9°C, die mittlere Julitemperatur bei 10,3°C. Die mittlere Monatssumme der Niederschläge wird für den Juli mit 184 mm angegeben. Das jährliche Niederschlagsmittel beträgt 1600–2000 mm (IMHOF 1965). Davon fällt rund die Hälfte in Form von Schnee. Fröste und Schneefall können in jedem Monat vorkommen.

Die Schynige Platte wird touristisch und landwirtschaftlich intensiv genutzt. Jährlich besuchen Zehntausende von Touristen diesen Aussichtsberg mit Hotel und Alpengarten. Die landwirtschaftliche Nutzung des Gebietes geschieht ausschliesslich durch Viehwirtschaft. Die Alp Oberberg wird während etwa 35 Tagen im Jahr, von Anfang August bis Mitte September, mit rund 100 Kühen bestossen.

Der Witterungsverlauf der Untersuchungsjahre 1989 und 1990 gestaltete sich wie folgt (SMA 1989, 1990):

Das Jahr 1989 zeichnete sich durch einen beträchtlichen Wärmeüberschuss aus, zu dem alle Jahreszeiten, besonders aber der Winter (sowohl Anfang wie Ende Jahr) und das Frühjahr beigetragen hatten. Einzig der Juni blieb etwas zu kühl. Niederschlagsdefizite wiesen Januar, Mai, Juni und September auf. In den Monaten Januar, Mai, Juni, August und ab Oktober war es sehr sonnig, im Juli und im September war es stärker bewölkt.

Der niederschlagsarme Januar 1990 brachte in den Berglagen einen hohen Sonnen- und Wärmeüberschuss. Im Vergleich zum langjährigen Mittel war es 3 bis 4 Grad zu warm. Erst Mitte Februar fielen bedeutende Schneemengen, nachdem auch dieser Monat warm begonnen hatte. Vielerorts war der Winter 1989/90 allgemein der mildeste seit mehr als hundert Jahren. Auch im Mai lagen die Temperaturen über der Norm, und die Monatssummen der Niederschläge waren ebenfalls etwa anderthalbfach höher als normal. Juni und Juli zeigten beide das gleiche Bild: Nachdem die erste Hälfte kühl und feucht war, endete der Monat hochsommerlich warm. Im Juli war es in der zweiten Hälfte überdies markant zu trocken. Der Trend der überdurchschnittlichen Wärme und Trockenheit setzte sich auch im sonnigen August fort. Zu kalt war dann wieder die erste Septemberhälfte, doch stiegen dafür Ende Monat die Temperaturen noch einmal stark an. Die Feldsaison endete mit einem milden Oktober.

UNTERSUCHUNGSGEBIET SCHYNIGE PLATTE

- Biozönologische Untersuchungsfläche
- Alpengarten
- ▨ Blockschutt
- ▢ Fichten
- Wanderweg
- ▢ Untersuchungsgebiet

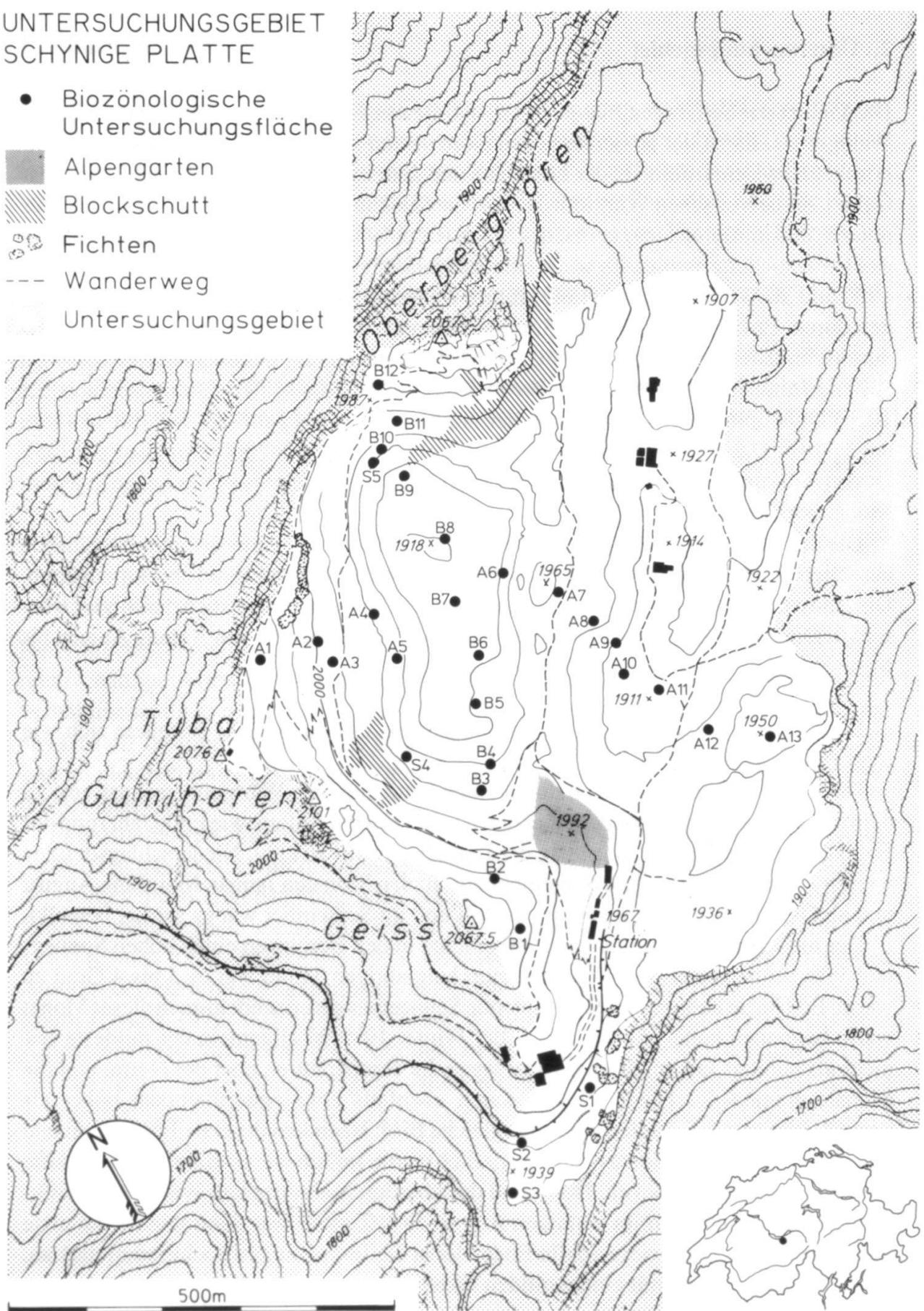


Abbildung 1: Karte des Untersuchungsgebietes (gezeichnet von M. Kummer).



Untersuchungsgebiet mit Oberberghorn (links) und Alp Oberberg (Aufnahmestandort unterhalb Geiss).

3. Material und Methoden

3.1 Pflanzensoziologie

Die floristische Bestandesaufnahme des Untersuchungsgebietes erfolgte während der Vegetationsperioden 1989 und 1990. Die pflanzensoziologischen Aufnahmen wurden nach der Methode von BRAUN-BLANQUET (1964) durchgeführt. Die Aufnahmeflächen umfassten 16–25 m². Die Nomenklatur der Arten richtet sich nach BINZ-HEITZ (1986) und die der Pflanzengesellschaften nach OBERDORFER (1977, 1978, 1983, 1990), BRUN-HOOL (1962), KNAPP (1962), SCHWEINGRUBER (1972) und SUTTER (1982).

Die Vegetationsaufnahmen wurden von Hand und mit Hilfe von Computerprogrammen (DÄHLER 1986, WILDI & ORLOCI 1988) zu einer Vegetationstabelle¹ geordnet. Als deren Zusammenfassung wurde die Form einer Stetigkeitstabelle gewählt.

Die Angaben über Exposition, Neigung, Höhe über Meer sowie die prozentualen Deckungsanteile der Grasartigen, der Kräuter und der Zwergsträucher wurden im Feld notiert. Daraus wurden für alle Vegetationseinheiten die Durchschnittswerte berechnet. Die Zeigerwerte (LANDOLT 1977) der einzelnen Pflanzenarten wurden entsprechend der Deckung dieser Arten gewichtet und der Durchschnittswert für jede Vegetationsaufnahme ermittelt. Die erhaltenen Mittelwerte lassen eine einfache Charakterisierung der Bodenverhältnisse zu.

¹ Vollständige Vegetationstabelle bei den Verfassern vorhanden.

3.2 Biozönologische Untersuchungsflächen

Die biozönologischen Untersuchungen wurden von Mai bis Oktober 1990 durchgeführt. Für die Bearbeitung der Fragestellung mussten einzelne Untersuchungsflächen bestimmt werden. Hauptkriterium für deren Auswahl war die Raumstruktur. Im – für diese Höhenstufe charakteristischen – kleinflächigen Mosaik von Raumtypen wurden repräsentative, in sich homogene Flächen von 5 x 5 m Grösse ausgeschieden. *Abbildung 1* zeigt die Lokalisation der 30 Untersuchungsflächen mit den zugeteilten Nummern. A1 bis A13 und B1 bis B12 wurden in Form von lockeren Transekten angelegt. Die sogenannten Sonderflächen S1 bis S3 und S5 wurden zusätzlich an faunistisch auffallenden Stellen ausgewählt. S4 wurde als Vertreterin der Zwergstrauchheide später noch aufgenommen.

Die Transekte A und B sowie die Sonderflächen S konnten je in einem Tag bearbeitet werden. Die Untersuchungen fanden bei wolkenlosem bis leicht bewölktem Wetter viermal im Abstand von vier Wochen statt (Transekt A: 19.6., 23.7., 20.8., 28.9.; Transekt B: 25.6., 24.7., 23.8., 3.10.; S1 bis S3: 17.6., 25.7., 22.8., 3.10.; S4: 21.6., 25.7., 22.8.; S5: 25.7., 22.8., 3.10.).

Die Erhebungen in den Flächen beinhalteten jeweils die Aufnahme wichtiger abiotischer und biotischer Faktoren, die Erfassung der Heuschrecken und eine pflanzensoziologische Aufnahme.

Mit Hilfe der Computerprogramme von DÄHLER (1986) und LOTUS DEVELOPMENT CORP. (1989) wurden die Daten verarbeitet; das Programm CANOCO (TER BRAAK 1988) wurde zur Durchführung einer Kanonischen Korrespondenzanalyse (CCA), Mac Draw (CLARIS CORPORATION 1989) zur graphischen Darstellung verwendet.

Abiotische Faktoren:

Ausaperung: Am 21.5.90 wurde das Untersuchungsgebiet flächendeckend photographisch aufgenommen. Ungefähr die Hälfte der Untersuchungsflächen lag zu diesem Zeitpunkt noch unter Schnee. Gewisse Flächen waren schon seit längerem schneefrei, andere waren nur von einer dünnen Schneedecke bedeckt und weitere lagen noch unter einer dicken Schneeschicht. Unter Zuhilfenahme der gemachten Fotos wurden die Untersuchungsflächen in Ausaperungskategorien eingeteilt. Für die Kategorien wurden die folgenden Ausaperungstermine angenommen: Kateg.1 = 11. Mai, 2 = 16. Mai, 3 = 21. Mai, 4 = 26. Mai, 5 = 31. Mai.

Besonnung: Unter «Besonnung» verstehen wir die Sonneneinstrahlung auf einen Hang unter Berücksichtigung von topographischen (Exposition, Neigung und Horizontbegrenzung), geographischen (geogr. Breite, Meereshöhe) und zeitlichen (Tages- und Jahreszeit), jedoch unter Vernachlässigung von meteorologischen (Bewölkung) Faktoren (KÄMPFERT & MORGEN 1952, zit. in HEGG 1977). Zur Berechnung der Besonnung wurde die Methode von HEGG (1966 und 1977) angewendet. In einem ersten Schritt wurden mit einem Fisheye-Objektiv auf allen Untersuchungsflächen Horizontbegrenzungsfotos angefertigt. Darauf wurden die Horizontlinien in vorgefertigte Besonnungsdiagramme übertragen, die es erlauben, für eine beliebige Zeitperiode die

einfallende Sonnenenergie zu berechnen. Masseneinheit ist die Wirkungsstunde (1 Wih = 60 cal/cm² · h). Als Zeitraum wurde die angenäherte Vegetationszeit von der Ausape rung (nach Kateg.) bis zum Einschneien (21.Okt.) gewählt. So konnte für jede Fläche der jeweilige Besonnungswert berechnet werden.

Temperatur: Auf der Untersuchungsfläche A8 wurde im Herbst 1989 ein Temperatur messgerät vergraben. Mit zwei Sonden wurde vom 1.1.90 bis 16.10.90 (mit Unterbruch vom 9.7. bis 11.7.) zuerst alle 3 Stunden, ab 2.7.90 alle 30 Minuten die Temperatur auf der Bodenoberfläche registriert. Zusätzlich wurden solche Messungen auf den Flächen A1 (je zwei Sonden auf der Bodenoberfläche und 5 cm im Boden) und A6 (zwei Sonden auf Bodenoberfläche, eine Sonde in 5 cm) durchgeführt. Die Geräte waren vom Typ «Grant Squirrel» SQ8 bzw. SQ12 mit NTC-Temperaturfühlern. Zur Analyse der Mess daten wurden die Computerprogramme von GRANT INSTRUMENTS LTD. (1988), LOTUS DEVELOPMENT CORP. (1989) und SOFTWARE PUBLISHING CORP. (1988) verwendet.

Biotische Faktoren:

Vegetationsdeckung: Aufgetrennt nach der Gesamtvegetation, den Grasartigen, den Kräutern und den Zergsträuchern wurden die prozentualen Deckungsanteile geschätzt und je ein durchschnittlicher Deckungswert für die ganze Vegetationsperiode berechnet. Zusätzlich wurde das Verhältnis der Grasartigen zu den Kräutern/Zergsträuchern ermittelt.

Höhendichte: Mit einem Massstab wurde die Höhe gemessen, bis zu welcher die Vegetation als «dicht geschlossen» erschien. Aufgrund der notierten Werte wurden fünf Kategorien gebildet (1 = dicht bis 2 cm, 2 = dicht bis 5 cm, 3 = dicht bis 10 cm, 4 = dicht bis 20 cm, 5 = dicht über 20 cm).

Beweidung: Die Beweidung wurde aufgrund der Nutzungsintensität durch die Kühle in drei Kategorien eingeteilt (0 = keine Beweidung, 1 = schwache Beweidung, 2 = normale Beweidung).

Pflanzensoziologie: Ende Juli wurden alle biozönologischen Untersuchungsflächen nach BRAUN-BLANQUET (1964) pflanzensoziologisch aufgenommen. Die Zuordnung zu den verschiedenen Vegetationstypen erfolgte nach der Fertigstellung der Vegetations tabelle.

3.3 Heuschrecken

Die zoologischen Erhebungen fanden nach Voruntersuchungen 1989 von Mai bis Oktober 1990 statt. In den Flächen A1, A8 und A10 wurde versuchsweise die Fangquadratmethode nach ONSAGER (1977) und OPPERMANN ET AL. (1987) durchgeführt. Diese Methode ist aber sehr zeitintensiv und für mikrotopographisch unebenes Gelände nicht geeignet.

Für die Erfassung der Heuschrecken musste eine Methode gefunden werden, die es erlaubt, in möglichst kurzer Zeit viele Untersuchungsflächen zu bearbeiten. Entwickelt wurde eine visuell-akustische Methode, mit der die Transekte A und B sowie die

Sonderflächen S in jeweils einem Tag (zwischen 10 und 17 Uhr) semiquantitativ erfasst werden konnten. Pro Untersuchungsfläche wurden max. 20 Minuten aufgewendet. Im Juni und im Juli wurden pro Fläche 16 m² intensiv nach Larven durchsucht, im August und im September/Oktober die ganzen Flächen systematisch durchgegangen und nach den Adulttieren abgesucht. Unbekannte Individuen wurden mit dem Kescher abgefangen und bestimmt. Der Kescher wurde auch eingesetzt, um die Vegetation nach versteckten Tieren zu durchstöbern. Von den vorkommenden Arten wurden folgende Parameter erfasst: Entwicklungsstadium, Dichte (Schätzung in Kategorien: E = 1–2 Einzeltiere pro Untersuchungsfläche, 1 = bis 1 Ind./m², 2 = 1–2 Ind./m², 3 = 3–5 Ind./m²) und Gesangsaktivität.

Für die zusätzliche Erfassung der singenden Arten wurden die Transekten A, B und S1 bis S3 im September 90 rein akustisch aufgenommen. Stets protokolliert wurden auch Einzelbeobachtungen ausserhalb der normalen Untersuchungszeiten und ausserhalb der Untersuchungsflächen. Mit Hilfe des Computerprogramms CANOCO von TER BRAAK (1988) wurde eine Hauptkomponentenanalyse (PCA) durchgeführt und mit Mac Draw (CLARIS CORPORATION 1989) dargestellt. Um heuschreckenfreie Flächen auch miteinbeziehen zu können, wurde der Artentabelle eine omnipräsente Pseudospecies angehängt, deren Gewicht auf ein vernachlässigbares Mass reduziert wurde. In gleicher Weise wurde auch für die in Kap.3.2 erwähnte CCA verfahren.

Alle Heuschrecken wurden lebend bestimmt und wieder in ihrem Ursprungshabitat ausgesetzt. Für die Artbestimmung wurden BELLMANN (1985), HARZ (1969, 1975) und REYNOLDS (1980) beigezogen. Die Larvendetermination geschah mit Hilfe von INGRISCH (1977), OSCHMANN (1969), RICHARDS & WALOFF (1954) und STEVANOVIC (1961). Die Arbeit von PICHLER (1957) zur Larvenbestimmung von *Podisma* und *Miramella* war den Verfassern leider erst zu spät bekannt.

4. Ergebnisse und Diskussion

4.1 Pflanzengesellschaften

4.1.0 Stetigkeitstabelle

Die Stetigkeitstabelle (*Tabelle 1*) zeigt die nach pflanzensoziologischen und ökologischen Gesichtspunkten geordneten Vegetationseinheiten. Dabei erkennt man die charakteristischen Artengruppen der einzelnen Vegetationstypen, ferner das Trennende sowie das Verbindende zwischen den verschiedenen Vegetationseinheiten. Die Zahlen in der Tabelle kennzeichnen die Stetigkeitsklasse, mit der die betreffende Art in den untersuchten Beständen vorkommt (5 = in mehr als 80% der untersuchten Bestände vorkommend, 4 = 61–80%, 3 = 41–60%, 2 = 21–40%, 1 = in weniger als 20% der Bestände vorhanden). Damit die Stetigkeitstabelle überschaubar bleibt, wurden nur solche Arten tabellarisch aufgeführt, die in mindestens einer Vegetationseinheit eine Stetigkeit ≥ 3 zeigen oder differenzierenden Charakter aufweisen. Die Hochzahl entspricht dem typischen Dek-

kungswert der betreffenden Art in den vorkommenden Beständen. Sie wurde nur dann angegeben, wenn der Deckungsanteil der Art grösser als 5% ist (² = sehr zahlreich oder 5–25% der Aufnahmefläche deckend, ³ = 25–50% der Aufnahmefläche deckend, ⁴ = 50–75% der Aufnahmefläche deckend) und die Art mindestens der Stetigkeitsklasse 3 angehört.

4.1.1 Rhododendro hirsuti-Mugetum Br.-Bl. 39

Subassoziation salicetosum retusae

Vaccinien-Variante Schw. 72

Steinrosenheide mit gestutzter Weide

Die Zwergstrauchheiden besiedeln stark geneigte, nach Ost exponierte Schattenhänge. Der Untergrund besteht meist aus grobem Malmschutt mit einer geringen organischen Bodenaufklage. Die Zeigerwerte deuten einen mittelfeuchten, schwach sauren und nährstoffarmen Boden an.

Der Aspekt wird durch die Zwergsträucher dominiert. Charakteristisch sind die Assoziationskennarten *Rhododendron hirsutum* und *Arctostaphylos alpina*. Weiter weisen die Vaccinio-Piceetea-Charakterarten *Rhododendron ferrugineum*, *Juniperus alpina*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. gaultherioides* und *V. myrtillus* eine starke Deckung auf. *Pinus mugo* fehlt, *Picea abies* wächst in der Zwergstrauchzone nur vereinzelt und bleibt eher klein. Basophile Begleiter wie *Sesleria varia*, *Hieracium bifidum*, *Asplenium viride* und *Dryas octopetala* sind ebenso häufig vertreten wie *Salix retusa*, *Parnassia palustris*, *Bartsia alpina* und *Polygonum viviparum*.

SCHWEINGRUBER (1972) beschrieb diese Subassoziation im Berner Oberland. Er begründet das Fehlen von *Pinus mugo* damit, dass sich dieser Vegetationstyp ausserhalb der ökologischen Amplitude der Bergföhre befindet und aufkommende Exemplare den Schneeschimmelpilzen erliegen. Zudem erwähnt er, dass im Gebiet des Berner Oberlandes fliessende Übergänge zum Rhododendro-Vaccinetum vorhanden sind. LIPPERT (1966) beschrieb aus den Berchtesgadener Kalkalpen ein Rhododendro-Mugetum mit *Rhododendron ferrugineum*, das die beginnende Bodenversauerung anzeigt. AICHINGER (1933, zit. in OZENDA 1988) fand in den Karawanken eine bodensaure Variante, das Rhodoreto-Mugetum vaccinietosum. Er begründet das Auftreten von *Rhododendron ferrugineum*, *Vaccinium myrtillus* und *V. vitis-idaea* sowie *Empetrum hermaphroditum* mit einer mächtigen Anhäufung von unzersetztem Humus. Diese Rohhumusaufklage, die in unseren Aufnahmeflächen fehlt, kann nach JENNY-LIPS (1948) aus Nadelstreu von *Juniperus alpina* und abgefallenen Blättern von *Rhododendron ferrugineum* entstehen.

4.1.2 Salicetum retuso-reticulatae Br.-Bl. in Br.-Bl. et Jenny 26

Spalierweidenrasen

Die Spalierweidenrasen besiedeln verspätet ausapernde Nordhänge. Sie finden sich im Gebiet meist unterhalb von Blockschutthalden auf treppenartig aufgebauten Böden. Die

Tabelle 1: Pflanzensoziologische Stetigkeitstabelle

Vegetationseinheiten:

- 1 Rhododendro hirsuti-Mugetum salicetosum-retusae Schw. 72 (Rho sal)
- 2 Salicetum retuso-reticulatae Br.-Bl. 26 (Sal)
- 3a Seslerio-Caricetum sempervirentis bupleuretosum Sutter 82 (Ses bup)
- 3b Seslerio-Caricetum sempervirentis trifolietosum Knapp 62 (Ses tri)
- 4a Caricetum ferrugineae calamagrostietosum variae Oberd. 50 (Car cal)
- 4b Caricetum ferrugineae Lüdi 21, Variante mit *Aconitum vulparia* (Car Aco)
- 4c Caricetum ferrugineae Lüdi 21, Variante mit *Crepis aurea* (Car Cre)
- 5 Crepido-Festucetum rubrae Lüdi 48 (Cre)
- 6 Anemone narcissiflora-Nardus stricta-Sukzessionsgesellschaft (Ane)
- 7a Geo montani-Nardetum-phleetosum alpinae Knapp 62, Variante mit *Anthyllis alpestris* (Geo Ant)
- 7b Geo montani-Nardetum-phleetosum alpinae Knapp 62, typische Variante (Geo typ)
- 7c Geo montani-Nardetum-phleetosum alpinae Knapp 62, Übergangsvariante zum Nardo-Gnaphalietum supini Bartsch 40 (Geo Gna)
- 8 Rumicetum alpini Beg. 22 (Rum)
- 9 Poetum supinae (Aich. 33) Brun-H. 62 (Poe)

Feuchtezahl: Niedere Zahlen zeigen geringe, hohe Zahlen grosse Bodenfeuchtigkeit an (Skala 1 bis 5)

Reaktionszahl: Niedere Zahlen zeigen saure, hohe Zahlen basische Bodenverhältnisse an (Skala 1 bis 5)

Nährstoffzahl: Niedere Zahlen zeigen nährstoffarme, hohe Zahlen nährstoffreiche Böden an (Skala 1 bis 5)

Standort: [F]: Fels; [H]: Hochstauden; [S]: Schneetälichen

Differentialarten der Assoziation: Differentialarten der Subassoziation/Variante:

Zeigerwerte charakterisieren die Bodenverhältnisse als mittelfeucht, recht basenreich und nährstoffarm.

Aspektbestimmende Arten sind *Salix retusa*, *S. reticulata*, *Dryas octopetala*, *Ranunculus alpestris*, *Androsace chamaejasme* und *Parnassia palustris*. Sie weisen im Untersuchungsgebiet in dieser Gesellschaft die höchste Stetigkeit und die grösste Deckung auf. Die Zwergsträucher *Rhododendron hirsutum*, *R. ferrugineum*, *Vaccinium gaultherioides* und *V. vitis-idaea* deuten die enge floristische Beziehung zum Rhododendro hirsuti-Magetum an. Das artenreiche Vegetationsbild des Spalierweidenrasens wird durch das starke Auftreten einiger rasenbildender Gräser und Seggen der Blaugrashalde wie *Sesleria varia*, *Carex sempervirens* und *Festuca quadriflora* ergänzt.

4.1.3 Seslerio-Caricetum sempervirentis Beg. 22 em. Br.-Bl. in Br.-Bl. et Jenny 26 Blaugras-Horstseggen-Halde

Aufgrund der 19 Vegetationsaufnahmen zeichnet sich eine Unterteilung der Blaugrashalde in zwei Subassoziationen ab: eine unbeweidete, durch *Bupleurum ranunculoides* charakterisierte und eine durch den Einfluss der Weide geprägte Subassoziation mit *Trifolium pratense*. Die verschiedenen Ausbildungsformen beruhen auf ökologischen und floristischen Unterschieden der Standorte. Beiden gemeinsam ist das Vorherrschen von *Sesleria varia*, *Carex sempervirens* und *Helianthemum grandiflorum*. Zudem lässt sich das Seslerio-Caricetum sempervirentis durch eine Reihe von recht steten Kennarten als homogene Pflanzengesellschaft abgrenzen: *Globularia cordifolia*, *Euphrasia salisburgensis*, *Thymus serpyllum*, *Sempervivum tectorum*, *Acinos alpinus*, *Hieracium villosum*, *Carduus defloratus*, *Leucanthemum adustum* und *Galium anisophyllum*.

Seslerio-Semperviretum bupleuretosum Sutter 82:

Diese Bestände besiedeln sehr steile und südostexponierte Sonnenhänge. Der Rasen ist stufig und lückig ausgebildet, so dass Fels, Schutt und Feinerde deutlich zum Vorschein kommen. Anhand der Zeigerwerte sind die Bodenverhältnisse ziemlich trocken, basenreich und nährstoffarm.

Floristisch kennzeichnend sind *Bupleurum ranunculoides* und *Festuca ovina*. Beide sind stets vorhanden und weisen eine starke Deckung auf. Sie stellen die wichtigsten Differentialarten innerhalb der Assoziation dar. *Gentiana clusii*, *Primula auricula*, *Rhamnus pumilus* und *Saxifraga paniculata*, welche felsige Standorte bevorzugen sowie einige typische Kennarten der Blaugrashalde – etwa *Ranunculus oreophilus*, *Astragalus alpinus*, *Sedum atratum* und *Helianthemum alpestre* – weisen in dieser Subassoziation ihre beste Ausbildung auf.

Nach der Beschreibung von SUTTER (1982) aus dem Muotatal unterscheidet sich dieser Vegetationstyp vom typischen Seslerio-Caricetum sempervirentis durch das Auftreten von *Bupleurum ranunculoides*, das in den Zentralalpen fast vollständig fehlt. OBERDORFER (1978) weist auf eine auffällige Diskrepanz in der Kennartengarnitur des Kalkalpenzuges hin. Er stellt eine von Ost nach West fortschreitende Kennartenverarmung fest. Als geographische Differentialarten für die westliche Rasse gibt er

Bupleurum ranunculoides und für die östliche Rasse *Achillea clavennae* und *Horminum pyrenaicum* an.

Seslerio-Semperviretum trifolietosum Knapp 62:

Dieser artenreiche Vegetationstyp ist im Gebiet ebenfalls an steilen, südexponierten Lagen anzutreffen. Aber im Vergleich zur Subassoziation bupleuretosum sind die Flächen weniger geneigt, der Rasenschluss ist bedeutend dichter. Trotzdem bleibt hier der Eindruck eines offenen, treppig gestuften Rasens. Der Boden ist humusreicher und weniger flachgründig. Die Zeigerwerte charakterisieren die Bodenverhältnisse als recht trocken, ebenfalls basenreich und recht nährstoffarm.

Trotz der Steilheit werden die Bestände vom Vieh – wenn auch nur schwach – genutzt. Die Vegetation ist deshalb zusätzlich zu den typischen Kalkrasenarten durch Weidepflanzen charakterisiert. Sie können als Differentialarten der Subassoziation betrachtet werden: *Festuca rubra*, *Poa alpina*, *Agrostis tenuis*, *Briza media*, *Anthoxanthum alpinum*, *Trifolium pratense*, *T. badium*, *Plantago atrata* und *Alchemilla vulgaris*. Wie aus der Stetigkeitstabelle ersichtlich, zeigen auch einige Kennarten der Seslerietea differenzierenden Charakter innerhalb der Assoziation an. So weisen *Potentilla crantzii*, *Globularia nudicaulis* und *Thymus serpyllum* einen mächtigeren Deckungsgrad, *Scabiosa lucida*, *Carlina acaulis* und *Arabis ciliata* eine höhere Stetigkeit im trifolietosum-Typ auf.

KNAPP (1962) beschrieb diesen Vegetationstyp im kleinen Valsertal, Voralberg. Im Vergleich mit der typischen Blaugrashalde deutete er das dortige Vorkommen der frischezeigenden Arten als Folge des stärkeren Weideeinflusses. Es scheint zudem, dass ein hoher Feinerdeanteil für das Auftreten der Frischezeiger mitverantwortlich ist.

4.1.4 Caricetum ferruginea Lüdi 21

Subalpine Rostseggenhalde

Im Untersuchungsgebiet besiedeln die Bestände der Rostseggen-Halde steile, meist südost- und ostexponierte Hänge. Der frische, skelettreiche Boden wird gut mit nährstoffreichem Hangwasser versorgt. Der Rasen wirkt ohne wesentliche Absätze und Stufen recht geschlossen. Die sehr artenreiche Gesellschaft zeichnet sich durch eine grosse Anzahl von Assoziations- und Verbandskennarten aus: *Carex ferruginea*, *Phleum hirsutum*, *Geranium silvaticum*, *Knautia dipsacifolia*, *Pulsatilla alpina* und *Trollius europaeus* weisen eine hohe Stetigkeit auf. *Pimpinella major*, *Astrantia major*, *Crepis pyrenaica*, *C. pontana*, *Anemone narcissiflora* und *Pedicularis foliosa* sind dagegen weniger häufig anzutreffen.

Nach BRAUN-BLANQUET (1969), ELLENBERG (1978) und OBERDORFER (1978) liegt der optimale Entfaltungsbereich des Caricetum ferrugineae in den nördlichen Kalkvoralpen. In diesen niederschlagsreichen Aussenketten der Alpen ist die Gesellschaft den hohen Feuchtigkeitsansprüchen entsprechend flächen- und artenmäßig am reichsten entwickelt.

Im Gebiet sind drei verschiedene Ausbildungsformen des *Caricetum ferrugineae* anzutreffen. Einerseits die von LÜDI (1921) beschriebene, typische Assoziation dieses klassischen Wildheurasens, welche in eine hochstaudige und eine durch Beweidung beeinflusste Variante unterteilt wird. Andererseits findet sich eine von Gräsern und Seggen dominierte Subassoziation. Die drei Vegetationstypen unterscheiden sich in ökologischer und floristischer Hinsicht sowie nach der Verteilung im Gebiet.

Caricetum ferrugineae calamagrostietosum variae Oberd. 50:

Diese Subassoziation prägt das Vegetationsbild am steilen, sonnigen, südostexponierten Hang zwischen Gumihorn und Oberberghorn. Der geologische Untergrund besteht aus Argovien-Mergel, einem kalkhaltigen Tonschiefer. Auffällig an diesem Hang sind die vielen Rutschflächen, die sich mit Rasen abwechseln. Diese sind hochwüchsig und meist dicht geschlossen.

Dominierend und aspektbildend sind *Calamagrostis varia*, *Dactylis glomerata*, *Carex flacca*, *C. sempervirens*, *C. ferruginea* und *Festuca rubra*. Die drei erstgenannten Arten bilden mit *Prunella grandiflora*, *Centaurea scabiosa*, *Laserpitium latifolium* und *Onobrychis montana* die Differentialarten der Subassoziation.

ELLENBERG (1978) weist darauf hin, dass die Rostseggenrasen heute in grossen Teilen der Alpen wirtschaftlich wertlos geworden sind. Mäht man sie nicht mehr, so bildet das abgestorbene Blatt- und Halmwerk eine Gleitbahn, auf der Schneemassen abrutschen können. Nicht selten reissen diese dann eingefrorene Stengel und den von diesen durchwurzelten Oberboden mit. Die Aufgabe der Bewirtschaftung kann daher zu erhöhter Lawinen- und Erosionsgefahr führen. Demgegenüber bemerkt DIETL (1972) zur Kriechschneebildung, dass diese Erscheinung gesellschaftserhaltend wirken kann: dort wo sich bei geringerer Hangneigung guter, milder Humus anhäuft, geht die Rostseggen-gesellschaft in eine Milchkrautweide oder in eine Hochstaudenflur über.

Caricetum ferrugineae Lüdi 21, Variante mit Aconitum vulparia:

Die sechs Vegetationsaufnahmen dieses Bestandestyps lassen sich alle unterhalb des Gumihorns, an steilen, ostexponierten Lagen lokalisieren. Der etwas lückige, mit feinem Malmschutt durchzogene Rasen ist sehr hochwüchsig.

Der Vegetationsaspekt wird geprägt durch die Dominanz von *Carex ferruginea* und das Eindringen von etlichen Hochstaudenarten wie *Aconitum vulparia*, *A. napellus*, *Heracleum elegans*, *Epilobium alpestre*, *Hypericum maculatum*, *Valeriana officinalis* und *Adenostyles alliariae*. Diese zeigen die enge Beziehung zu den subalpinen Hochstaudenfluren (Adenostyletalia) an. Auffallend sind auch einige Kennarten der Assoziation, die in dieser hochstaudigen Variante ihre höchsten Deckungsgrade aufweisen: *Festuca pulchella*, *Crepis pyrenaica* und *Pimpinella major*.

Caricetum ferrugineae Lüdi 21, Variante mit Crepis aurea:

Dieser Vegetationstyp ist weidebedingt. Seine Bestände liegen im Gebiet verstreut. Die Beweidung des Rasens ist schwach, da seine Neigung sehr gross ist und die Flächen dem Vieh nur schlecht zugänglich sind. Der recht dicht geschlossene Rasen wird durch Frass



Verteilung der Rostseggenhalde im Bereich des Gumihorns: Die Subassoziation *Caricetum ferruginea* *calamagrostietosum variae* prägt das Vegetationsbild am sonnenexponierten, mit Rutschflächen durchsetzten Hang im Vordergrund; die Variante mit *Aconitum vulparia* dominiert den Bereich am Fuss des Gumihorns.

und Tritt stellenweise niedrig gehalten. Die Exkreme te des Weideviehs führen zu einer zusätzlichen, beschränkten Zufuhr von Nährstoffen.

Diese artenreichste Variante der Rostseggenhalde zeigt den Übergang zur alpinen Milchkrautweide (*Poion alpinae*) an. So dringt in diese von *Carex ferruginea* dominier ten Bestände eine Gruppe von weidezeigenden Arten ein: *Crepis aurea*, *Potentilla aurea*, *Plantago alpina*, *Trifolium repens*, *Ligusticum mutellina*, *Poa alpina*, *Phleum alpinum* und *Leontodon hispidus*. Sie können als Differentialarten der Variante betrachtet werden.

4.1.5 Crepido-Festucetum rubrae Lüdi 48

Subalpine Milchkrautweide

Im Untersuchungsgebiet besteht ein grosser Teil der Vegetation aus Weiden. Die Beweidung beeinflusst denn auch die Vegetationsdecke stark. Sie bewirkt einerseits, dass dem Boden ständig Nährstoffe entzogen werden, die nur beschränkt und punktuell durch Exkreme te wieder zugeführt werden. Durch den kalkhaltigen Untergrund, durch Staub und durch Sickerwasser werden dem Boden andererseits auch wieder Nährstoffe zugeführt. Im Gebiet können grundsätzlich zwei verschiedene Weidetypen unterschie den werden: der Borstgrasrasen (*Geo montani-Nardetum*) und die Milchkrautweide (*Crepidio-Festucetum rubrae*). Aufgrund der ähnlichen Bedingungen gibt es eine Reihe

von weidezeigenden Arten, die mit hoher Stetigkeit an diese Weidetypen gebunden sind: *Poa alpina*, *Phleum alpinum*, *Trifolium repens*, *Ligusticum mutellina*, *Crepis aurea*, *Potentilla aurea* und *Plantago alpina*.

Im Gebiet der Schynigen Platte wachsen die Bestände der Milchkrautweide in West-, Nord- und Ostexposition. Sie gedeihen auf fast ebenen Flächen wie auch in geneigten Hanglagen. Der Boden ist tiefgründig und frisch. Trockene und vernässte Stellen tragen andere Vegetation. Die Zeigerwerte charakterisieren die Bodenverhältnisse als schwach sauer und eher nährstoffarm. Die Rasen sind meist dicht geschlossen, werden gut abgeweidet und sind dementsprechend niederwüchsig.

Der Milchkrautweide fehlen treue Kennarten. Die artenreichen Bestände werden geprägt durch eine Vielzahl von steten Arten mit ubiquistischer Verbreitung. Als besonders charakteristisch kann das gemeinsame Auftreten von *Trifolium badium*, *T. pratense* und *T. repens* mit *Poa alpina*, *Phleum alpinum*, *Festuca rubra*, *Anthoxanthum alpinum* und den Milchkräutern *Crepis aurea* und *Leontodon hispidus* bezeichnet werden. Außerdem weisen *Carex sempervirens*, *Alchemilla vulgaris*, *Anthyllis alpestris*, *Soldanella alpina* und *Homogyne alpina* eine hohe Deckung auf. Die floristische Abgrenzung gegenüber dem Borstgrasrasen basiert auf dem Fehlen stark azidophiler Nardeten-Kennarten, wie sie beispielsweise *Arnica montana*, *Geum montanum* und *Campanula barbata* darstellen.

LÜDI (1948) beschrieb diese Assoziation im Alpengarten auf der Schynigen Platte. Er bezeichnet sie als den wichtigsten und besten Weiderasen im ganzen Gebiet. MARSCHALL (1958) erwähnt in seiner botanischen Klassifikation der Milchkrautweiden, dass sie sich überall häufig mit den Borstgrasrasen verzahnen und alle möglichen Mischbestände und Übergänge bilden. Obwohl sie arm an Charakterarten seien, könnten sie floristisch als Assoziation gut abgegrenzt werden. Auch ELLENBERG (1952, zit. in DIETL 1972) und HEGG (1963) weisen auf die Tatsache hin, dass Fettweiden nicht viele Charakterarten enthalten und dass diejenigen Arten, die sie aufbauen und in ihnen dominieren, solche mit sehr breiter soziologischer Amplitude seien.

4.1.6 *Anemone narcissiflora*-*Nardus stricta*-Sukzessionsgesellschaft Vergandender Borstgrasrasen

Typische Nardeten mit stark azidophilen Kennarten sind im allgemeinen auf Gebiete mit kalkfreiem Untergrund beschränkt. Im Gebiet der Schynigen Platte herrscht jedoch kalkhaltiges Gestein vor. Nach LÜDI (1948) ist der Borstgrasrasen hier kaum ursprünglich. Er nimmt an, dass sich nach der Waldrodung zuerst eine Frischwiese (*Crepidofestucetum rubrae*) entwickelte. Erst durch andauernde Übernutzung fand eine Auslauung und Versauerung des Bodens statt, wodurch sich der Borstgrasrasen entwickeln konnte. Im Untersuchungsgebiet lässt sich eine vergandende Ausbildungsform des Borstgrasrasens ausscheiden, welche als *Anemone narcissiflora*-*Nardus stricta*-Sukzessionsgesellschaft beschrieben wurde. Dieser Vegetationstyp entstand sekundär durch nachlassende Nutzung auf den ehemals beweideten oder gemähten Nardeten. Er besiedelt stark geneigte, meist südostlich exponierte Flächen mit guter Versorgung durch

basenreiches Wasser. Die Unterlage besteht aus Argovien-Mergel oder Dogger. Die Zeigerwerte charakterisieren die Bodenverhältnisse als mässig trocken bis feucht, schwach sauer und recht nährstoffarm. Der dicht geschlossene, hochwüchsige Rasen wird von Kräutern und Grasartigen dominiert. Mit durchschnittlich 61 Arten in den 10 Vegetationsaufnahmen ist der vergandende Borstgrasrasen der artenreichste Vegetationstyp im Gebiet.

Aufgrund der floristischen Zusammensetzung kann die *Anemone narcissiflora*-*Nardus stricta*-Sukzessionsgesellschaft dem Nardion-Verband zugeordnet werden. Die lokalen Nardeten-Kennarten *Campanula barbata*, *Geum montanum*, *Arnica montana*, *Gentiana acaulis* und *Nardus stricta* sind sehr gut entwickelt und weisen eine starke Deckung auf. Zudem werden die Bestände durch eine ganze Reihe von Arten aus dem Caricion ferrugineae-Verband geprägt: *Anemone narcissiflora*, *Pulsatilla alpina*, *Trollius europaeus*, *Astrantia major*, *Geranium silvaticum*, *Knautia dipsacifolia*, *Pimpinella major*, *Laserpitium latifolium* und *Phleum hirsutum*. Diese bilden somit die Differentialarten zum Geo montani-Nardetum. Dazu weisen *Plantago alpina*, *Potentilla aurea*, *P. erecta* und *Solidago minuta* als Nardeten-Kennarten mit ubiquistischem Verbreitungscharakter und die Weidezeiger *Festuca rubra*, *Anthoxanthum alpinum*, *Crepis aurea*, *Trifolium pratense* und *Leontodon hispidus* eine hohe Stetigkeit und einen hohen Deckungsgrad auf. Stets ist auch ein Anteil von azidophilen Zergsträuchern vorhanden: *Calluna vulgaris* und die Vaccinien.

4.1.7 Geo montani-Nardetum Lüdi 48

Subassoziation phleetosum alpinae Knapp 62

Rotschwingel-Borstgrasrasen

Im Untersuchungsgebiet sind die beweideten Borstgrasrasen weit verbreitet. Sie präsentieren sich im allgemeinen als sehr dicht geschlossen und niederwüchsig. Die Bodenverhältnisse lassen sich aufgrund der Zeigerwerte als mässig trocken bis feucht, als eher mager und recht sauer beurteilen. In bezug auf die Gesellschaftstreue ist das Nardetum innerhalb der Pflanzengesellschaften des Gebietes gut charakterisiert. Konstant vorkommende Kennarten sind: *Arnica montana*, *Campanula barbata*, *Geum montanum*, *Gentiana acaulis*, *G. purpurea*, *Hieracium lactucella*, *Carex pallescens*, *Nardus stricta* und die vereinzelt vorhandenen *Trifolium alpinum* und *Pseudorchis albida*. Dazu gesellen sich die nicht nur auf das Nardetum beschränkten Arten *Plantago alpina*, *Potentilla aurea*, *P. erecta*, *Leontodon helveticus* und *Luzula multiflora*, die sich meist auch mit guter Deckung in fast allen beweideten Flächen finden.

Die Bestände zeigen also die charakteristische Artenverbindung des Nardetums. Sie enthalten zusätzlich reichlich fremde Elemente aus der Frischwiese: *Phleum alpinum*, *Festuca rubra*, *Anthoxanthum alpinum*, *Agrostis tenuis*, *Crepis aurea*, *Leontodon hispidus*, *Campanula scheuchzeri*, *Trifolium pratense* und *Alchemilla vulgaris*. Aufgrund dieser bestandesaufbauenden Artengruppe kann die Gesellschaft der Subassoziation phleetosum alpinae zugeordnet werden, die KNAPP (1962) für das kleine Valsertal beschreibt. Ausser *Anthoxanthum alpinum* und *Alchemilla vulgaris* führt KNAPP die

gleiche Artengruppe als Abgrenzung zur typischen Ausbildung des Geo montani-Nardetums an. Dass in den Nardeten derart häufig Fettwiesenpflanzen auftreten, ist durch zwei unabhängige Standortsfaktoren bedingt: einerseits durch das kalkhaltige Grundgestein, andererseits vermögen durch die natürliche Düngung durch das Vieh auch anspruchsvollere Arten in die Bestände einzudringen. Der Habitus des Nardetum-phleetosum alpinæ kann sehr vielgestaltig sein. Es lassen sich drei verschiedene Varianten unterscheiden.

Variante mit *Anthyllis alpestris*:

Die Variante mit dem Alpen-Wundklee tritt an sonnenexponierten, stark geneigten Hängen auf. Sie zeichnet sich durch das Auftreten einiger Seslerietea-Charakterarten aus: *Anthyllis alpestris*, *Carlina acaulis*, *Phyteuma orbiculare*, *Galium anisophyllum*, *Helianthemum grandiflorum*, *Leucanthemum adustum* und *Scabiosa lucida*. Die Anwesenheit dieser basiphilen Pflanzengruppe erklärt auch die hohe Artenzahl mit durchschnittlich 50 Arten pro Vegetationsaufnahme.

Typische Variante:

An mässig geneigten, südostlich exponierten Hängen gedeiht die typische Subassoziation, wie sie KNAPP (1962) beschrieb. *Nardus stricta* dominiert und die Borstgras-Kennarten sind optimal entwickelt. Zudem sind *Festuca rubra*, *Agrostis tenuis* und *Anthoxanthum alpinum* bedeutend für den Aufbau der Rasennarbe. Im Untersuchungsgebiet ist die typische Variante der verbreitetste Vegetationstyp des Nardetum-phleetosum alpinæ.

Übergangsvariante zum Nardo-Gnaphalieturn supini Bartsch 40:

Die Übergangsgesellschaft zum Borstgras-Schneerasen ist im Untersuchungsgebiet nicht sehr verbreitet. Sie besiedelt länger schneebedeckte, schwach geneigte, schattige Nordhänge und muldenförmige Vertiefungen. Im Vergleich mit den oben beschriebenen Varianten deuten ihre Zeigerwerte feuchtere und saurere Bodenverhältnisse an. Zudem stellt sie die artenärmste Variante dar. *Nardus stricta* ist die rasenbildende Art. Die Nardetum-Kennarten sind z.T. weniger stet. Dagegen gedeihen einige Charakterarten der Schneeboden-Gesellschaften (Salicetea herbaceae) prächtig. So vor allem *Alchemilla pentaphyllea*, *Agrostis rupestris* und *Gnaphalium supinum*. *Salix herbacea* findet sich nur selten. *Carex nigra* kann als vernässungsanzeigende Art angesehen werden. Die starke Präsenz der nährstoffzeigenden Arten lässt sich dadurch erklären, dass die Bestände durch das sich sammelnde Schmelz- und Regenwasser gut gedüngt werden.

4.1.8 Rumicitum alpini Beg. 22

Subalpine Lägerflur

Die Subalpine Lägerflur kommt im Gebiet an stark mit Kuhmist gedüngten Orten vor. Sie ist in der Umgebung der Alphütten sehr verbreitet, an flachen Stellen oder auf Kuppen, wo sich das Vieh bevorzugt aufhält. Die Zeigerwerte charakterisieren die

Bodenverhältnisse als recht feucht, schwach sauer und ziemlich nährstoffreich. Obwohl die üppig und dicht wachsenden Stauden den Eindruck einer geschlossenen Vegetationsdecke erwecken, ist der Rasen darunter sehr lückig. Einerseits fehlt den niederen Pflanzen das Licht, andererseits ist der Boden durch Tritteinfluss offen.

Die artenarmen Bestände werden geprägt durch die Dominanz von *Alchemilla vulgaris*. Aspektbildend wirken jedoch die hochwüchsigen Kennarten *Ranunculus aconitifolius* und *Rumex alpestris*. Weitere Charakterarten der Lägerfluren wie *Rumex alpinus* und *Cirsium spinosissimum* kommen mit einer geringeren Stetigkeit vor und sind nur in unmittelbarer Nähe der Alphütten anzutreffen, da beide Pflanzen hohe Ansprüche an die Stickstoffversorgung des Bodens stellen. Das regelmässige Auftreten von *Deschampsia caespitosa*, *Poa alpina*, *Phleum alpinum*, *Festuca rubra*, *Ligusticum mutellina*, *Taraxacum officinale*, *Ranunculus acris*, *R. nemorosus* und *R. montanus* zeigt die enge Beziehung zu den Fettweiden (Arrhenatheretea) auf. *Poa supina* und *Veronica humifusa* deuten auf eine Verwandtschaft zum Trittrasen (Poetum supinae) hin.

4.1.9 Poetum supinae (Aich. 33) Brun-H. 62 Bergspitzgras-Trittrasen

Der Bergspitzgras-Trittrasen tritt im Untersuchungsgebiet bei den Alphütten und in einzelnen, vom Vieh stark begangenen Mulden auf. Grösste flächenhafte Ausdehnung erreicht die Gesellschaft beim Punkt 1911 zwischen der Station und den Alphütten (vgl. Abb.1). Die Poetum supinae-Flächen sind eben und zeitweise vernässt. Die Zeigerwerte deuten die Bodenverhältnisse als mässig sauer und ziemlich nährstoffreich an. Die Pflanzendecke ist meist dicht und niedrig. Die Artenarmut, im Durchschnitt 13 Arten, ist typisch und kann als gutes Charaktermerkmal betrachtet werden.

Die Assoziation ist gekennzeichnet durch das eindeutige Dominieren von *Poa supina* und die typische Artzusammensetzung mit *Veronica humifusa*, *Cerastium cerastoides*, *Leontodon autumnalis* und *Ranunculus repens*. *Veronica* und *Cerastium* wirken mit *Alchemilla vulgaris* bestandesaufbauend. Zudem weisen *Poa alpina*, *Deschampsia caespitosa*, *Agrostis tenuis*, *Plantago alpina*, *P. atrata*, *Trifolium repens* und *Ranunculus acris* eine hohe Stetigkeit auf.

Nach BRUN-HOOL (1962) müssen Trittrasen unbedingt gestört werden, um sich überhaupt halten zu können. Sie sind auf die mechanische Beanspruchung von Mensch und Tier angewiesen: Wichtigste Voraussetzung für die Ausbildung des Poetum supinae ist der ständige Tritt.

4.2 Heuschrecken, Pflanzengesellschaften und Standortsfaktoren

4.2.1 Charakterisierung der biozönologischen Untersuchungsflächen

In Tabelle 2 sind sämtliche aufgenommenen Standortsfaktoren aller Untersuchungsflächen enthalten. Bei der Ausaperung fällt auf, dass in südlicher Richtung exponierte Flächen relativ früh schneefrei sind. Der Zeitpunkt der Ausaperung wird stark von der

Tabelle 2: Standortsfaktoren der biozönologischen Untersuchungsflächen (Erläuterungen siehe Text).

Untersuchungsflächen	A1	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A8	A9	A10	A11	A12	A13	S4	S5
Höhe (m ü.M.)	2050	2000	1990	1960	1955	1940	1960	1945	1925	1915	1910	1920	1950	1955	1950
Exposition	ESE	ESE	SE	ENE	E	NW	SE	SW	SSE	SE	-	NNW	NE	E	SSE
Neigung (°)	25	35	30	30	15	40	45	10	35	05	00	15	05	40	35
Ausaperung (Kateg.)	3	1	1	4	3	5	2	2	2	3	5	4	2	3	1
Besonnung (Wih)	1418	1474	1429	1410	1478	1263	1563	1569	1376	1510	1370	1392	1598	1265	1381
Höhendichte (Kateg.)	4	3	4	3	3	1	2	3	4	5	1	3	4	5	3
Deck. Veg.gesamt (§)	82	42	86	55	73	61	66	78	81	80	54	77	82	84	84
Deck. Grasartige (§)	29	21	51	26	43	32	28	42	55	10	49	28	29	3	53
Verh. Grasart./Kraut	0.6	1.0	1.5	1.0	1.3	1.2	0.7	1.2	2.3	0.2	12.4	0.6	0.6	0.03	1.7
Beweidung (Kateg.)	0	0	1	1	2	1	1	2	2	2	2	2	2	0	2
Pflanzengesellschaft	Ané	Car	Car	Car	Geo	Sal	SeS	Geo	Rum	Poe	Rum	Rho	Car	Car	Car
Subass./Variante	cal	cal	cal	typ	tri	typ	Ant						sal	cal	Cre

Untersuchungsflächen	B1	B2	B3	B4	B5	B6	B7	B8	B9	B10	B11	B12	S1	S2	S3
Höhe (m ü.M.)	2035	2020	1955	1945	1940	1935	1930	1925	1935	1955	1970	1990	1950	1940	1930
Exposition	SE	NE	ENE	N	NW	N	E	W	S	S	SW	NNW	SSE	SW	S
Neigung (°)	20	30	40	15	05	20	15	30	25	35	40	30	25	20	35
Ausaperung (Kateg.)	1	3	4	5	4	5	4	3	2	1	1	3	1	2	1
Besonnung (Wih)	1558	1288	1308	1321	1285	1280	1407	1211	1392	1380	1441	1303	1505	1504	1612
Höhendichte (Kateg.)	2	2	4	1	3	2	1	1	2	5	3	4	5	4	3
Deck. Veg.gesamt (§)	79	79	62	72	77	63	74	75	25	81	74	61	58	92	62
Deck. Grasartige (§)	33	35	35	39	25	24	40	28	13	58	31	29	29	46	41
Verh. Grasart./Kraut	0.7	0.8	1.7	1.2	0.5	0.6	1.2	0.6	1.3	2.5	0.7	1.0	1.2	1.1	2.0
Beweidung (Kateg.)	2	2	0	2	2	2	2	1	1	1	1	2	0	0	0
Pflanzengesellschaft	Geo	Cre	Car	Geo	Rum	Cre	Geo	Cre	Car	Car	Car	Car	Ane	Ses	bup
Subass./Variante	Ant	Aco	Gna				typ		cal	cal	cal	cal	cal	cal	Cre

Dicke der Schneedecke bestimmt. Diese wiederum wird beeinflusst von der Neigung, der Sonneneinstrahlung, aber auch vom Wind, der die Schneemassen fortwehen (Bsp. B1, windexponiert) oder ablagern (Bsp. A1, unterhalb Gratkante) kann.

Die unter *Besonnung* aufgeführte Zahl ist die Summe der Wirkungsstunden, die die jeweilige Fläche im berechneten Zeitraum erhält. Die am geringsten besonnte, NW-exponierte Fläche A6 erhält 22% weniger Energie als die etwa gleich steile, am stärksten besonnte, S-exponierte Fläche S3. Der Vergleich der beiden NE-exponierten Flächen A13 und B2 zeigt, dass die wesentlich stärkere Neigung von B2 mit der damit verbundenen Horizontbegrenzung gegen SW ein Energiedefizit von 19% zur Folge hat.

Die *Höhendichte* ist eng mit der *Beweidung* korreliert. Findet eine normale Beweidung statt, so weist die durch Frass und Tritt geprägte Fläche eine geringe Höhendichte auf. Wird die Fläche nicht beweidet, so ist eine hohe Bestandesstruktur vorhanden. Die Fläche A10 stellt in dieser Beziehung einen Sonderfall dar: Sie erreicht vor der Beweidung eine hohe Bestandesstruktur, die später durch Tritt, Lagerung und Frass vollständig zusammenbricht.

Die meisten Flächen weisen eine durchschnittliche *Gesamtvegetationsdeckung* von 70–90% auf. Die Deckung unterliegt im Verlauf der Vegetationsperiode einer Schwankung. Diese kommt v.a. dadurch zustande, dass die Flächen im Juni und Ende September jeweils relativ grosse Anteile von Streu aufweisen. Auffallend sind zudem die niedrigen Deckungsanteile der Flächen B9 und A2. Es handelt sich bei beiden um offene Rutschflächen vom Vegetationstyp des *Caricetum ferrugineae calamagrostietosum variae* (vgl. Kap.4.1.4). Bei der *Deckung der Grasartigen* und ihrem *Verhältnis zu den Kräutern/Zwergsträuchern* ist gut ersichtlich, wenn ein Element bestandesaufbauend wirkt: A11, eine Trittrasenfläche wird von *Poa supina* dominiert und S4 ist eine Zwergstrauchheide.

Der Jahresverlauf der Temperatur an der Bodenoberfläche (jeweiliges Mittel zweier Messonden), dargestellt in *Abbildung 2*, widerspiegelt deutlich den Witterungsverlauf im Messzeitraum (SMA 1990): ausserordentlich milde Temperaturen im schneelosen Januar (nicht unter –10°C); ausgedehnte Schneefälle Mitte Februar; Ausaperung Mitte Mai; Kälteeinbruch mit Schneefall um den 10. Juni (die sog. Schafkälte). Sogar das gesamtschweizerische Hitzemaximum am 28. Juli schlägt sich an der Bodenoberfläche von A8 nieder, mit Temperaturen über 40°C! Nach der Ausaperung steigt das Tagesmittel an bis Ende Juli und nimmt dann wieder ab. Mit zunehmendem Tagesmittel nimmt auch die Schwankungsbreite zwischen Tagesminima und -maxima zu: Maxima und Mittel zeigen während der Vegetationsperiode einen typischen Jahresverlauf; demgegenüber schwanken die Minima konstant zwischen –1° und 10°C. Deutlich wird auch die Rolle der Schneedecke als Wärmeisolator und Verdunstungsschutz im Winter: Während auf schneeloser Bodenoberfläche hohe Minustemperaturen auftreten können, bleibt die Temperatur unter einer Schneedecke konstant bei 0°C, ungeachtet der Witterung oder der Tageszeit. Diese Beobachtung ist nicht neu (AULITZKY 1962; GEILER 1973).

In *Abbildung 3* wird der Tagesverlauf der Temperaturen im Bereich der Bodenoberfläche von Fläche A1 und A6 verglichen. Die an der Bodenoberfläche starken tageszeitlichen Schwankungen zeigen sich im Boden abgeschwächt und zeitlich verschoben.

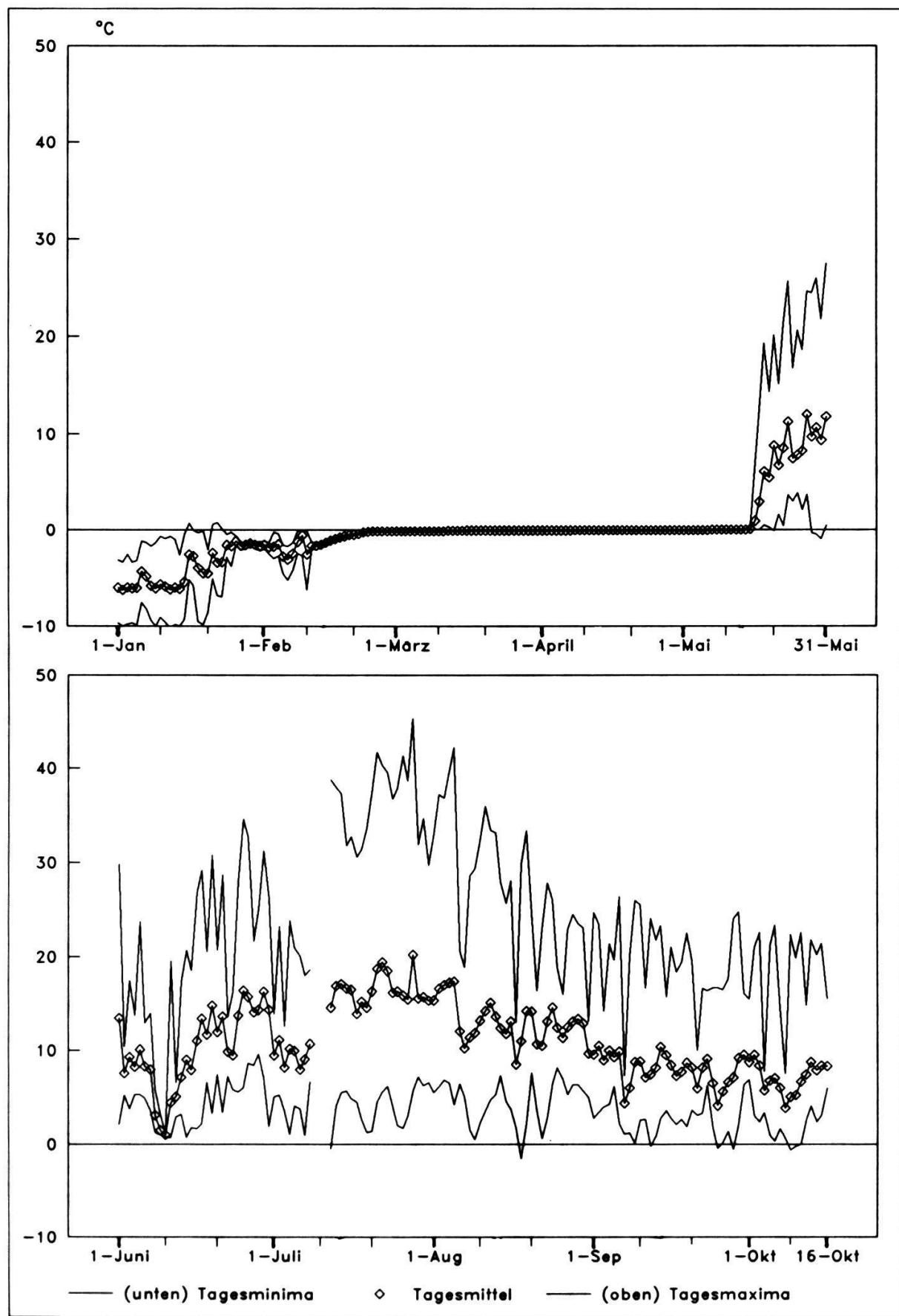


Abbildung 2: Jahresverlauf 1990 der Temperatur auf der Bodenoberfläche; Untersuchungsfläche A8.

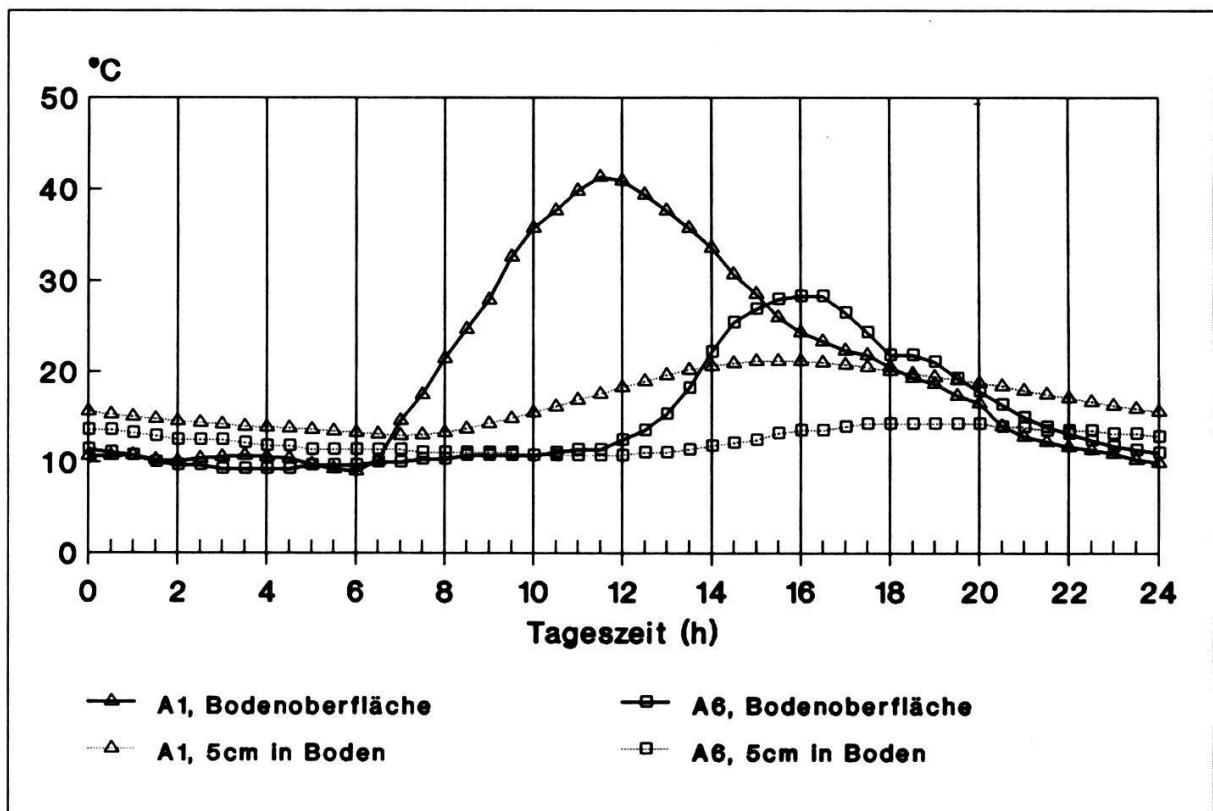


Abbildung 3: Tagesverlauf der Temperatur im Bereich der Bodenoberfläche; 23.7.90, Untersuchungsflächen A1 und A6.

Während die Bodenoberfläche und die bodennahe Luftsicht bei Sonneneinstrahlung viel heißer werden als tiefere Bodenschichten und die Atmosphäre, kühlen sie in der Nacht stärker ab. Bei der ESE-exponierten Fläche A1 geht die Sonne um etwa 6 Uhr auf, bei A6 – NW-exponiert – erst um ca. 11:30 Uhr. Dementsprechend sind auch Temperaturanstieg und -maximum verschoben (bei A1 um 11:30 Uhr, bei A6 um 16:15 Uhr). Weil in A1 die Sonnenstrahlen wegen der Exposition und Neigung in günstigerem Winkel auftreffen als in A6, liegen die Temperaturmaxima wesentlich höher.

4.2.2 Vorkommen und Verteilung der Heuschreckenarten

Im Untersuchungsgebiet wurden 11 Heuschreckenarten gefunden². Die vorgefundenen Spezies sind untenstehender Artenliste zu entnehmen. Für Nomenklatur und systematische Aufspaltung der Ordnung Saltatoria wurde HARZ (1969, 1975) verwendet; wo sich aktuellere Artnamen (nach NADIG 1986) aufdrängen, sind die veralteten in eckige Klammern gesetzt. Die Buchstabenkombinationen, welche als Artenkürzel in nachfolgenden Darstellungen benutzt werden, sind jeweils unterstrichen.

² Verbreitungskarten der einzelnen Arten bei den Verfassern vorhanden.

Artenliste:

Ordnung Saltatoria (Springschrecken)

Unterordnung Ensifera (Langfühlerschrecken)

Familie Tettigoniidae (Laubheuschrecken)

Unterfamilie Decticinae

Decticus verrucivorus (Linné) 1758

Metrioptera brachyptera (Linné) 1761

Unterordnung Caelifera (Kurzfühlerschrecken)

Familie Tetrigidae (Dornschracken)

Tetrix b.bipunctata (Linné) 1758 [T.b.forma brachyptera (Sahl.) 1893]

Familie Catantopidae (Knarrschrecken)

Podisma p.pedestris (Linné) 1758

Miramella alpina subalpina (Fischer) 1850 [M.a.alpina (Koll.) 1833]

Familie Acrididae (Feldheuschrecken)

Unterfamilie Gomphocerinae

Chrysochraon [Euthystira] brachyptera (Ocskay) 1826

Omocestus viridulus (Linné) 1758

Aeropus sibiricus (Linné) 1767

Gomphocerus rufus (Linné) 1758

Chorthippus [Glyptobothrus] b.biguttulus (Linné) 1758

Chorthippus p.parallelus (Zett.) 1821

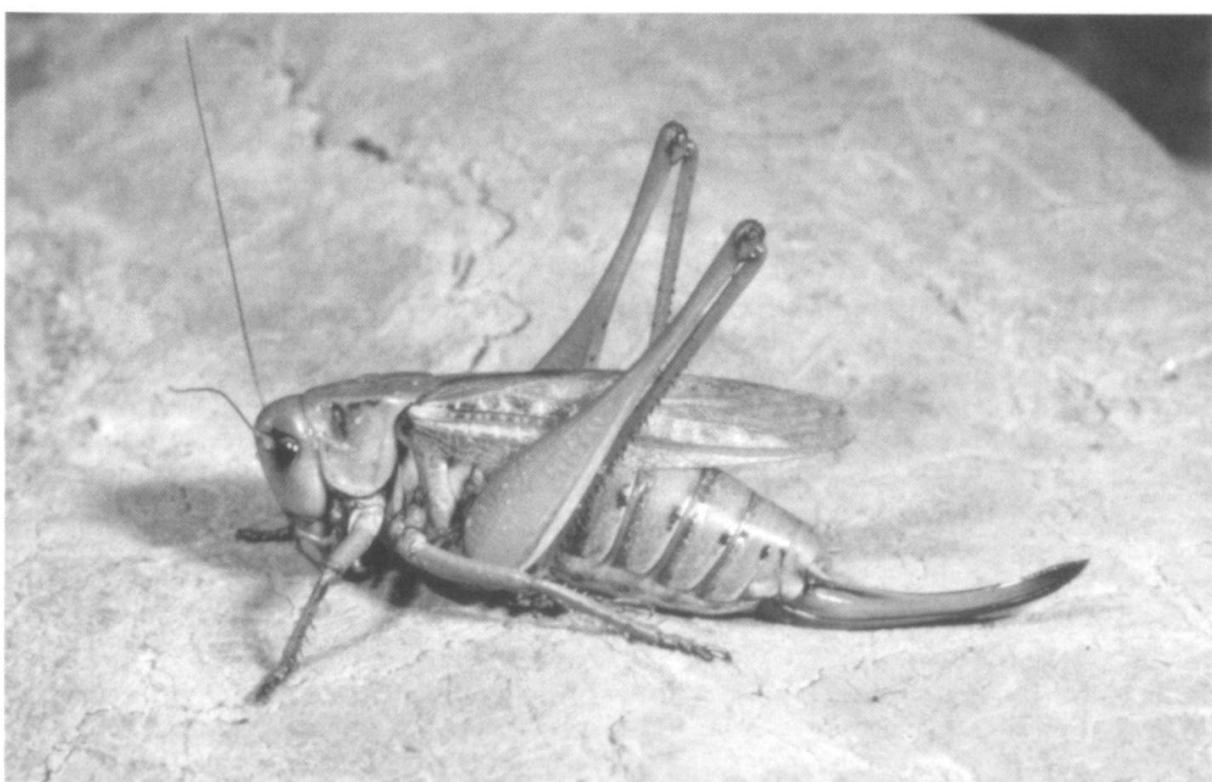
Das Untersuchungsgebiet zeigt ein typisches Artenspektrum des subalpin/alpinen Grenzbereichs. NADIG (1986) bezeichnet die zwei Vertreterinnen der Knarrschrecken, *Podisma* und *Miramella*, sowie *Omocestus* und *Aeropus* als Charaktertiere dieser Höhenstufe. Die anderen Arten haben eine weite Verbreitung von der montanen bis zur subalpin/alpinen Stufe. *Decticus*, *Chrysochraon* und *Ch. biguttulus* scheinen am oberen Rand ihrer Höhenverbreitung zu sein. Diese Angaben stimmen gut mit den Ergebnissen von SCHIESS (1988) überein, der in der nahegelegenen Region Grindelwald u.a. die Heuschrecken kartiert hat – darunter alle auf der Schynigen Platte vorkommenden Arten.

Mit Ausnahme der Laubheuschrecken und evtl. *Ch. parallelus* sind alle Arten univoltin. Den Angaben von INGRISCH (1986) zufolge dürften in dieser Höhenlage *Metrioptera* eine zwei- und *Decticus* eine mehrjährige Embryonalentwicklung haben. KÖHLER (1990) stellt die These auf, dass ein Teil der Eipopulation von *Ch. parallelus* in höheren Lagen zweimal überwintert. Ausser *Tetrix* überwintern alle Arten im Eistadium. Die Vertreter der Ensiferen sind im Gegensatz zu den phytophagen Caeliferen omnivor (NAGY 1950; TEYROVSKY 1951; INGRISCH 1976). Die Hälfte der vorkommenden Arten weisen Kurzflügigkeit auf, und Melanismus (bei *Miramella*) bzw. Rufismus (bei *Gomphocerus*-Larven sowie *Decticus*) kann oft beobachtet werden; dies sind Merkmale, die oft als Anpassungen an das Leben im Gebirge genannt werden (NADIG 1930/31; SOEMME 1989).

Der phänologische Aspekt der Heuschreckenfauna ist durch die lange Aufnahmeperiode von Juni bis Oktober mit eingeflossen. Der zeitliche Abstand der Begehungen war jedoch zu gross, um detaillierte Vergleiche der Entwicklung verschiedener Populationen oder Arten ziehen zu können. Die Populationsdichte bewegte sich in der Regel zwischen 1 und 2 Individuen pro Untersuchungsfläche und bis 1 Individuum pro m². Dieses Resultat erstaunt zwar nicht, führten doch andere quantitative Untersuchungen in dieser



Die Sibirische Keulenschrecke (*Aeropus sibiricus*, Männchen mit blasenförmig angeschwollenen Vorderschienen) ist ein Charaktertier der subalpin/alpinen Stufe.



Der Warzenbeisser (*Decticus verrucivorus*) ist die grösste Heuschreckenart im Untersuchungsgebiet. Die Körperlänge des abgebildeten Weibchens beträgt 4 cm, ohne Legeröhre.

Höhenstufe zu gleichen Ergebnissen (ILLICH & WINDING 1989; VOITH 1985). Aber es kommt bei solch geringen Dichten zu Schwierigkeiten, sobald man Bindungen an die untersuchten Biotope postulieren möchte. NADIG (1986) bezeichnet die Orthopteren als homozön – Larven und Adulte leben im selben Monotop – und als wenig vagil bzw. eng an ihr Monotop gebunden. Es ist problematisch, in dieser Frage verallgemeinernde Aussagen zu machen, weil jede Art ihre eigenen Lebensansprüche hat. Experimentelle Studien über die Ausbreitungsdistanz von *Podisma* und *Ch. parallelus* haben Schätzwerte von 20 bis 30 m pro Generation ergeben (HEWITT 1989). Nach RICHARDS & WALOFF (1954) treten kleinräumige Verschiebungen im Bereich von wenigen Metern auf. Gewisse Arten gelten als besonders vagil, so zum Beispiel *Ch. biguttulus* (LENSINK 1963). Hohe Dichte aufgrund von Massenvermehrung kann Migration in extremerem Maße auslösen (AIKMAN & HEWITT 1972). Auch aktive Störung wie starke Beweidung (KÖHLER & BRODHUN 1987) oder starker Tritt durch Vieh und Mensch könnten Populationsbewegungen hervorrufen. Um die Frage nach der Ortsstetigkeit im Untersuchungsgebiet zu klären, wären zusätzliche populationsbiologische Untersuchungen nötig.

Der *Tabelle 3* ist die Verteilung der Arten in den biozönologischen Untersuchungsflächen zu entnehmen. Grundlage sind die Resultate der visuell-akustischen Aufnahmen. Die Kategorien von 1 bis 8 sind in erster Linie ein Mass für steigende Ortsstetigkeit. Larven werden hier höher bewertet als Adulttiere, weil sie vermutlich weniger vagil (KÖHLER 1989) und daher eher an die untersuchten Flächen direkt gebunden sind. Zusätzlich sind die Kategorien durch Abundanzklassen gestuft. Die gewählte Reihenfolge der Arten und der Flächen soll das Verteilungsmuster der Heuschrecken im Gelände verdeutlichen.

Tab. 3	ABABBBBABBSAAAAAABAABSSAABBB 6557191123211897311211341468 20 23 1 0 1
CHR BRA7.....
CHO PAR	.5811...31888884728.1.....
OMO VIR	33155....168757734.....
MIR ALP3573778278483537.....
AER SIB3.....8887.47.5.....
POD PED1.....4...8....7.....
GOM RUF1.....2.....88828682....
DEC VER3.....51..565.....
MET BRA3.1.1.....
TET BIP1.....8.6...18.....
CHO BIG6.....

Tabelle 3: Vorkommen der Heuschrecken in 28 Untersuchungsflächen aufgrund der Resultate der visuell-akustischen Methode (4 Aufnahmen pro Fläche). Semiquantitativ mit Unterscheidung Larven/Adulte; Kategorien (nach zunehmender Bedeutung): . = keine Tiere nachgewiesen, 1 = nur vereinzelt Adulte, 2 = nur Adulte, 3 = nur vereinzelt Larven, 4 = nur Larven, 5 = vereinzelt Larven und vereinzelt Adulte, 6 = vereinzelt Larven und Adulte, 7 = Larven und vereinzelt Adulte, 8 = Larven und Adulte. (Artenkürzel vgl. Kap.4.2.2)

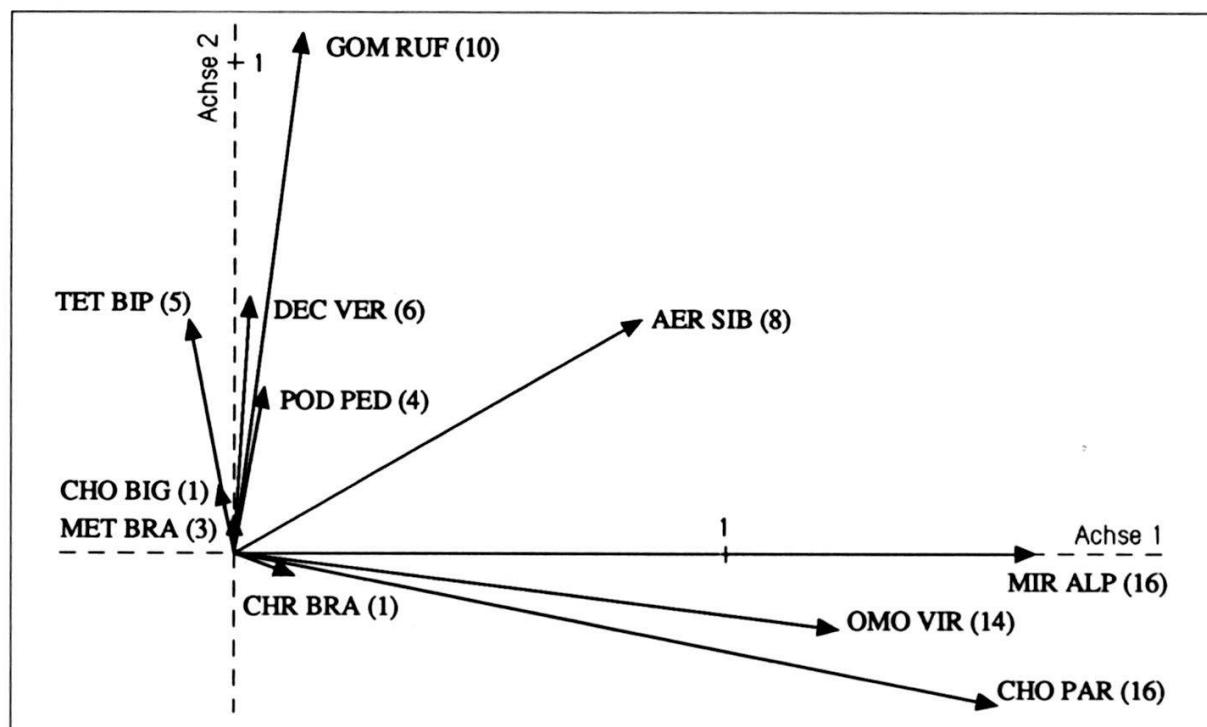


Abbildung 4: Ordinationsdiagramm der Hauptkomponentenanalyse (PCA) aufgrund der Datenmatrix von Tabelle 3 (Achsenwerte $\lambda_1 = 0.34$, $\lambda_2 = 0.24$). Gewichtung der Heuschreckenkategorien: Kategorie 1 = Gew. 10, 2 = 20, 3 = 10, 4 = 20, 5 = 60, 6 = 70, 7 = 70, 8 = 80. Heuschrecken durch Pfeile repräsentiert. In Klammer die Anzahl Flächen, in denen die jeweilige Art gefunden wurde.

Durch eine Hauptkomponentenanalyse lassen sich die Arten gemäss ihrer Verteilung gruppieren (Abb. 4). Für die Interpretation des Ordinationsdiagrammes wurden TER BRAAK (1988) und JONGMAN ET AL. (1987) zugezogen. Durch die zusätzlich vorgenommene Gewichtung der semiquantitativen Kategorien ist der Aspekt der Ortsstetigkeit stark betont worden. Die Pfeillänge kann als Häufigkeitsmass betrachtet werden; kurze Pfeile repräsentieren seltene und lange häufige Arten. Der Winkel zwischen den Pfeilen gibt Aufschluss über die Beziehung der Arten. Ein spitzer Winkel deutet auf positive Korrelation, ein rechter Winkel auf keine Korrelation hin. Ein Winkel von 180° , der negative Korrelation anzeigen würde, tritt nicht auf; das würde u.a. die These erlauben, dass keine Arten sich durch direkte Interaktionen ausschliessen. Deutlich treten aber zwei Gruppen auf, die ungefähr in einem 90° -Winkel zueinander stehen. *Ch. parallelus*, *Miramella* und *Omocestus* bilden die eine, *Gomphocerus*, *Decticus*, *Tetrix*, *Podisma* und *Metrioptera* die andere Gruppe. *Aeropus* steht als Verbindungsglied zwischen den zwei Gruppen. *Ch. biguttulus* und *Chrysochraon* sind zwar orstsstet, aber nur auf je einer Fläche zu finden. Die erste Gruppe beinhaltet Arten, die zwar gemeinsam mit denen der zweiten Gruppe vorkommen, jedoch noch zusätzliche Flächen besiedeln (vgl. Tab. 3). Es erstaunt daher auch nicht, dass sich in der ersten Gruppe die häufigsten Arten befinden, währenddem von der zweiten Gruppe nur *Gomphocerus* als häufig bezeichnet werden darf. *Metrioptera* trägt den kürzesten Pfeil, trotz 3 besetzter Flächen. Die geringe Populationsdichte dieser Langfühlerschrecke kommt hier deutlich zum Ausdruck.

4.2.3 Geländeprofil und Ordinationsdiagramm

Abbildung 5 ermöglicht eine Gesamtübersicht über alle Untersuchungsflächen einschliesslich ihrer Umweltvariablen und der Heuschreckenfauna. Die Lage der Transekte zeigt die Exposition der jeweiligen Flächen nur tendenziell an (vgl. Abb.1, Tab.2). Die Besonnung wurde darstellungshalber in sechs Kategorien eingeteilt, wobei die Abweichung vom Mittel der berechneten Wirkungsstunden für alle Flächen als Kriterium herangezogen wurde:

Kategorie	1 = mehr als 10% < Mittel	4 = 0 bis 5% > Mittel
	2 = 10 bis 5% < Mittel	5 = 5 bis 10% > Mittel
	3 = 5 bis 0% < Mittel	6 = mehr als 10% > Mittel

Für die Heuschreckenmatrix wurden die Resultate aller Beobachtungsmethoden verwendet. Aus dieser Datei wurde eine Präsenz-Absenz-Tabelle ohne Unterscheidung von Larven oder Imagines erstellt. Diese diente als Grundlage für die Kanonische Korrespondenzanalyse (CCA).

Das Ordinationsdiagramm der Kanonischen Korrespondenzanalyse (*Abb. 6*) reduziert das komplexe Gefüge von Standortsfaktoren, Pflanzengesellschaften und Heuschrecken auf die zweidimensionale Ebene. Das differenzierte Bild von Abbildung 5 wird vereinfacht, indem die vorliegenden Beziehungen in gemittelter Form dargestellt werden. Abbildung 6 bietet Gelegenheit, verschiedenste Hypothesen über die Lebenszusammenhänge in den untersuchten Biotopen zu formulieren. Die Darstellung wird wie folgt interpretiert (nach JONGMAN ET AL. 1987, TER BRAAK 1988): Punkte, die für Heuschreckarten stehen und Quadrate, die die Pflanzengesellschaften repräsentieren, können in gleicher Weise interpretiert werden. Sie stehen bei engerer Beziehung näher beisammen. Die Punkte für *Ch. biguttulus* (CHO BIG) und *Chrysochraon* (CHR BRA) liegen weit vom Nullpunkt entfernt. Diese seltenen Arten sind schwierig zu interpretieren. Ihr Einfluss auf das CCA ist wegen zusätzlicher Untergewichtung vernachlässigbar. Auf eine Analyse der seltenen Pflanzengesellschaften Trittrasen (Poe), Zergstrauchheide (Rho) und Spalierweidenrasen (Sal) sollte ebenfalls verzichtet werden.

POD PED ist deckungsgleich mit Rho. Dies ist dadurch entstanden, dass ein Einzelexemplar von *Podisma* in der sonst heuschreckenfreien Zergstrauchheide (Fläche S4) beobachtet wurde.

Die einzelnen Untersuchungsflächen sind ebenfalls im Diagramm dargestellt, wobei statt eines Symbols gleich die jeweilige Nummer (mit zugeordneter Pflanzengesellschaft) an die richtige Stelle gesetzt wurde.

Die Standortsfaktoren werden durch Pfeile abgebildet. In Pfeilrichtung steigen die Werte der jeweiligen Faktoren an; wie diese Pfeile mit den Punkten bzw. Quadraten in Beziehung stehen, lässt sich am besten an einem Beispiel veranschaulichen: Pfeil 6, der für die Ausaperung steht, zeigt nach rechts oben. Ein hoher Wert dieses Faktors bedeutet späte Ausaperung (vgl. Kap.3.2). Eine Heuschreckenart, die nun vorwiegend in Flächen mit später Ausaperung gefunden wird, wird durch einen Punkt im rechten oberen Bereich

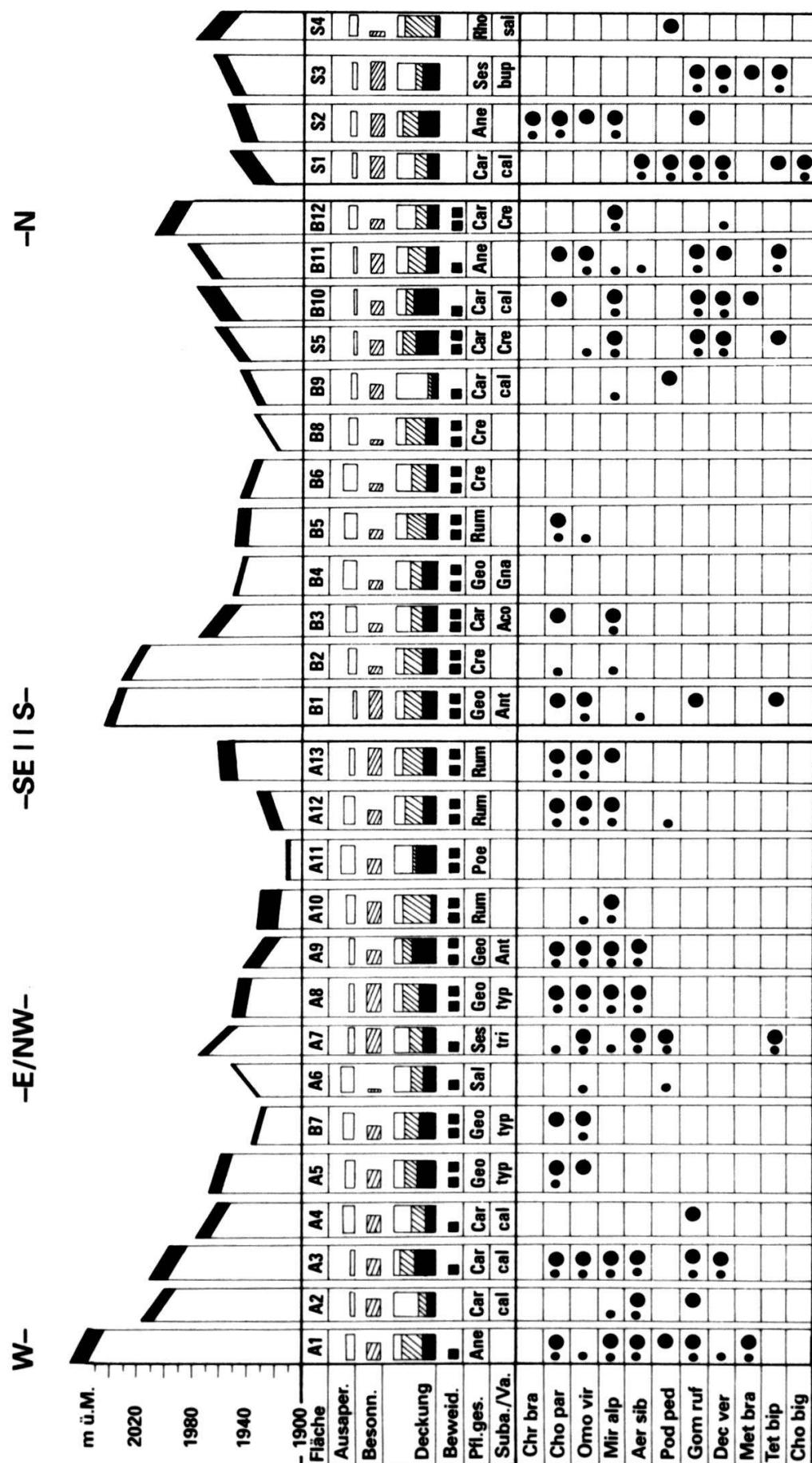


Abbildung 5: Profil der biozönologischen Untersuchungsflächen. Standortfaktoren vgl. Tab. 2. Auf den Säulen: Neigung, Vegetations-Höhdichte: 5 Kateg. von — sehr niedrig bis — sehr hoch. Ausaperung: 5 Kateg. von — sehr früh bis — sehr spät ausapernd. Besonnung: 6 Kateg. von — schwach bis — kräftig besonnt (siehe Text). Deckung: Gesamte Säule = 100%; — = Anteil Grasartige, — = Anteil Kräuter, — = Anteil offene Fläche. Beweidung: ■ = schwach beweidet, ■■ = normal beweidet. Heuschrecken: qualitativ, alle Methoden, mit Unterscheidung • Larve/n ● Adulttier/e, Reihenfolge der Arten nach Gruppierung gemäss Tab. 3.

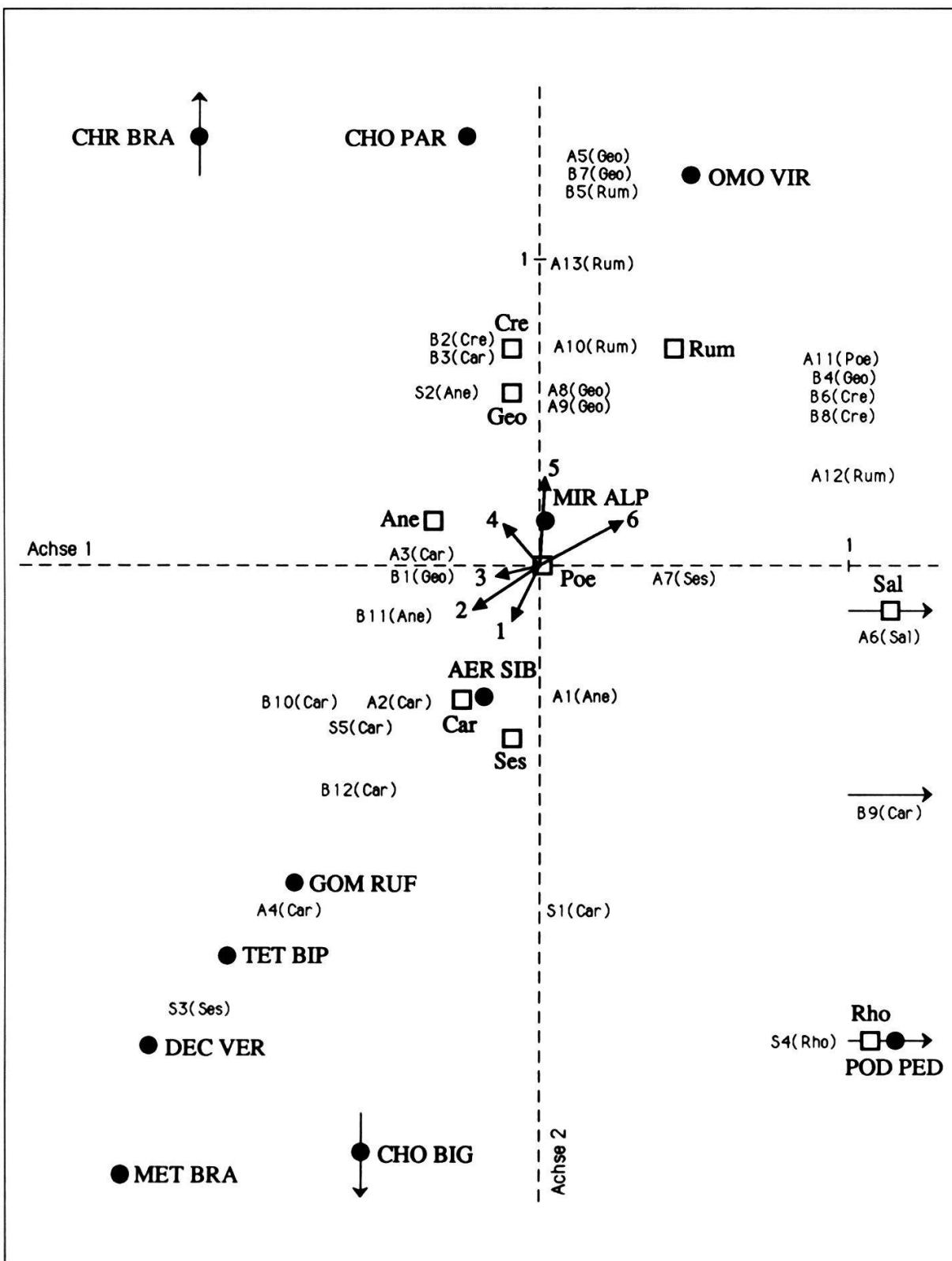


Abbildung 6: Ordinationsdiagramm der Kanonischen Korrespondenzanalyse (CCA) (Achsenwerte $\lambda_1 = 0.29$, $\lambda_2 = 0.27$). Heuschrecken (●), qualitativ (vgl. Tab. 3), Untergewichtung folgender Arten: MET BRA 0.5, CHO BIG 0.167, CHR BRA 0.167. Berücksichtigung der wichtigsten Standortsfaktoren (vgl. Tab. 2); Quadrate: Pflanzengesellschaften (□) (vgl. Tab. 1). Pfeile: Höhendichte (→1), Gras/Kraut-Verhältnis (→2), Besonnung (→3), Deckung Vegetation gesamt (→4), Beweidung (→5) und Ausaperung (→6). Exposition und Neigung sind mitberechnet, aber nicht eingezeichnet.

des Diagramms abgebildet; eine andere, die frühe Ausaperung bevorzugt, kommt links unten zu liegen. Die Anordnung der Punkte lässt sogar eine Reihenfolge der Arten in bezug auf den Faktor zu. Von früher zu später Ausaperung würde diese folgendermassen lauten: MET BRA, DEC VER, TET BIP, GOM RUF, AER SIB, MIR ALP, CHO PAR, OMO VIR.

Die Pfeile bilden quantitative oder ordinale Variablen ab. Je geringer die Anzahl der möglichen Kategorien eines Faktors ist, um so heikler wird die Pfeildarstellung. Der Pfeil 5, den Faktor Beweidung widerspiegelnd, erlaubt bloss eine trendmässige Einteilung des Diagramms in drei Bereiche: Oben = normale Beweidung, Mitte = schwache Beweidung und unten = keine Beweidung.

Die Pfeile sind alle sehr kurz, keiner tritt durch besondere Länge hervor. Dies könnte einerseits auf methodische Mängel hinweisen: Die wichtigsten Standortsfaktoren sind nicht oder schlecht erfasst. Es würde aber auch auf ein komplexes Wirkungsgefüge hindeuten, in dem kein einzelner Faktor für die hervorgerufene Streuung der Punkte im Diagramm alleinverantwortlich ist.

Die Gruppierung der Heuschrecken bleibt grundsätzlich gleich wie in Abbildung 4. *Miramella* wird etwas stärker von *Ch. parallelus* und *Omocestus* weggezogen. *Aeropus* kommt näher zur Gruppe um *Gomphocerus* zu liegen. *Podisma* wird – wie oben erwähnt – an den Rand gerissen. Die entstandenen Verschiebungen sind einerseits auf die veränderte Datenmatrix – Präsenz-Absenz-Tabelle statt Tabelle 3 – zurückzuführen; andererseits werden die Arten im CCA-Diagramm nicht mehr aufgrund der Flächen, sondern aufgrund der Umweltvariablen angeordnet.

4.2.4 Pflanzengesellschaften und Standortsfaktoren

Mit Hilfe der Abbildungen 5 und 6 lassen sich die Beziehungen zwischen den Pflanzengesellschaften und den Standortsfaktoren erläutern. Die den biozönologischen Untersuchungsflächen zugeordneten Vegetationseinheiten entsprechen verschiedenen hierarchischen Ebenen im pflanzensoziologischen System. Im Diagramm wurden alle Flächen auf der Ebene der Assoziation behandelt. Flächen, die der gleichen Assoziation angehören und sich floristisch sehr ähnlich sind, müssen aber nicht unbedingt die gleichen Standortsbedingungen aufweisen. Als Illustrationsbeispiel sei das *Caricetum ferrugineae* erwähnt (Kap. 4.1.4): Die drei im Untersuchungsgebiet beschriebenen Vegetationstypen zeigen ein unterschiedliches Verhalten gegenüber der Beweidung auf (vgl. Abb. 5). Die Subassoziation *calamagrostietosum variae* (A2, A3, A4, B9, B10, S1) und die hochstaudige Variante (B3) werden selten oder nie vom Vieh genutzt. Dagegen wird die Variante mit *Crepis aurea* normal beweidet (B12, S5). Aber selbst auf der gleichen hierarchischen Stufe müssen nicht die gleichen Standortsverhältnisse vorhanden sein. So wird z.B. der *calamagrostietosum*-Vegetationstyp im allgemeinen durch eine recht hohe Vegetationsdeckung geprägt (A3, B10). Die Rutschflächen A2 und B9 unterscheiden sich aber durch ihren geringen Deckungswert enorm von der typischen Ausprägung. Weiter ist in der Darstellung zu beachten, dass die Stichprobenanzahl der einzelnen Vegetationstypen unterschiedlich ist.

Aus Abbildung 6 ist ersichtlich, dass sich die Pflanzengesellschaften von unten links nach oben rechts gruppieren lassen. So zeigen die Rostseggenhalde (Car) und die Blaugrashalde (Ses) ein ähnliches Verhalten auf, sowie der Borstgrasrasen (Geo) und die Milchkrautweide (Cre). Der vergandende Borstgrasrasen (Ane) liegt zwischen diesen beiden Gruppen, die Lägerflur oben rechts (Rum).

Die Rostseggenhalde und die Blaugrashalde weisen eine hohe Vegetation mit grossem Grasanteil auf. Sie besiedeln unbeweidete, früh ausapernde Flächen. Die Sonneninstrahlung ist hier relativ hoch. Dagegen lassen sich die Milchkrautweide und der Borstgrasrasen durch normal beweidete und niederwüchsige Bestände charakterisieren. Der Rasen präsentiert sich als recht geschlossen und besitzt einen hohen Krautanteil. Zudem ist die Besonnung schwach, und die Ausaperung erfolgt spät. Die Bestände des vergandenden Borstgrasrassens sind durch eine recht hohe Vegetationsdeckung und durch die relativ starke Besonnung geprägt. Der Weideeinfluss ist schwach. Dagegen unterliegen die Bestände der Lägerfluren einer intensiven Beweidung. Der Krautanteil ist sehr hoch. Die Flächen apern spät aus, und die Sonneneinstrahlung ist eher gering.

Das Diagramm widerspiegelt die Auftrennung der einzelnen Pflanzengesellschaften durch die Standortsfaktoren recht gut. Die Standortsverhältnisse der Vegetationseinheiten in den biozönologischen Untersuchungsflächen stimmen mit der in Kap. 4.1 beschriebenen ökologischen Charakterisierung der Pflanzengesellschaften bestens überein.

4.2.5 Habitatwahl der einzelnen Heuschreckenarten

Die Abbildungen 5 und 6 dienen dazu, im folgenden die Verteilung der einzelnen Heuschreckenarten im Gelände zu erläutern. Mit Hilfe von Angaben aus der Literatur wird die jeweilige Biotoptbindung unter dem Gesichtspunkt der biologischen und ökologischen Eigenarten der Spezies analysiert. Nicht zuletzt wegen der grossen Wissenslücken im Bereich der Autökologie im allgemeinen und speziell im Untersuchungsgebiet muss betont werden, dass es sich bei den Interpretationen um Hypothesen handelt.

Decticus verrucivorus:

Der Warzenbeisser bevorzugt im Untersuchungsgebiet südlich exponierte Flächen, die durch hohe Vegetation, hohen Grasanteil, relativ starke Besonnung, schwache Beweidung und frühe Ausaperung charakterisiert sind. Bevorzugte Pflanzengesellschaften sind – in abnehmender Attraktivität – die Rostseggenhalde (v.a. Subassoziation calamagrostietosum variae), die Blaugrashalde und der vergandende Borstgrasrasen.

Aufgrund der Ansprüche an die Luftfeuchtigkeit werden in makroklimatisch feuchteren Regionen gemähte oder abgeweidete Matten und in trockeneren Gebieten unbeweidete Wiesen bevorzugt (SCHMIDT & BÜHL 1970). Das Untersuchungsgebiet weist zwar ein makroklimatisch eher feuchtes Klima auf, doch die durch die Höhenlage erhöhte Verdunstungsrate bedeutet für die Heuschrecken überdurchschnittliche Gefahr von Wasserverlusten (SOEMME 1989). Dieser kann sich *Decticus* entziehen, indem er

unbeweidete – und damit langgrasige – Wiesen aufsucht; langgrasige Wiesen weisen gegenüber kurzrasigen im Bereich der Bodenoberfläche eine erhöhte Luftfeuchtigkeit auf. *Decticus* hält sich vor allem in diesem Bereich auf und ist auch ethologisch an das Leben am Boden angepasst (HARZ 1957; NADIG 1986).

CHERRILL & BROWN (1990a) geben die Temperatur als Hauptfaktor der räumlichen Verteilung von *Decticus* an. Nach INGRISCH (1978, zit. in CHERRILL & BROWN 1990a) verläuft die Larvalentwicklung bei 33°C optimal, 20°C wird als Minimaltemperatur für die Entwicklung angegeben. Verstärkte Sonneneinstrahlung soll überdies die Fekundität erhöhen (BEGON 1983, zit. in CHERRILL & BROWN 1990a). So erstaunt die Bevorzugung stark sonniger Flächen nicht. *Decticus* muss wegen des Durchlaufens von sieben Larvalstadien früh zum Schlüpfen kommen, damit er rechtzeitig geschlechtsreif wird (SÄNGER 1980). Tatsächlich wurden im Untersuchungsgebiet schon Ende Juni dritte und vierte Larvalstadien gefunden. Das frühe Schlüpfen ist nur möglich auf Flächen, die früh ausapern. Weil gemäß SÄNGER der letzte Abschnitt der Embryonalentwicklung mehrjähriger Arten durch niedere Wärmesummen nicht stark gestört wird, kann *Decticus* kurz nach der Schneeschmelze mit der Postembryonalentwicklung beginnen.

Die Eier werden einzeln in offenen, trockenen und feinkörnigen Boden abgelegt (INGRISCH & BROEKHOLT 1982, zit. in CHERRILL & BROWN 1990b).

Metrioptera brachyptera:

Aufgrund der drei Flächen, in denen die *Kurzflügelige Beisschrecke* nachgewiesen wurde, ist es schwierig, für diese Art Habitatpräferenzen zu formulieren. Sie scheint ähnliche Biotope wie *Decticus* zu besiedeln. Als ortsstet kann sie bloss in A1, einem vergandenden Borstgrasrasen, bezeichnet werden.

TEICHMANN (1958) fand *Metrioptera* in den Bayerischen Alpen ebenfalls auf Borstgras, mit Vorliebe für leicht humide Orte. Nach BROCKSIEPER (1978) bevorzugt die Art strahlungsgünstige Lebensräume mit dichter Krautschicht, die eine hohe Milieufeuchtigkeit aufweisen. HARZ (1957) weist auf das Bedürfnis für höhere Temperaturen hin, wobei er anmerkt, dass *Metrioptera* im Verlauf des sommerlichen Klimaablaufs von feuchteren zu trockeneren Habitaten wechselt.

Über die Eiablage bestehen unterschiedliche Meinungen. Während KÖHLER (1989) Pflanzenstengel als Ablagesubstrat bezeichnet, legt *Metrioptera* nach HARZ (1960) ihre Eier in feuchten Boden ab. Vor allem durch ihre Ansprüche an das Eiablatesubstrat dürfte *Metrioptera* also etwas hygrophiler eingestuft werden als *Decticus*.

Tetrix bipunctata:

Die *Zweipunkt-Dornschröcke* ist im Untersuchungsgebiet auf südlich exponierte, gut besonnte Flächen beschränkt. Dort findet man sie außer in der bevorzugten Blaugrashalde in beiden Gesellschaften des Borstgrasrasens sowie in der Rostseggenhalde. Für die Habitatwahl scheint das Verhältnis der Vegetationsdeckung zur Höhendichte eine Rolle zu spielen. Grundsätzlich werden vegetationsarme Stellen besiedelt. Je geringer die Höhendichte der Vegetation ist, um so geschlossener darf die Pflanzendecke sein.

Die Habitatwahl deutet auf ein starkes Bedürfnis für Wärme und eine gute Toleranz gegenüber Trockenheit hin. Dies unterstreicht die Angaben von FISCHER (1948) sowie BROCKSIEPER (1978), nach denen *Tetrix* an xerotherme Biotope gebunden ist. Die Aussagen von MARTY (1967) und NADIG (1986), die die Art als hygrophil bezeichnen, können nicht bestätigt werden. Ihre Nahrung – Moose, Flechten und Algen (KAUFMANN 1965) – findet die Art nicht nur an feuchten Orten. *Tetrix* ist, auch aufgrund morphologischer Anpassungen (KAUFMANN 1965), stark an die Bodenoberfläche gebunden. Die in der vorliegenden Untersuchung bestätigte Tatsache, dass die Art nicht im Eistadium überwintert und die Larvalentwicklung im Spätsommer abläuft (MARTY 1967), lässt auf überdurchschnittliche Toleranz aller Stadien gegenüber mikroklimatischen Extremen schliessen.

Podisma pedestris:

Die *Gewöhnliche Gebirgsschrecke* hält sich in ganz unterschiedlichen Biotopen auf. Ortsstet ist sie auf den Flächen A7 und S1, einer Blaugrashalde und einer Rostseggenhalde, die stark besonnt sind, früh ausapern und eine geringe Vegetationsdeckung aufweisen. Ein adultes Tier wurde in der sonst heuschreckenfreien Zergstrauchheide S4 beobachtet. Zudem weisen Einzelbeobachtungen aus dem gesamten Untersuchungsgebiet adulte Individuen auch in weiteren Zergstrauchheiden nach. Diese sind meist an mesoklimatisch feucht-kühleren Hängen vorhanden (vgl. Kap 4.1.1). In anderen feucht-kühlten Biotopen sind einzelne Larven vorgefunden worden, so im Spalierweidenrasen, Fläche A6, oder in der Lägerflur, Fläche A12.

Es scheint, dass *Podisma* im Untersuchungsgebiet die Art mit der grössten ökologischen Toleranzbreite ist. Sie kann demnach als eurytopic, mesophile Art mit grösstem Abundanzpotential in strahlungsgünstigen, vegetationsarmen Biotopen bezeichnet werden.

Diese Beobachtungen entsprechen dem Bild anderer Untersuchungen (HOFMÄNNER 1951; LUQUET & DU MERLE 1978; NADIG 1986). LUQUET & DU MERLE betrachten das feucht-kühle Klima als optimal. TEICHMANN (1958) bezeichnet demgegenüber *Podisma* als Charakterart xerothermer Südhänge. Nach DREUX (1972) ist die Art im feuchten Klima stenothermer und im trockenen eurythermer, was als Hinweis für Trockenklima im Untersuchungsgebiet interpretiert werden müsste. In trockeneren Gebieten werden überdies hohe Temperaturen besser toleriert als in feuchteren Regionen. DREUX bezieht diese Aussage auf makroklimatische Verhältnisse. Die Beobachtungen im Untersuchungsgebiet deuten an, dass dies auch auf der mesoklimatischen Ebene Gültigkeit besitzen könnte.

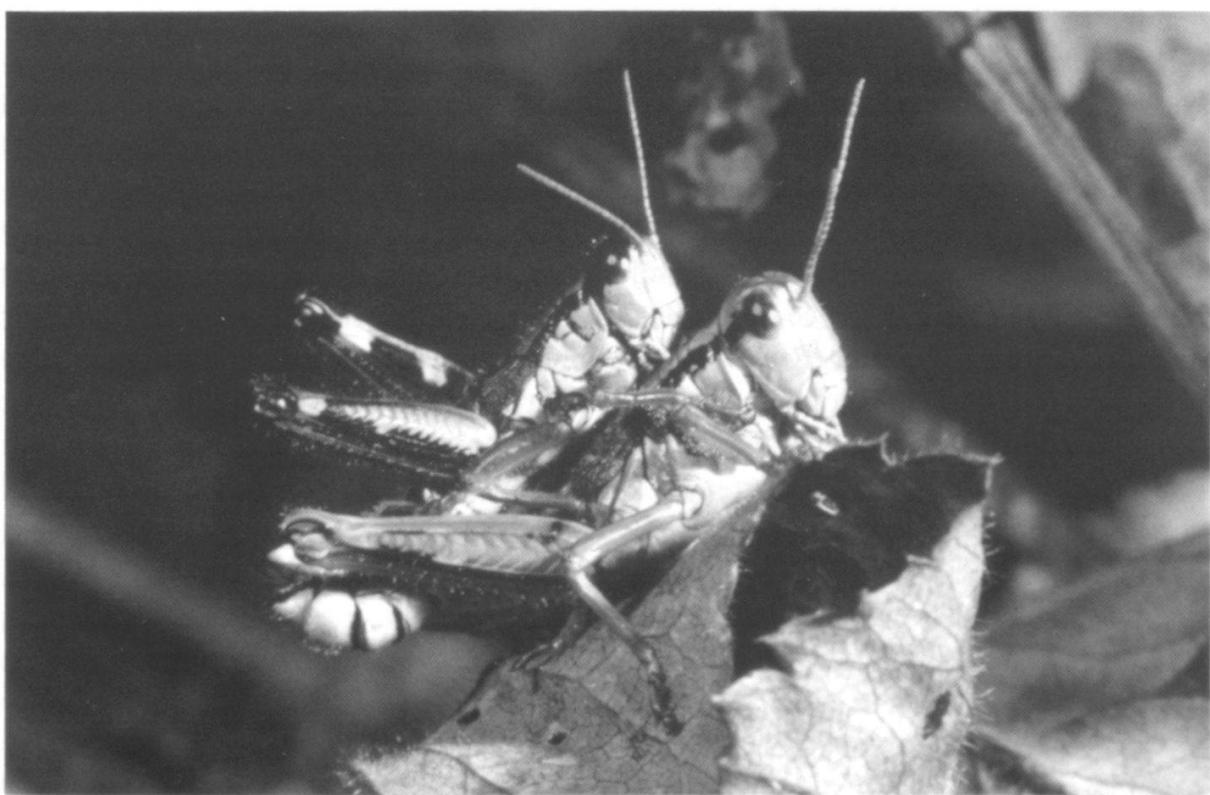
Offen ist die Frage nach den mikroklimatischen Ansprüchen des Eistadiums. Die Ootheken werden in die Erde abgelegt (HARZ 1957).

Miramella alpina:

Die *Alpine Gebirgsschrecke* hat ihren Schwerpunkt im Bereich eher feuchter Flächen, die sich in bezug auf die Standortsfaktoren im Mittelfeld bewegen (Abb.6). In Flächen mit geringerer Vegetationsdeckung (B3, B12) kann sie sich nur halten, wenn diese nicht



Beweidete Lägerflur (im Hintergrund Eiger, Mönch und Jungfrau). Wenn in der von den Kühen stark beeinflussten Pflanzengesellschaft der Grasanteil gering ist, kann diese nur noch von der Alpinen Gebirgschrecke besiedelt werden.



Pärchen der Alpinen Gebirgsschrecke (*Miramella alpina*) in Kopulation. Das Männchen ist wesentlich kleiner als das Weibchen.

zu stark besonnt sind. Sie scheint sich in den verschiedensten Pflanzengesellschaften fortpflanzen zu können. Auffallend ist vor allem ihr Vorkommen in der Lägerflur. Sie besiedelt als einzige stete Art die intensiv beweidete Fläche A10, deren Vegetationsstruktur im phänologischen Verlauf einer drastischen Veränderung unterliegt und die einen Grasanteil von bloss 10% aufweist.

Die Tatsache, dass *Miramella* in feuchteren Biotopen gut leben kann, steht im Einklang mit ihrer häufigen Bezeichnung als hygrophile Art (HOFMÄNNER 1951; HARZ 1957; TEICHMANN 1958). DREUX (1962, zit. in NADIG 1986) gibt als Toleranzbreite der mittleren Julitemperatur in trockenen Gebieten 14–15°C und in feuchten Regionen 8–18°C an. In Umkehrung dieser Aussage wird *Miramella* im Untersuchungsgebiet mit einem Julimittel von 10.3°C (LÜDI 1948) geradezu in feuchte Biotope abgedrängt.

Miramella ist keine ausschliessliche Grasfresserin (HARZ 1960; NADIG 1988). Sie ernährt sich auch von Zergsträuchern (ILlich & WINDING 1989) oder grösseren Kräutern, zum Beispiel von Pestwurzblättern (BELLMANN 1985). So kann sie mühelos Stellen mit geringem Grasanteil, wie Lägerfluren, besiedeln. Die Art tritt früh im Jahr auf, schon Ende Juli war die Entwicklung im Untersuchungsgebiet abgeschlossen. Die Kopulation kann gleich nach der Imaginalhäutung erfolgen (NADIG 1988). Dies sollte es der Art ermöglichen, die Eier noch vor dem Beginn der Alpbeweidung Anfang August abzulegen. Tatsächlich wurden nach der Beweidung in der Fläche A10 keine Tiere mehr beobachtet.

Angaben über das Eiablatesubstrat von *Miramella* waren in der konsultierten Literatur nicht zu finden.

Chrysochraon brachyptera:

Die Kleine Goldschrecke ist nur auf der Fläche S2 gefunden worden. Der unbeweidete, vergandende Borstgrasrasen zeichnet sich aus durch gut besonnte SW-Exposition, frühe Ausaperung und eine geschlossene Vegetationsdecke mit ausgeglichenem Gras/Kraut-Verhältnis.

Chrysochraon wird als eher hygrophil eingestuft (DREUX 1962, zit. in LUQUET & DU MERLE 1978; NADIG 1986). Die Art hält sich nach ILlich & WINDING (1989) vor allem über dem Boden auf, was durch eigene Beobachtungen bestätigt wird. Sie zieht demzufolge nicht den feuchtesten Horizont, die Bodenoberfläche, vor. Nach SÄNGER (1977) ist *Chrysochraon* typisch für hohe Trockenrasen und morphologisch wie auch ethologisch (vertikalorientiert) gut an langgrasige Bestände angepasst. Beweidung oder Mahd wirken sich daher auf Populationen dieser Art stark dezimierend aus (SÄNGER 1980; SMETTAN 1991).

Einige Autoren erwähnen die Beziehung zur Gramineengattung *Calamagrostis*. ILlich & WINDING (1989) stellten einen Trend zur Nahrungsspezialisierung fest, indem *Calamagrostis villosa* stark bevorzugt wurde. RENNER (1952, zit. in HARZ 1957) stellt die These auf, dass *Calamagrostis* für die gesunde Entwicklung von *Chrysochraon* eine wichtige Rolle spielt. *Calamagrostis* ist nach KAUFMANN (1965) nicht nur die Hauptnahrung von *Chrysochraon*, sondern liefert im abgestorbenen Zustand den fröhslüpfenden Larven im Frühling einen gewissen Kälteschutz. Gleichwohl ist die Bindung an

dieses Gras nicht zwingend: Die einzige Fläche, in der *Calamagrostis* wächst, ist die benachbarte Rostseggenhalde S1, auf der nie *Chrysochraon* nachgewiesen wurde. Auch wurde ein singendes Männchen am 23.7. in der Nähe der Lägerflur A13 registriert, wo weit und breit keine *Calamagrostis* gedeihen.

Die Eipakete legt die Art zwischen Grashalmen ab, meist an den obersten Teilen der Pflanzen (JACOBS 1949, RENNER 1952, TÜMPEL 1922, zit. in SÄNGER 1977), was sie wiederum stark anfällig macht gegen Beweidung. Die geschlossene Pflanzendecke schützt dank erhöhter Luftfeuchtigkeit die etwa im August abgelegten Eipakete besser vor der Gefahr der Austrocknung als eine offene Vegetation.

Omocestus viridulus:

Der *Bunte Grashüpfer* ist auf der Schynigen Platte ein typischer Bewohner von beweideten, eher niedrigwüchsigen Biotopen mit gut geschlossener Pflanzendecke. Er kann an Stellen überleben, die bloss mittlere Besonnung aufweisen und erst spät ausapern, doch findet man ihn dort in der Regel nur vereinzelt vor. Bevorzugte Pflanzengesellschaften sind der beweidete Borstgrasrasen und die Lägerflur.

Für TEICHMANN (1958) gilt *Omocestus* als Standardart der trockenen und frischen Almweide, was auch in unserem Untersuchungsgebiet zutrifft. NADIG (1986) bezeichnet die Art ebenfalls als mesohyphil. In der Lägerflur mit dem geringsten Grasanteil (Fläche A10) konnte nur eine einzelne Larve – am 8. Aug. – registriert werden. Dies erstaunt wenig, denn *Omocestus* gilt als Grasfresser.

Durch die Eiablage ist er ebenfalls an Gräser gebunden. Die Eipakete werden nie in Sand oder Erde abgelegt (JACOBS 1953), sondern oberflächlich zwischen Grashalmen deponiert, die häufig zugleich Futterpflanzen sind (HARZ 1957; CHOUDHURI 1962). Die Eipakete werden im Gegensatz zu *Chrysochraon* dicht über dem Boden abgelegt (WALOFF 1950, zit. in JACOBS 1953) und die Imaginalhäutung geschieht erst Ende August, so dass ein Grossteil der Eiablage nach dem Rückzug des Viehs (Anfang bis Mitte September) geschehen kann. Gerade diese zwei Eigenschaften machen *Omocestus* sehr tolerant gegenüber starker Beweidung. Nach CHOUDHURI (1962) sind genügende Vegetationsdeckung und Grasfeuchte für die Entwicklung der Eier besonders wichtig. Das würde auch die Vorliebe für feuchtere Biotope erklären.

Aeropus sibiricus:

Die *Sibirische Keulenschrecke* besiedelt ausschliesslich Flächen, die früh schneefrei sind. Die strahlungsgünstigen, südlich exponierten Biotope weisen einen gewissen Anteil an direkt sonniger, offener Bodenoberfläche auf. Die Art zeigt im topographisch unebenen Mosaik von beweideten Borstgrasrasen und Blaugrashalden im Bereich der Flächen A7 bis A9 die höchste Abundanz (vgl. Tab. 3). Die geophilen Tiere halten sich häufig in den untersten Vegetationsschichten oder am Boden auf.

NADIG (1986) beschreibt die Art als mikroklimatisch xerophil, was auch für die Schynige Platte zutrifft. Die Habitatwahl deckt sich weitgehend mit derjenigen, die auf denselben Höhenstufe in den Hohen Tauern von ILLICH & WINDIG (1989) und in Jugoslawien von STEVANOVIC (1961) beobachtet worden ist. STEVANOVIC macht auf die

beträchtlichen tageszeitlichen Temperaturschwankungen in den besiedelten Biotopen aufmerksam. Dies gilt für unser Untersuchungsgebiet ebenso (vgl. Abb.3), aber natürlich nicht nur für *Aeropus*. NADIG (1930/31) bezeichnet das «Charaktertier der Bündner Alpen» als wenig kältebeständig. Demgegenüber ertragen nach HARZ (1960) alle Stadien Temperaturen von -5°C und manchmal sogar bis -14°C . Das dürfte für die Besiedlung der eher schneearmen und dadurch ungeschützteren Biotope überlebenswichtig sein. Für die Verteilung von *Aeropus* im Gelände scheint demzufolge eher die Luftfeuchtigkeit verantwortlich zu sein, die einen gewissen Wert nicht übersteigen darf. Mitte August sind die meisten Tiere im Untersuchungsgebiet adult und können wenig später mit der Eiablage beginnen.

Die Eipakete werden in den Boden abgelegt (HARZ 1960). Das Eistadium muss ebenfalls eine breite Temperaturtoleranz besitzen.

Gomphocerus rufus:

Die Rote Keulenschrecke tritt im Untersuchungsgebiet mit Vorliebe in Rostseggenhalde (v.a. Subassoziation *calamagrostietosum variae*) und vergandenden Borstgrasrasen auf. Die Flächen weisen meist hochwüchsige Vegetation mit einem grossen Grasanteil, gute Besonnung sowie frühe Ausaperung auf. Die schwach bis nicht beweideten Biotope sind zum Teil mit einer nur lückigen Pflanzendecke bestockt.

Die Angaben aus der Literatur zu den mikroklimatischen Ansprüchen sind widersprüchlich. So wird die Art von DREUX (1962, zit. in SCHMIDT & BÜHL 1970) als hygrophil, von HARZ (1957) als mesophil bezeichnet und von HOFMÄNNER (1951) als Bewohnerin trockener Grasfluren dargestellt. Weil nicht deutlich mikroklimatische Gründe für die Verteilung von *Gomphocerus* im Gelände verantwortlich zu sein scheinen, müssen andere Faktoren gesucht werden.

Nach SÄNGER (1977) bevorzugt die Art Bestände breitblättriger Gräser, welche ihr als Nahrung dienen. Zur Ernährung wurden verschiedene experimentelle Untersuchungen durchgeführt: Nach SÄNGER (1973, zit. in SCHÄLLER & KÖHLER 1981) soll der höchste Konsumationsindex bei 30–50% Luftfeuchte liegen. KAUFMANN (1965) gibt an, dass bei 25°C am meisten Nahrung aufgenommen wird. Diese Resultate lassen die Erwartung aufkommen, dass die Art eher in mitteltrockenen, warmen Biotopen angetroffen wird. SCHÄLLER & KÖHLER (1981) zeigen, dass *Dactylis* und *Arrhenatherum*, die beiden wasserreichsten Gräser der Versuchsreihe ihrer Nahrungswahlexperimente, bevorzugt wurden. Ob im Untersuchungsgebiet eine direkte Beziehung von *Gomphocerus* zu *Dactylis* vorliegt, müsste noch geprüft werden; auffallend ist jedoch, dass die Art nur an Stellen zu finden ist, wo mindestens in unmittelbarer Nachbarschaft diese Grasart wächst.

Gomphocerus besitzt eine lange Entwicklungsdauer (KÖHLER & BRODHUN 1987), was durch eigene Beobachtung unterstrichen wird. Die meisten Tiere sind erst Anfang September adult. Es könnte daher wichtig sein, dass Flächen besiedelt werden, die früh ausapern und damit genügend Zeit lassen für die lange Postembryonalentwicklung und die Fortpflanzung.

Die Eipakete werden in Sand und Erde oder dicht über dem Boden abgelegt (LOHER, zit. in JACOBS 1953; HARZ 1960).

Chorthippus biguttulus:

Der *Nachtigall-Grashüpfer* besiedelt die Untersuchungsfläche S1. Das Biotop wird von Bruchstücken des Oxforddienschiefers, der dem Berg den Namen «Schynige Platte» gibt, grossflächig bedeckt. S1 ist eine – durch ihre Offenheit untypische – Rostseggenhalde. Die Fläche apert schnell aus und ist stark besonnt. Einzelbeobachtungen weisen die Art im weiteren Untersuchungsgebiet ausschliesslich in ähnlichen Ödlandstellen nach.

Ch. biguttulus wird von allen Autoren als xerophil bezeichnet. SÄNGER (1977) stellt gleichfalls eine Präferenz für Biotope mit geringem Raumwiderstand fest. Er gibt der Art sogar den Rang einer Leitform der Ruderalflächen. Auch STEINHOFF (1982) betitelt *Ch. biguttulus* als Ödlandbewohner. Diesen Angaben und den Ergebnissen im Untersuchungsgebiet diametral gegenüber stehen die Informationen von HARZ (1957) und NADIG (1986). Diese unterstreichen ausdrücklich das Fehlen der Art in vegetationsarmen Biotopen. Resultate ökophysiologischer Untersuchungen können helfen, die spezifische Bindung an offene, trockene Flächen zu interpretieren: Die Tiere schlüpfen nach LENSSINK (1963) an Orten offener Bodendeckung früher als an Stellen mit dichter Krautschicht. Aufzuchtsexperimente von HELFERT & SÄNGER (1975) ergaben, dass trockenere Bedingungen eine Verkürzung der Larvalentwicklungszeit zur Folge hatte. *Ch. biguttulus* wählt im Untersuchungsgebiet also Habitate, die ihm eine minimale Entwicklungszeit bei gleichzeitiger Befriedigung der Trockenheitsbedürfnisse erlauben. SÄNGER (1980) schreibt, dass die Art Nachtfröste gut ertragen kann. Diese Angabe wurde im Untersuchungsgebiet auf eindrückliche Weise bestätigt: Bereits Mitte Juni wurden an zwei weit voneinander entfernten Orten singende Männchen registriert. Sie dürften infolge der überaus milden Witterung überwintert haben.

Auch für die Eiablage sind offene, trockene Stellen ebenfalls von Vorteil: Die Eipakete werden in offenen, sandigen Boden abgelegt (LENSINK 1963). Sie sind sehr trockenresistent, vor allem vor der Überwinterung (INGRISCH 1983).

Chorthippus parallelus:

Der *Gemeine Grashüpfer* ist in bezug auf seine Habitatwahl kaum von *Omocestus* zu trennen. Wie *Omocestus* ist *Ch. parallelus* ein typischer Bewohner von beweideten, eher niedrigwüchsigen Biotopen mit gut schliessender Pflanzendecke und ist überdurchschnittlich tolerant gegenüber später Ausaperung und schwacher Besonnung. Einzig eine grössere Vorliebe von eher hochwüchsiger Vegetation scheint *Ch. parallelus* von *Omocestus* zu unterscheiden.

Dies könnte auf ein noch höheres Feuchtigkeitsbedürfnis deuten. NADIG (1986) beschreibt die Art demzufolge als mesohygrphil bis hygrphil. Die Einreichung in die typischen Begleiter anthropogen beeinflusster Flächen (SCHÄLLER & KÖHLER 1981; THORENS 1986; SMETTAN 1991) ist auch für unser Untersuchungsgebiet vertretbar. *Ch. parallelus* tritt im Untersuchungsgebiet etwas später auf als *Omocestus* und ist länger zu finden. *Ch. parallelus* ist ein ausgesprochener Grasfresser, wobei die Grasarten aber entsprechend den Anteilen ihres jeweiligen Vorkommens gefressen werden (BERNAYS & CHAPMAN 1970; ILLICH & WINDING 1989).

Die Eipakete werden in die obersten Bodenschichten abgelegt (JACOBS 1953).

4.2.6 Ursachen der Biotopbindung und Indikationswert der Pflanzengesellschaften

Zur Ursache der Biotopbindung von Heuschrecken bestehen unterschiedliche Meinungen. Die einen Autoren streichen das Mikroklima als bestimmenden Faktor heraus (MARCHAND 1953; TEICHMANN 1958). Stärker gewichtet werden entweder die Luftfeuchtigkeit (KALTENBACH 1963) oder die Temperatur (INGRISCH 1978). Als Verbindung der beiden Primärfaktoren wird die Rolle der Transpiration betont (JAKOVLEV & KRÜGER 1953, 1954; KÖHLER 1989). Dass Populationsschwankungen in erster Linie vom Witterungsverlauf abhängig sind, wird allgemein anerkannt. Nasskaltes Wetter kann vor allem in der Larvalzeit verheerende Folgen haben (SCHIEMENZ 1969; PROUTEAU & ROBERT 1973; GAGE & MUKERY 1977). Trotz dieser Tatsache ist für OSCHMANN (1973) das Mikroklima nicht alleinbestimmender Faktor der Biotopbindung. Als Begründung betont er die breite Toleranz der Heuschrecken in bezug auf mikroklimatische Faktoren. Von einigen Autoren wird besonders der Einfluss der Raumstruktur als stark bezeichnet (SÄNGER 1977), wobei etwa der Deckungsgrad der Vegetation (VOITH 1985) oder rein physiognomische Merkmale der Vegetation (JOERN 1982) bestimmen können.

Der reduktionistische Versuch, die Biotopbindung auf *einen* direkten Faktor zurückzuführen, scheint zum Scheitern verurteilt. Einen komplexen Ansatz vertreten u.a. OSCHMANN (1973), BROCKSIEPER (1978) und MARTI (1989). Sie tragen dem Umstand Rechnung, dass die Beziehungen zwischen Heuschrecke und Lebensraum sehr vielfältig und komplex sind. Gerade dies zeigen auch die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung.

Bei der Beurteilung der Biotopbindung sollte überdies auf folgenden Ebenen differenziert werden:

1. auf der systematischen Ebene: Jede Art erfordert eine individuelle Analyse und Interpretation. Nahe Verwandtschaft bedeutet nicht gleiche ökologische Ansprüche. Beispiele: *Podisma* und *Miramella*.
2. auf der geographischen Ebene: Eine vorgefundene Habitatwahl gilt nur innerhalb eines begrenzten, lokalen Gebietes. Die Verhältnisse in Gegenden anderer geographischer Lage oder anderer Höhenstufen können stark abweichen. Beispiele: *Decticus*, *Gomphocerus*.
3. auf der ontogenetischen Ebene: Die verschiedenen Entwicklungsstadien müssen sich in den ökologischen Ansprüchen nicht decken. KALTENBACH (1963) gibt an, dass Larven allgemein ein grösseres Feuchtigkeitsbedürfnis aufweisen als Imagines. Insbesondere die Ansprüche des Eistadiums scheinen vielfach für die Einnischung einer Art hauptverantwortlich zu sein. Beispiele: *Omocestus*, *Chrysochraon*.

Um einen Anhaltspunkt für den Vergleich von Angaben aus verschiedenen Regionen zu geben, scheint es am sinnvollsten, über gewisse makroklimatische Standardinformationen zu verfügen. Diese Überlegung hat vor allem DREUX (1962, zit. in NADIG 1986; 1972) propagiert. Aus diesem Grunde sind in Kap.2 die mittleren Temperaturen und Niederschlagssummen des Jahres und des Monats Juli angegeben. Die alleinige Angabe der absoluten Höhe charakterisiert ein Gebiet nur unzureichend (JANETSCHEK 1974).

Auf der Suche nach einem Parameter, der die Biotope umfassend charakterisieren soll, wird häufig auf die Pflanzensoziologie zurückgegriffen. Pflanzengesellschaften sind für die Tiere komplexe Standortsfaktoren, die reichhaltige Information über Mikroklima, Raumstruktur und Nahrungsangebot beinhalten. SMETTAN (1991) versuchte, sog. Heuschreckensynusien bestimmten Pflanzengesellschaften zuzuordnen. Der Vergleich mit der Verteilung der Arten im Gebiet der Schynigen Platte zeigt nur teilweise Übereinstimmung. Ein Grund liegt darin, dass Pflanzengesellschaften in bezug auf Raumstruktur und Mikroklima heterogen ausgeprägt sein können (vgl. Kap.4.2.4). Für die optimale Beschreibung des Lebensraumes ist eine feinere Einteilung in Subassoziationen oder Varianten notwendig.

Gerade die von Heuschrecken nicht besiedelten Flächen geben uns wichtige Hinweise auf Vegetationseinheiten, die offenbar überlebensfeindliche Biotope darstellen. Im Untersuchungsgebiet werden von den Heuschrecken vier Lebensräume gemieden: die Milchkrautweide, eine niederwüchsige Pflanzengesellschaft auf frischen, schwach besonnten Flächen (B2, B6, B8); der Trittrasen (A11), der intensiv gestört wird durch Tritt und Beweidung und dessen zeitweise Vernässung ein Überleben des Eistadiums verunmöglicht; die Übergangsvariante des Borstgrasrasens zum Borstgras-Schneerasen an spät ausapernden, schattigen und feuchten Stellen (B4); schlussendlich der Spalierweidenrasen (A6), der bei kurzer Vegetationszeit erst noch schwach besonnt wird.

Um umgekehrt unter den Heuschrecken Leitarten für die jeweiligen Biotoptypen zu finden, wären im Bereich des Untersuchungsgebietes grossräumigere, gezielte Studien notwendig.

5. Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit Pflanzengesellschaften der subalpin-alpinen Stufe und den darin lebenden Heuschreckenarten. Untersuchungsgebiet ist ein 45 ha grosses, reich gegliedertes Gelände im Gebiet der Schynigen Platte, Berner Oberland. Die Untersuchungen, die in den Jahren 1989 und 1990 stattfanden, gliederten sich in einen rein pflanzensoziologischen und einen biozönologischen Teil.

Um die Vegetation zu erfassen, wurden 121 Vegetationsaufnahmen erhoben. Durch anschliessende Tabellenarbeit konnten 14 verschiedene Vegetationstypen ausgeschieden werden. Diese wurden mit Hilfe der Literatur schon beschriebenen Pflanzengesellschaften zugeordnet oder als Varianten weitergehend differenziert. Zudem wurde im Gebiet die *Anemone narcissiflora*-*Nardus stricta*-Sukzessionsgesellschaft beschrieben, ein vergandender Borstgrasrasen des *Nardion*-Verbandes. Er lehnt sich floristisch ans *Caricetum ferruginea* an und weist eine reiche Artengarnitur auf. Ein grosser Teil des Gebietes besteht aus Weiden unterschiedlicher Ausprägung. Es handelt sich um verschiedene Typen des *Geo montani*-*Nardetum* und des *Crepidio-Festucetum rubrae*. Stark anthropozoogen geprägte Vegetation stellen auch das *Rumicetum alpini* und das *Poetum supinae* dar. Natürliche oder wenig beeinflusste Vegetation findet sich an exponierten Stellen und an steilen Hängen: Auf verfestigtem Blockschutt in schattigen Hängen ist das

Rhododendro hirsuti-Mugetum und in gleicher Exposition mit einer grösseren Bodenauflage das Salicetum retuso-reticulatae anzutreffen. Die zwei verschiedenen Subassoziationen des Seslerio-Caricetum sempervirentis bevorzugen offene, steile Hänge, die gut besonnt werden. Der andere Kalkrasen, das Caricetum ferrugineae, liebt ähnliche Standorte, die jedoch einen feuchten Untergrund aufweisen.

In 30 ausgewählten biozönologischen Untersuchungsflächen wurden im Abstand von vier Wochen mit Hilfe einer semiquantitativen Methode die Heuschrecken registriert. Ausserdem wurden wichtige Standortsfaktoren aufgenommen und die Flächen pflanzensoziologisch zugeordnet. Zusätzliche Methoden zur Erfassung der Heuschrecken wie auch Langzeitmessungen der Temperatur im Bereich der Bodenoberfläche ergänzen die Aufnahmen der Flächen. Unter Zuhilfenahme von deskriptiver, multivariater Statistik wurden die Resultate dargestellt und interpretiert.

Die Ergebnisse machen deutlich, dass das topographisch vielgestaltige Gelände ein kleinfächiges Mosaik von Biotopen enthält, die unterschiedlichste Ausprägungen von Standortsfaktoren aufweisen. Im Untersuchungsgebiet sind elf Heuschreckenarten nachgewiesen worden. Diese sind nicht zufällig im Gelände verteilt, sondern zeigen Präferenzen für bestimmte Lebensräume. Als poikilotherme Insekten haben die Heuschrecken ihren Verbreitungsschwerpunkt auf südlich exponierten, stärker besonnten und früh ausapernden Flächen. Doch die Biotopbindung ist ausgesprochen artspezifisch und nicht nur mit abiotischen Faktoren erklärbar.

Für jede Art wird die Habitatwahl im Untersuchungsgebiet erläutert und mit Hilfe von autökologischen Angaben aus der Literatur Hypothesen zur Ursache der Biotopbindung diskutiert. Dabei wird deutlich, dass auch biotische Faktoren – wie die Vegetationsdekung oder die Beweidung – eine wesentliche Rolle für die Habitatbesetzung spielen können. Die Pflanzengesellschaften eignen sich zur Indikation der Heuschreckenfauna vor allem dann, wenn deren Subassoziationen und Varianten mitberücksichtigt werden.

6. Dank

Die vorliegende Untersuchung fand unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. O. Hegg und Herrn PD Dr. J. Zettel statt. Wir danken ihnen und den folgenden Personen für ihre Unterstützung: L. Berger, W. Dähler, M. Dietrich, S. Eggenberg, A. Fischer, M. Fischer, E. Jutzi, R. Knöpfli, M. Kummer, K. Leudolph, L. Lienhard, M. Lötscher, M. Rosset, R. Stampfli und K. Zimmermann. Zudem gilt unser Dank der Schynigen Platte-Bahn, dem Hotel «Schynige Platte» sowie dem Verein Alpengarten Schynige Platte.

7. Literatur und Software

- AIKMAN D. & HEWITT G.M. (1972): An experimental investigation of the rates and form of dispersal in grasshoppers. *J. appl. Ecol.* 9: 807–817.
- AULITZKY H. (1962): Die Bodentemperaturverhältnisse an einer zentralalpinen Hanglage beiderseits der Waldgrenze. *Archiv Meteorologie, Geophysik Bioklimatologie* 11: 365–375.
- BELLMANN H. (1985): Heuschrecken: beobachten, bestimmen. Neumann-Neudamm, Melsungen: 216 S., inkl. Tonbandkassette.
- BERNAYS E.A. & CHAPMAN R.F. (1970): Food selection by *Chorthippus parallelus* (ZETTERSTEDT) (Orthoptera: Acrididae) in the field. *J. Anim. Ecol.* 39: 383–394.
- BINZ A. & HEITZ C. (1986): Schul- und Exkursionsflora für die Schweiz. Schwabe, Basel: 624 S.
- BRAUN-BLANQUET J. (1964): Pflanzensoziologie. Springer, Wien: 865 S.
- BRAUN-BLANQUET J. (1969): Die Pflanzengesellschaft der rätischen Alpen im Rahmen ihrer Gesamtverbreitung. Bischofberger, Chur: 100 S.
- BROCKSIEPER R. (1978): Der Einfluss des Mikroklimas auf die Verbreitung der Laubheuschrecken, Grillen und Feldheuschrecken im Siebengebirge und auf dem Rodderberg bei Bonn (Orthoptera, Saltatoria). *Decheniana*, Beiheft Nr. 21: 141 S.
- BRUN-HOOL J. (1962): Pflanzengesellschaften der Wege. *Mitt. Naturf. Ges. Luzern* 19: 66–151.
- CHERRILL A.J. & BROWN V.K. (1990a): The life cycle and distribution of the Wart-Biter *Decticus verrucivorus* (L.) (Orthoptera: Tettigoniidae) in a Chalk Grassland in Southern England. *Biol. Cons.* 53: 125–143.
- CHERRILL A.J. & BROWN V.K. (1990b): The habitat requirements of adults of the Wart-Biter *Decticus verrucivorus* (L.) (Orthoptera: Tettigoniidae) in Southern England. *Biol. Cons.* 53: 145–157.
- CHOUDHURI J.C.B. (1962): Experimental studies on the oviposition behaviour of *Omocestus viridulus* (Linn.) (Order Orthoptera). *Agra Univ. J. Research* 11: 241–249.
- CLARIS CORPORATION (1989): Mac Draw II 1.1. *Software*.
- DÄHLER W. (1986): VT/VTCAD, Bern. *Software*.
- DÄHLER W. (1991): Langfristige Auswirkungen menschlicher Eingriffe in alpine Vegetation. Dissertation, Syst.-Geobot. Inst. Univ. Bern.
- DIETL W. (1972): Die Vegetationskartierung als Grundlage für die Planung einer umfassenden Alpverbesserung im Raume von Glaubenbüelen (OW). In: *Alpwirtschaft und Landschaftsplanung*, Oberforstamt Obwalden (ed.): 9–153.
- DREUX P. (1972): Recherches de terrain en auto-écologie des orthoptères. *Acridia* 1: 305–330.
- ELLENBERG H. (1978): Die Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. Ulmer, Stuttgart: 989 S.
- FISCHER H. (1948): Die schwäbischen *Tetrix*-Arten (Heuschrecken). *Ber. naturf. Ges. Augsburg* 1: 40–87.
- GAGE S.H. & MUKERJI M.K. (1977): A perspective of grasshopper population distribution in Saskatchewan and interrelationship with weather. *Environ. Entomol.* 6: 469–479.
- GEILER (1973): Über einige Existenzbedingungen von Wirbellosen im Boden-Luft-Grenzhorizont ökologisch-extremer Standorte. *Biol. Rundschau* 11: 209–233.
- GIGON W.O. (1984): Die Schynige Platte; Geologie und Alpengarten. Jb. Uferschutzverband Thuner- und Brienzersee: 27 S.
- GRANT INSTRUMENTS LTD. (1988): Squirrel Data Analysis, Cambridge. *Software*.
- HARZ K. (1957): Die Geradflügler Mitteleuropas. Fischer, Jena: 494 S.
- HARZ K. (1960): Geradflügler oder Orthopteren. In: DAHL (ed.), *Tierwelt Deutschlands*, 46. Teil, Fischer, Jena: 232 S.
- HARZ K. (1969): Die Orthopteren Europas. Vol.1 (Ensifera). Junk, The Hague: 749 S.
- HARZ K. (1975): Die Orthopteren Europas. Vol.2 (Caelifera). Junk, The Hague: 939 S.
- HEGG O. (1963): Untersuchungen zur Pflanzensoziologie und Ökologie im Naturschutzgebiet Hohgant. Beitr. geobot. Landesaufnahme Schweiz 46: 190 S.
- HEGG O. (1966): Das Blühen im Alpengarten. Beilage 40. Jber. Alpengarten Schynige Platte: 12 S.

- HEGG O. (1977): Mikroklimatische Wirkung der Besonnung auf die phänologische Entwicklung und auf die Vegetation in der alpinen Stufe der Alpen. In: TUEXEN (ed.), Ber. int. Symp. Int. Ver. Veg.kunde Stolzenau und Rinteln; Vegetation und Klima: 249–270.
- HEGG O. (1984): Langfristige Auswirkungen von Düngung auf einige Arten des Nardetums auf der Schynigen Platte ob Interlaken. *Angew. Bot.* 58: 141–146.
- HELPFERT B. & SÄNGER K. (1975): Haltung und Zucht europäischer Heuschrecken (Orthoptera: Saltatoria) im Labor. *Z. angew. Zool.* 62: 267–279.
- HEWITT G.M. (1989): Divergence and speciation as viewed from an insect hybrid zone. *Can. J. Zool.* 68: 1701–1715.
- HOFMÄNNER B. (1951): Die Gerafflügler des Schweizerischen Nationalparks und der angrenzenden Gebiete. *Ergebn. wiss. Unters. Schweiz. Nationalpark*, Bd. 3, Nr. 25: 241–311.
- ILLICH I.P. & WINDING N. (1989): Aut- und Synökologie der Feldheuschrecken (Acrididae: Orthoptera) einer subalpin/alpinen Almweide (Gasteinertal, Hohe Tauern, Österreich); Habitat und Nahrung. *Zool. Jb. Syst.* 116: 121–131.
- IMHOF E. (1965): Schweizerischer Mittelschulatlas. Orell Füssli, Zürich: 114 S.
- INGRISCH S. (1976): Vergleichende Untersuchungen zum Nahrungsspektrum mitteleuropäischer Laubheuschrecken (Orthoptera: Tettigoniidae). *Entomol. Z.* 86: 217–224.
- INGRISCH S. (1977): Beitrag zur Kenntnis der Larvenstadien mitteleuropäischer Laubheuschrecken (Orthoptera: Tettigoniidae). *Z. angew. Zool.* 64: 459–501.
- INGRISCH S. (1983): Zum Einfluss der Feuchte auf die Schlupfrate und Entwicklungsduer der Eier mitteleuropäischer Feldheuschrecken (Orthoptera: Acrididae). *Dt. Entomol. Z.* 30: 1–15.
- INGRISCH S. (1986): The pluennial life cycles of the European Tettigoniidae (Insecta: Orthoptera). 1. The effect of temperature on embryonic development and hatching. *Oecologia* 70: 606–616.
- JACOBS W. (1953): Verhaltensbiologische Studien an Feldheuschrecken. *Z. Tierpsychol., Beiheft* 1: 228 S.
- JAKOVLEV V. & KRÜGER F. (1953): Vergleichende Untersuchungen zur Physiologie der Transpiration der Orthopteren. *Zool. Jb. allg. Zool.*, 64: 391–428.
- JAKOVLEV V. & KRÜGER F. (1954): Untersuchungen über die Vorzugstemperatur einiger Acrididen. *Biol. Zbl.* 73: 633–650.
- JANETSCHEK H. (1974): Aktuelle Probleme der Hochgebirgsentomologie. *Veröff. Univ. Innsbruck, Alpin-biol. Studien* 6: 1–23.
- JENNY-LIPS H. (1948): Vegetation der Schweizer Alpen. Gutenberg, Zürich: 240 S.
- JOERN A. (1982): Vegetation structure and microhabitat selection in grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). *Southwestern Naturalist* 27, 2: 197–209.
- JONGMAN R.H.G., TER BRAAK C.J.F. & VAN TONGEREN O.F.R. (1987): Data analysis in community and landscape ecology. Pudoc, Wageningen: 299 S.
- KALTENBACH A. (1963): Milieufeuchtigkeit, Standortsbeziehungen und ökologische Valenz bei Orthopteren im pannonicischen Raum Österreichs. *Sitz.ber. Akad. Wiss. Wien; math.-naturw. Kl., Abt.I*, 172: 97–119.
- KAUFMANN T. (1965): Biological Studies on some Bavarian Acridoidea, with special reference to their feeding habits. *Ann. entomol. Soc. Amer.*, 58: 791–801.
- KNAPP R. (1962): Die Vegetation des Kleinen Walsertales, Voralberg, Nord-Alpen. Teil 1. *Geobot. Mitt. Giessen* 12: 53 S.
- KÖHLER G. (1989): Zur Phänologie, Abundanzdynamik und Biotopbindung rasenbewohnender Laubheuschrecken (Saltatoria: Tettigoniidae) im mittleren Saaletal bei Jena (Thüringen). *Wiss. Z. Friedrich-Schiller-Univ. Jena, Naturw. R.*, 38: 543–561.
- KÖHLER G. (1990): Altitudinale Anpassungen im Lebenszyklus von Feldheuschrecken (Acrididae). Kurzvortrag. In: *Dt. Ges. Orthopterol.*, 1. Jahresvers. Erlangen.
- KÖHLER G. & BRODHUN H.-P. (1987): Untersuchungen zur Populationsdynamik zentraleuropäischer Feldheuschrecken (Orthoptera: Acrididae). *Zool. Jb. Syst.* 114: 157–191.
- LANDOLT E. (1977): Ökologische Zeigerwerte zur Schweizerflora. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich*, 64. H.: 208 S.

- LENSINK B.M. (1963): Distributional ecology of some Acrididae in the dunes of Voorne, Netherlands. *Tijdschr. Entomol.* 106: 357–443.
- LIPPERT W. (1966): Die Pflanzengesellschaften des Naturschutzgebietes Berchtesgaden. *Ber. Bayer. Bot. Ges.* 39: 67–122.
- LOTUS DEVELOPMENT CORP. (1989): Lotus 1-2-3 Access-System, Version 2.2, Berkshire. *Software*.
- LÜDI W. (1921): Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentals und ihre Sukzession. *Beitr. geobot. Landesaufnahme Schweiz*, H. 9: 364 S.
- LÜDI W. (1948): Die Pflanzengesellschaften der Schinigeplatte bei Interlaken und ihre Beziehungen zur Umwelt. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich*, 23.H.: 400 S.
- LÜDI W. (1959): Versuche zur Alpweideverbesserung auf der Schynigen Platte bei Interlaken. *Beil. 58. Jb. Alpengarten Schynige Platte*: 8 S.
- LUQUET G.CH. & DU MERLE P. (1978): Les peuplements de Fourmis et les peuplements d'Acridiens du Mont Ventoux; III. Les peuplements d'Acridiens. *Terre Vie*, Suppl.1: 219–279.
- MARCHAND H. (1953): Die Bedeutung der Heuschrecken und Schnabelkerfe als Indikatoren verschiedener Graslandtypen. *Beitr. Entomol.* 3: 116–162.
- MARSCHALL F. (1958): Pflanzensoziologisch-bodenkundliche Untersuchungen an schweizerischen Naturwiesen III: Die Milchkrautweide. *Landw. Jb. Schweiz* 72: 81–97.
- MARTI TH. (1989): Heuschrecken und Landschaft: ein exemplarischer Einblick in Theorie und Praxis goetheanistischer Naturwissenschaft. *Haupt*, Bern: 206 S.
- MARTY R. (1967): Cycle biologiques des Orthoptères Tetrigidae en altitude. *Bull. Sci. Zool. France* 92: 579–582.
- NADIG A. (1930/31): Zur Orthopterenfauna Graubündens. *Jber. Naturf. Ges. Graubündens* 69: 69 S.
- NADIG A. (1986): Heuschrecken (Orthoptera). In: *Ökologische Untersuchungen im Unterengadin. Ergebn. wiss. Unters. Schweiz. Nationalpark* 12, Liefg. 10, Bd. 7: 101–167.
- NADIG A. (1988): Die in den Alpen, in den Vogesen und im Schwarzwald lebenden Arten und Unterarten von *Miramella* (DOVNAR-ZAP.) (Orthoptera: Catantopidae) auf Grund populationsdynamischer Untersuchungen. *Estr. Atti Acc. Rov. Agiati*, a.238, s.VI, v.28: 101–264.
- NAGY B. (1950): Beiträge zur Kenntnis des Nahrungsbedarfs von *Decticus verrucivorus* L. (Orthopt.: Tettigon.). *Ann. Biol. Univ. Debrecen*, 1: 222–228.
- OBERDORFER E. (1977): Süddeutsche Pflanzengesellschaften, Teil I. Fischer, Stuttgart: 311 S.
- OBERDORFER E. (1978): Süddeutsche Pflanzengesellschaften, Teil II. Fischer, Stuttgart: 355 S.
- OBERDORFER E. (1983): Süddeutsche Pflanzengesellschaften, Teil III. Fischer, Stuttgart: 455 S.
- OBERDORFER E. (1990): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. Ulmer, Stuttgart: 1050 S.
- ONSAGER J.A. (1977): Comparison of five methods for estimating density of rangeland grasshoppers. *J. Econ. Entomol.* 70: 187–190.
- OPPERMANN R., REICHOLF J. & PFADENHAUER J. (1987): Beziehungen zwischen Vegetation und Fauna in Feuchtwiesen, untersucht am Beispiel von Schmetterlingen und Heuschrecken in zwei Feuchtgebieten Oberschwabens. *Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ.* 62: 347–379.
- OSCHMANN M. (1969): Bestimmungstabellen für die Larven mitteleuropäischer Orthopteren. *Dt. entomol. Z. N.F.* 16: 277–291.
- OSCHMANN M. (1973): Untersuchungen zur Biotopbindung der Orthopteren. *Faun. Abh. Mus. Tierk. Dresden* 4: 177–206.
- OZENDA P. (1988): Die Vegetation der Alpen im europäischen Gebirgsraum. Fischer, Stuttgart: 353 S.
- PICHLER F. (1957): Zur postembryonalen Entwicklung einiger Feldheuschrecken aus der Gattung *Podisma* (LATR.). *Zool. Anz.* 159: 291–303.
- PROUTEAU C. & ROBERT J.C. (1973): Contribution à l'étude écofaunistique d'un plateau calcaire dans le Jura français; Les Acridiens. *Ann. Sci. Univ. Besançon* 10: 71–91.
- REYNOLDS W.J. (1980): A re-examination of the characters separating *Chorthippus montanus* and *Chorthippus parallelus* (Orthoptera: Acrididae). *J. Nat. Hist.* 14: 283–303.
- RICHARDS O.W. & WALOFF N. (1954): Studies on the biology and population dynamics of British grasshoppers. *Anti-Locust Bull.* 17: 1–182.

- SÄNGER K. (1977): Über die Beziehungen zwischen Heuschrecken (Orthoptera: Saltatoria) und der Raumstruktur ihrer Habitate. Zool. Jb. Syst. 104: 433–488.
- SÄNGER K. (1980): Zur Phänologie einiger Saltatoria (Insects: Orthoptera) im pannonicischen Raum Österreichs. Zool. Anz. 204: 165–176.
- SCHÄLLER G. & KÖHLER G. (1981): Untersuchungen zur Nahrungspräferenz und zur Abhängigkeit biologischer Parameter von der Nahrungsqualität bei zentraleuropäischen Feldheuschrecken (Orthoptera: Acrididae). Zool. Jb. Syst. 108: 94–116.
- SCHIEMENZ H. (1969): Die Heuschreckenfauna mitteleuropäischer Trockenrasen (Saltatoria). Faun. Abh. Mus. Tierk. Dresden 2: 241–258.
- SCHIESS H. (1988): Wildtiere in der Kulturlandschaft Grindelwalds. Schlussber. Schweiz. MAB-Programm Nr. 35: 155 S.
- SCHMIDT G.H. & BÜHL J. (1970): Biotopmässige Verteilung der Orthopteren-Gemeinschaften in der Umgebung eines französischen Alpensees (Lac du Bourget). Zool. Beitr. N.F. 16: 1–72.
- SCHWEINGRUBER F.H. (1972): Die subalpinen Zergstrauchgesellschaften im Einzugsgebiet der Aare. Mitt. Schweiz. Anstalt forst. Versuchsw., Bd. 48, H. 2: 197–504.
- SMA (1989, 1990): Witterungsberichte der Schweizerischen Meteorologischen Anstalt.
- SMETTAN H.W. (1991): Die Heuschreckensynusien in den Grünlandgesellschaften der nördlichen Kalkalpen unter Berücksichtigung des menschlichen Einflusses. Jber. Ver. Schutz Bergwelt 56: 165–182.
- SOEMME L. (1989): Adaptations of terrestrial arthropods to the alpine environment. Biol. Rev. 64: 367–407.
- SOFTWARE PUBLISHING CORP. (1988): Harvard Graphics, Version 2.12, Mountain View. Software.
- STEINHOFF G. (1982): Ökologische Freilanduntersuchungen an Gerafflüglern (Orthopteroidea) des Bausenberges in der Eifel. Decheniana, Beiheft 27: 100–173.
- STEVANOVIC D. (1961): Ekologija i dinamika populacije *Aeropus sibiricus* L. na Kopaoniku. Posebna Izd. biol. Inst. Beograd 8: 87 S.
- SUTTER R. (1982): Zur Flora und Vegetation der Karstlandschaft des Muotatales. In: Die Karstlandschaft des Muotatales. Ber. Schwyz. Naturf. Ges. Einsiedeln, H. 8: 13–79.
- TEICHMANN H. (1958): Beitrag zur Ökologie der Heuschrecken in den Bayrischen Alpen (Orthoptera, Saltatoria). Zool. Beitr. N.F. 4: 83–133.
- TER BRAAK C.J.F. (1988): CANOCO – a FORTRAN program for canonical community ordination by (partial)(detrended)(canonical) correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis, Version 2.1.. Agr. Mathem. Group Wageningen: 95 S., inkl. Software.
- TEYROVSKY V. (1951): The prey and the hunting and feeding manners of *Decticus verrucivorus* (L.). Prirod. Sborn. Ostrav. Kraje Opava 12: 114–126.
- THORENS PH. (1986): Les Orthoptères (Saltatoria) de quelques garides du pied sud du Jura; II. Etude des peuplements. Mitt. schweiz. entomol. Ges. 59: 159–168.
- VORH J. (1985): Insekten auf Almweiden, am Beispiel von Hummeln, Tagfaltern und Heuschrecken im Alpenpark Berchtesgaden. Unveröff. Diplomarbeit TU München-Weihenstephan.
- WILDI O. & ORLOCI L. (1988): Management and Multivariate Analysis of Vegetation Data. Ber. Eidg. forst. Versuchsw. 215: 136 S., inkl. Software.