Zeitschrift: Botanica Helvetica

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 113 (2003)

Heft: 1

Artikel: Einfluss von Boden und Bewirtschaftung auf die Artenvielfalt der Vegetation auf Alpweiden im Glarnerland

Autor: Müller, Priska / Güsewell, Sabine / Edwards, Peter J.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-74396

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: 13.07.2025

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

Bot. Helv. 113/1 (2003): 15–36
0253-1453/03/010015-22
DOI 10.1007/s00035-003-0670-3
© Birkhäuser Verlag, Basel, 2003

Botanica Helvetica

Einfluss von Boden und Bewirtschaftung auf die Artenvielfalt der Vegetation auf Alpweiden im Glarnerland

Priska Müller[1], Sabine Güsewell und Peter J. Edwards

Geobotanisches Institut ETH Zürich, Zürichbergstrasse 38, CH-8044 Zürich
[1]e-mail: mueller@geobot.umnw.ethz.ch

Manuskript angenommen am 16. Dezember 2002

Abstract

Müller P., Güsewell S. and Edwards P. J. 2003. Impacts of soil conditions and agricultural land use on plant species richness of Alpine pastures in the south of Glarus (Switzerland). Bot. Helv. 113/1: 15–36.

Alpine pastures are characterized by considerable spatial variation in the species richness and species composition of the vegetation. This paper examines how agricultural management and site factors influence the diversity of pasture vegetation in the north-eastern Swiss Alps, based on a survey of vegetation and soils in a total of 200 plots (1 m^2) on ten Alpine farms. The mean number of vascular plant species per plot differed significantly among farms (between 3 and 32 species m^{-2}); it was strongly correlated with the total number of species per farm ($r = 0.85$), and both were negatively correlated with the farm area but unrelated to pasture use. The species number per m^2 was negatively correlated to the phosphorus content of the soil and positively correlated to soil pH, whereas its relationship with the N- and C-content of the soil and with the average nutrient indicator value of the vegetation was unimodal. The "potential species richness" (maximum number per m^2) and the calculated "species pool" (total number per 20 plots) showed similar types of relationships with site conditions. Out of the 164 plant species recorded in the survey, five were most common in species-poor plots, while 36 were most common in species rich plots. Overall, large variations in plot data resulted in a weak relationship between species richness, soil conditions and management. This may be due to the fact that multiple factors simultaneously influence the vegetation on Alpine pastures; these factors are partly interdependent and their effects on species richness may interact with each other.

Key words: Plant species richness, alpine pastures, soil nutrients, ecological indicator values, species pool, grazing system.

Einleitung

Alpweiden sind Ökosysteme in denen die Artenzusammensetzung der Vegetation und die räumliche Verteilung der Pflanzenarten stark durch die Nutzung beeinflusst werden (Groier 1993). Die meisten Alpweiden besitzen ein ausgeprägtes Relief mit Steil- und Flachlagen, welche vom Vieh unterschiedlich genutzt werden (Jewell 2002); charakteristische Vegetationsmuster spiegeln das räumlich heterogene Verhalten des Viehs wider (Welch und Scott 1995). Entscheidend hierbei sind grosse Unterschiede im Ausmass der trittbedingten Störungen und in der Nährstoffverfügbarkeit des Bodens. Die unterschiedliche Nährstoffverfügbarkeit entsteht durch langfristige Nährstoffentzüge aus Bereichen, in denen das Vieh hauptsächlich weidet sowie durch Nährstoffeinträge in Bereichen, wo das Vieh hauptsächlich ruht und einen grossen Teil seines Dungs hinterlässt (Jewell 2002). Durch gezielte Massnahmen können derartige Nährstofftransfers zwar vermindert werden, doch wegen dem hohen Arbeitsaufwand werden gerade auf hochgelegenen Alpweiden derartige Massnahmen heute kaum mehr durchgeführt (Bätzing 1991, Gindl 1999).

Infolge der heterogenen Störungs- und Nährstoffverteilung tragen Alpweiden oft ein Mosaik unterschiedlicher Vegetationstypen, welche sich in Produktivität, Artenzusammensetzung und Artenvielfalt unterscheiden (Jewell 2002). In Bereichen, die sehr intensiv beweidet werden, verschwinden beweidungsempfindliche Pflanzenarten, so dass die Flora lokal verarmt (Leader-Williams et al. 1987); die Vegetation ist niederwüchsig, mit zahlreichen Rosetten- und Ausläuferpflanzen (Wilmanns 1993). An flachen Stellen und in Stallnähe, wo das Vieh bevorzugt lagert, fallen erhebliche Dungmengen auf sehr kleinen Flächen an; solche Bereiche tragen oft eine hochwüchsige Staudenvegetation mit nitrophilen, wenig störungsempfindlichen Arten (Ellenberg 1996). Bei mässiger Beweidung sind je nach Bodenfeuchtigkeit und Bodenreaktion verschiedene Rasengesellschaften mit einer Vielfalt von Süssgras-, Seggen- und weiteren Krautarten zu finden (Dietl 1995). Schliesslich werden gerade auf ausgedehnten, extensiv beweideten Alpen grosse Teile der Weidefläche vom Vieh kaum genutzt; charakteristisch für solche Bereiche sind artenarme Borstgrasrasen (mit *Nardus sticta*) oder Zwergstrauchheiden, die auf sehr nährstoffarme Böden hinweisen (Jewell 2002).

Die Heterogenität der Vegetation schafft auf Alpweiden eine besondere Situation, wo zahlreiche Pflanzenarten und Pflanzengemeinschaften auf relativ kleinem Raum nebeneinander vorkommen. Zusätzlich zur räumlichen Nähe erleichtern auch die täglichen Bewegungen des Viehs die Ausbreitung der Pflanzenarten (Bakker 1996, Stender et al. 1997). Die ausgeprägte Heterogenität der Vegetation innerhalb einer Weide kann also kaum auf Ausbreitungsbarrieren zurück geführt werden und muss durch Auslese aufgrund lokaler Standortgegebenheiten bedingt sein. Dabei wird der lokale Artenpool, das heisst die Gesamtheit der Arten aus denen diese Auslese von Arten erfolgt, durch verschiedene naturräumliche Faktoren bestimmt (Zobel et al. 1998). Hierzu zählen auf Alpweiden insbesondere Unterschiede in der Höhenlage, der Exposition, beim geologischen Untergrund und der Gründigkeit der Böden.

Die Anwesenheit eines grossen Artenpools, die guten Ausbreitungsmöglichkeiten und die sehr heterogenen Umweltbedingungen führen möglicherweise dazu, dass die lokale Artenzusammensetzung und Artenvielfalt von Alpweiden anders reguliert wird als in homogeneren Systemen wie Mähwiesen oder Ackerbrachen, wo die grundsätzliche Verfügbarkeit von Arten eine grosse Rolle spielt (Foster 2001, Pärtel et al. 1996, Tilman 1997, Zobel und Liira 1997). Als Mechanismen für die lokale Auslese von Pflanzenarten aus einem grossen Artenpool kommen auf Alpweiden insbesondere in

Frage: (a) der direkte Einfluss der Standortbedingungen („Stress" im Sinne von Grime 1973); (b) unterschiedliche Intensität und Art der Konkurrenzbeziehungen aufgrund einer unterschiedlichen Produktivität der Vegetation (Aerts 1999, Goldberg und Novoplansky 1997, Tilman 1987); (c) unterschiedliche Schädigung der Pflanzen, aber auch unterschiedliche Regenerationsmöglichkeiten aufgrund der trittbedingten Störungen (Armesto und Pickett 1985, Foster 2001, Proulx und Mazumder 1998) und (d) unterschiedliche Struktur der Vegetation aufgrund der Dominanz unterschiedlicher Pflanzenarten. Die relative Bedeutung dieser Mechanismen ist unseres Wissens für Alpweiden noch nicht gezielt untersucht worden.

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit der Artenvielfalt der Vegetation auf Alpweiden in der Region Glarner Hinterland-Sernftal. Unsere grundlegende Arbeitshypothese war einerseits, dass die lokale Artenvielfalt (auf Flächen von 1 m^2) eher durch die lokalen Standortbedingungen bestimmt wird als durch die gesamte Artenzahl der Alpbetriebe. Insbesondere erwarteten wir, Zusammenhänge zwischen der lokalen Artenvielfalt und (a) der Nährstoffverfügbarkeit im Boden, (b) Störungen durch Tritt, (c) bestimmten dominanten Pflanzenarten zu finden. Zudem erwarteten wir Zusammenhänge zwischen der Art und Intensität der Nutzung von Alpbetrieben und der Vielfalt ihrer Vegetation auf Betriebsebene. Um diese Hypothesen zu testen und um allfällige Zusammenhänge genauer zu beschreiben, wurde die Artenzusammensetzung der Vegetation von 200 je 1 m^2 grossen Aufnahmeflächen in zehn verschiedenen Alpbetrieben erhoben und mit den vermuteten Einflussfaktoren in Beziehung gebracht.

Methoden

Untersuchungsflächen

Für die Untersuchung wurden zehn Alpbetriebe ausgewählt, die über die gesamte Region Glarner Hinterland-Sernftal verteilt waren (Abb. 1, Tab. 1). Die Alpbetriebe bestanden aus zwei oder drei Teilbetrieben („Stafel") mit einer Grösse von 33 bis 386 ha, welche nacheinander beweidet werden. Mit Ausnahme eines Alpbetriebes beschränkte sich die Untersuchung jeweils auf den oberen Stafel. Die untersuchten Weideflächen lagen daher zwischen 1300 und 2100 m ü. M. Die geologische Gesteinsunterlage besteht in zwei Betrieben aus Verrucano, in fünf aus Flysch und in drei aus Kalkgemisch. Alle Betriebe sind Sömmerungsbetriebe und werden jährlich ungefähr vom 15. Juni bis spätestens dem 30. September durch Rinder, Kühe oder/und Mutterkühe ein- bis zweimal beweidet. Die Bestossungsdichte liegt zwischen 0.11 und 1.19 Normalstössen[1] ha^{-1} (Mittelwert: 0.37). Die Weideflächen werden entweder ausschliesslich als Standweiden (drei Betriebe) oder in einem Rotationssystem (sieben Betriebe) genutzt.

Auf jedem Alpbetrieb wurde ein horizontaler Transekt entlang der längsten Höhenlinie zwischen 1700–1800 m ü. M. festgelegt. Der zweite Transekt verlief ungefähr senkrecht zum ersten vom höchst- zum tiefstgelegenen Weideteil durch das Stallgebäude hindurch (Abb. 1). Entlang aller Transekte wurden zehn Aufnahmeflächen in gleichmässigen Abständen verteilt. Die Distanz zwischen benachbarten Aufnahmeflächen betrug so in Abhängigkeit der Betriebsgrösse zwischen 54 und 108 m. Die Koordinaten und Höhenlage der Mittelpunkte der Untersuchungsflächen wurden mit dem GPS Gerät Trimble (Trimble 1998) auf ± 0.1 m Genauigkeit ausgemessen.

---

[1]Ein Normalstoss entspricht der Beweidung durch eine Kuh während hundert Tagen pro Jahr.

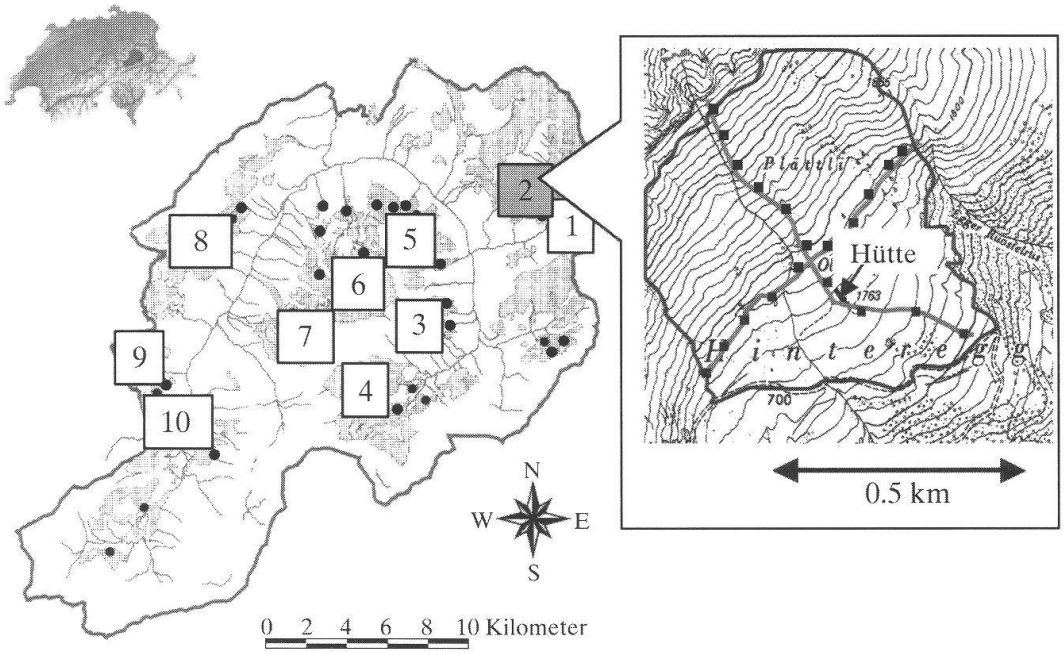


Abb. 1. Untersuchte Alpweiden auf 10 Alpbetrieben (Nummern) im Glarner Hinterland-Sernftal mit je 20 Untersuchungsflächen (Quadrate) entlang von zwei Transekten (dicke Linien im linken Bildausschnitt der Alp Nr. 2).

Felderhebungen

Alle Felderhebungen wurden zwischen dem 30. 6. und dem 26. 8. 2002 durchgeführt. Die Artenzusammensetzung aller Aufnahmeflächen wurde erhoben, indem die Deckung jeder Gefässpflanzenart in neun Klassen (Dietl 1985) geschätzt wurde. Zusätzlich wurde die Gesamtdeckung der Vegetation pro Aufnahmefläche auf 5% Genauigkeit geschätzt. Aus der Flugoptik, so dass die Deckungssumme 100% beträgt wurden jeweils die Deckungsanteile an Gräser, Gehölzarten und Fabaceen bestimmt. Die Nomenklatur richtet sich nach Lauber und Wagner (1998).

Bodenproben (10 mm Durchmesser, 15 cm Tiefe) wurden in den vier Ecken und in der Mitte jeder Aufnahmefläche mit einem Handbohrer entnommen und zu einer Mischprobe vereint. Die Proben wurden bis zur weiteren Verarbeitung luftgetrocknet.

Als Mass für trittbedingte Störungen wurde der durch Tritt geschädigte Flächenanteil (mit aufgerissener Vegetationsdecke) aller Untersuchungsflächen auf einer vierstufigen Skala erhoben (abwesend, < 10%, 10–50%, > 50% der Fläche).

Laboranalysen

Die luftgetrockneten Bodenproben wurden gesiebt (Maschenweite 1 mm). Von jeder gesiebten Probe wurden 500 mg während einer Stunde bei 420° C mit konzentrierter Schwefelsäure und einem Kupfersulfat-Titanoxid-Katalysator aufgeschlossen (modifizierte Kjeldahl-Methode). Die Stickstoff- und Phosphorkonzentrationen der verdünnten Extrakte wurden im *Flow Injection Analyser* (TECATOR) kolorimetrisch bestimmt. Der pH-Wert des Oberbodens wurde mit einer kombinierten Glaselektrode (Marke Metrohm) in einer Suspension aus 100 g gesiebtem Boden und dem 2.5-fachen Volumen einer 0.01-molaren $CaCl_2$-Lösung bestimmt. Ein Teil jeder Bodenprobe

Tab. 1. Charakterisierung der zehn ausgewählten Rindviehalpbetriebe im südlichen Glarnerland.

Alpname	Gemeinde	Weidesystem	Besatzdichte (NST/ha)	Exp.	Höhenlage Min.–max. (m ü.M.)
Riseten	Matt	Umtriebsweide	0.29	W	1599–1877
Hinteregg	Matt	Standweide	0.26	S	1698–1940
Empächli	Elm	Rotationsweide	0.11	E	1603–2058
Erbs	Elm	Rotations-/Standweide	0.11	E	1676–2025
Bergli	Matt	Stand-/Rotationsweide	0.42	E	1491–1752
Nideren	Schwanden	Standweide	0.18	N/NE	1789–1994
Vorderdurnachtal	Rüti	Umtriebsweide	0.21	SW	1659–2130
Bösbächi	Braunwald	Stand-/Umtriebsweide	0.27	NW	1581–1850
Unterfritern	Linthal	Umtriebsweide	1.19	E	1330–1575
Kammer	Linthal	Standweide	0.5	N	1603–1870

wurde im Mörser fein gemahlen; deren gesamter C- und N-Gehalt wurde in 2 mg des Materials mit einem vollautomatischen C/N Analysegerät (LECO 2000) bestimmt. Der so bestimmte gesamte N-Gehalt korrelierte gut mit dem Kjeldahl-N-Gehalt ($r = 0.923$), lag aber durchschnittlich 1.01 mg/100 g darüber. Im Folgenden wird immer der gesamte N-Gehalt verwendet.

Auswertung

Für jede Aufnahmefläche wurde anhand der Vegetationsaufnahmen die Artenzahl als Mass für die lokale Artenvielfalt berechnet. Für jeden der zehn Alpbetriebe wurde die Diversität der Weidevegetation durch vier Grössen quantifiziert: (a) durchschnittliche Artenzahl der 20 Aufnahmeflächen pro Alpbetrieb (dAZ), (b) gesamte Artenzahl der 20 Aufnahmeflächen (GAZ), (c) Verhältnis der durchschnittlichen zur gesamten Artenzahl (dAZ/GAZ), und (d) Beta-Diversität, berechnet als durchschnittliche Euklidische Distanz zwischen den 20 Aufnahmeflächen des Alpbetriebs, das heisst als Mittelwert der euklidischen Distanzen für alle 20×19 Paarvergleiche von Aufnahmeflächen. Diese Distanzen wurden aufgrund der wurzeltransformierten Deckungsgrade aller Pflanzenarten mit dem Programm Mulva 5 (Wildi und Orloci 1996) berechnet.

Unterschiede zwischen den durchschnittlichen Artenzahlen der zehn Alpbetriebe wurden mittels Varianzanalyse getestet. Zusammenhänge zwischen den vier Diversitätsmassen und der topographischen Lage der Betriebe sowie deren Bewirtschaftung (Besatzdichte, Erschliessung, Erreichbarkeit, Höhenlage, Alpfläche) wurden mittels linearer Regression oder Varianzanalyse ermittelt und getestet.

Zusammenhänge zwischen der durchschnittlichen Artenzahl pro Aufnahmefläche und den lokalen Standortbedingungen (Bodenanalysen, gewichtete mittlere ökologische Zeigerwerte der Vegetation (Landolt 1977), Trittstärke, Weidehöhe) wurden mittels quadratischer Regression bestimmt und getestet. Falls der quadratische Term nicht signifikant war, wurde das Modell zu einem linearen Modell vereinfacht.

Diese Auswertung zeigte, dass auch wenn ein hoch signifikanter Zusammenhang zwischen der durchschnittlichen Artenzahl und einer erklärenden Variablen bestand, die Streuung der einzelnen Werte sehr gross war. Ein möglicher Grund ist, dass ein ein-

zelner Faktor in erster Linie bestimmt, wie viele Arten maximal in einer Fläche vorkommen können, während die tatsächliche Artenzahl im Einzelfall aufgrund anderer Faktoren deutlich niedriger sein kann. Unter dieser Annahme sollte ein Zusammenhang zwischen den Standortbedingungen und der maximal möglichen („potentiellen") Artenzahl bestehen. Ob dies der Fall ist, wurde daher für jede erhobene Standortvariable gemäss dem von Braakhekke und Hooftman (1999) vorgeschlagenen Verfahren untersucht: Die 200 Aufnahmeflächen wurden aufgrund der Werte der entsprechenden Standortvariablen in 14 Kategorien mit je 14 oder 15 Flächen eingeteilt. Für jede Kategorie wurde die potentielle Artenzahl als Mittelwert der zweit- und drittgrössten Artenzahl bestimmt. Dies entspricht dem 90%-Perzentil der Artenzahlen der jeweiligen Kategorie; letzteres (und nicht der Höchstwert jeder Kategorie) wurde als Mass für die potentielle Artenzahl verwendet, damit allfällige Extremwerte die Ergebnisse nicht verfälschen (Braakhekke und Hooftman 1999). Die potentiellen Artenzahlen wurden gegen die Klassenmittelwerte der Standortvariablen aufgetragen, und Zusammenhänge wurden mit linearer oder quadratischer Regression bestimmt.

Schliesslich wurden auch noch Beziehungen zwischen Standortbedingungen und Artenpool untersucht. Hierzu wurde der Artenpool in Anlehnung an das Vorgehen von Wisheu und Keddy (1996) definiert als die Gesamtheit der Arten, die in einer Anzahl von Aufnahmeflächen mit ähnlichen Standortbedingungen vorkommen. Konkret wurden die 200 Aufnahmeflächen aufgrund der Werte einer bestimmten Standortvariablen in 10 Kategorien mit je 20 Flächen eingeteilt (diese Klassengrösse entspricht derjenigen bei der Bestimmung der Artenpools der Alpbetriebe). Für jede Kategorie wurden der Mittelwert der Standortvariablen sowie die gesamte Artenzahl der 20 Aufnahmeflächen berechnet; Zusammenhänge wurden mit linearer oder quadratischer Regression bestimmt.

Die Häufigkeit der einzelnen Pflanzenarten in den 200 Vegetationsaufnahmen wurde jeweils als Frequenz (Anteil der Aufnahmeflächen) und mittlere Deckung (Deckungssumme/Vorkommenshäufigkeit) quantifiziert. Zusammehänge zwischen der Artenvielfalt und dem Vorkommen einzelner Pflanzenarten wurden für diejenigen 87 Pflanzenarten untersucht, die in mindestens 5% der Aufnahmen vorkamen. Für jede dieser Pflanzenarten wurde mittels logistischer Regression getestet, ob sie in artenreichen Aufnahmeflächen signifikant häufiger oder weniger häufig vorkam als in artenarmen Aufnahmeflächen. Arten, bei denen dies der Fall war, wurden als Indikatorarten für artenreiche bzw. artenarme Weiden bezeichnet. Für diese Arten wurde in weiteren logistischen Regressionen geprüft, ob ihre Vorkommenswahrscheinlichkeit von den Bodenbedingungen (C-, N-und P-Gehalt, C/N-Verhältnis, pH) abhängt. Alle Auswertungen erfolgten mit dem Statistikprogramm JMP 3.2.2 (SAS Institute Inc., Carey, NC, USA). Einzige Ausnahme war die Berechnung der euklidischen Distanzen, welche wir im Programm Mulva berechneten (Wildi und Orloci 1996).

Ergebnisse

Vielfalt der Vegetation in den zehn Alpbetrieben

Die 200 untersuchten Aufnahmeflächen (1 m^2) enthielten zwischen 3 und 32 Gefässpflanzenarten (Mittelwert ± SD = 16.6 ± 6.0), wobei die Mehrheit der Flächen zwischen 9 und 24 Arten enthielt (Median = 15; Abb. 2). Zwischen den zehn Alpbetrieben (Stafel) bestanden signifikante Unterschiede in der mittleren Artenzahl pro m^2 (Anova, $F = 6.09$, $P < 0.001$). Diese Unterschiede erklärten 22% der Varianz der Arten-

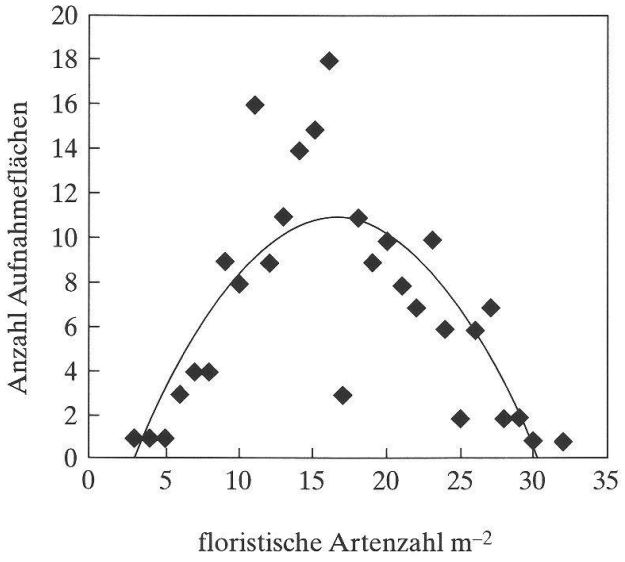


Abb. 2. Häufigkeitsverteilung der Artenvielfalt von 200 Aufnahmeflächen (1 m^2) auf Alpweiden im Glarner Hinterland-Sernftal. Die Punkte geben die Anzahl Flächen mit einer bestimmten Artenzahl an.

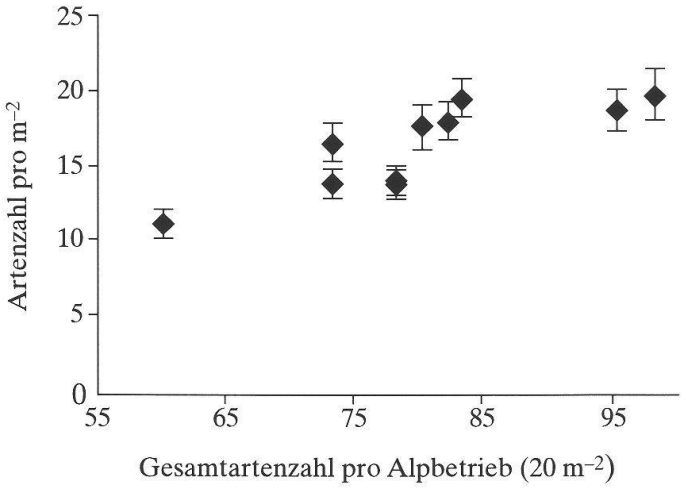


Abb. 3. Zusammenhang zwischen der mittleren floristischen Artenzahl (± Standardfehler) und der gesamten Artenzahl von 20 Aufnahmeflächen pro Betrieb (je 1 m^2) für zehn Alpbetriebe im Glarner Hinterland-Sernftal.

zahlen. Die gesamte Artenzahl der 20 Aufnahmeflächen pro Alpbetrieb betrug durchschnittlich 79.6 ± 9.6 und war mit der mittleren Artenzahl pro m^2 linear korreliert ($r = 0.85$; Abb. 3). Das Verhältnis von mittlerer zu gesamter Artenzahl war darum bei allen Betrieben ähnlich (zwischen 0.18 und 0.24). Die Vielfalt der Pflanzengemeinschaften (Beta-Diversität) unterschied sich ebenfalls relativ wenig zwischen den zehn Alpbe-

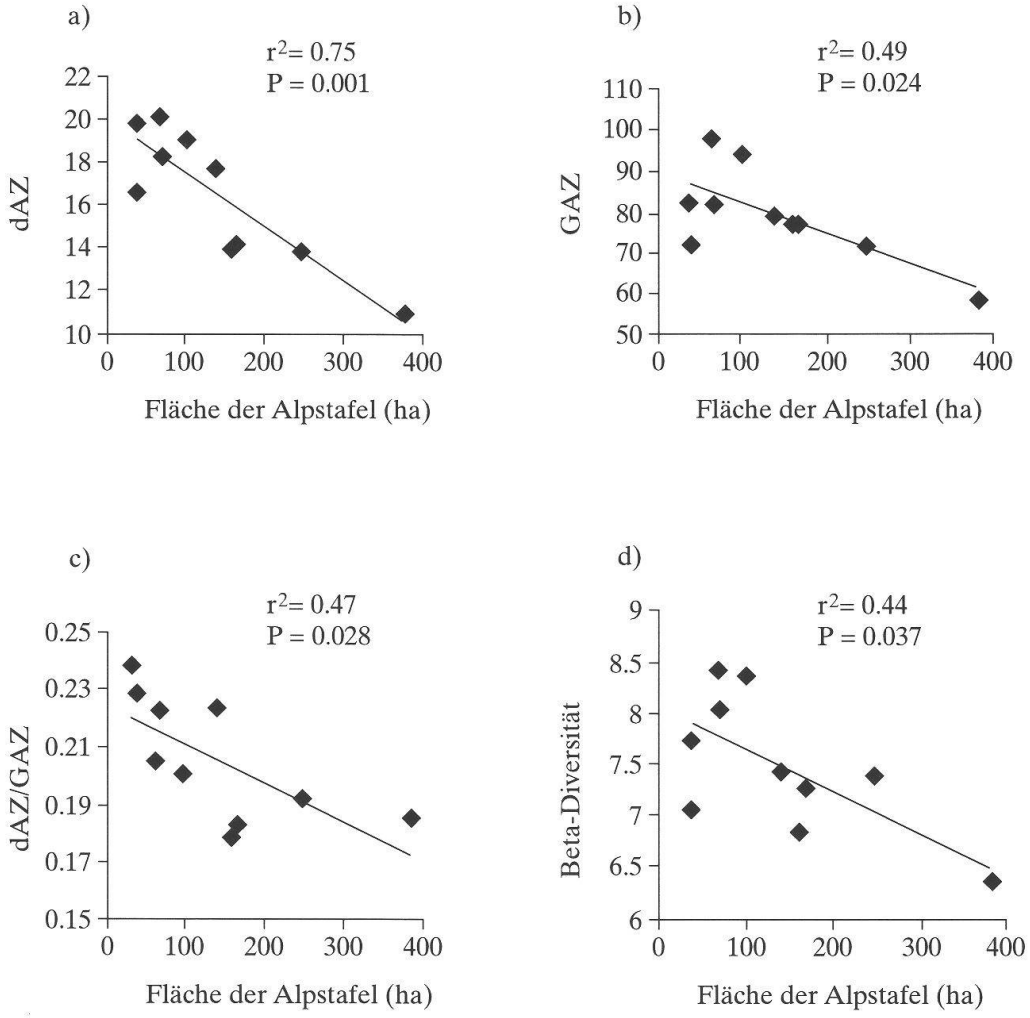


Abb. 4. Zusammenhang der vier Diversitätsmasse (dAZ = mittlere Artenzahl pro m^2; GAZ = gesamte Artenzahl pro 20 m^2; Beta-Diversität = mittlere euklidische Distanz zwischen 20 Aufnahmeflächen à 1 m^2) mit der Weidefläche der 10 Alpstafelbetriebe.

trieben: die mittlere euklidische Distanz zwischen zwei Vegetationsaufnahmen eines gleichen Betriebs lag zwischen 6.4 und 8.4.

Die Vielfalt der Vegetation der zehn Alpbetriebe hing kaum mit deren Lage zusammen und es wurden keine direkten Zusammenhänge zur Bewirtschaftungsweise festgestellt. Insbesondere bestand kein Zusammenhang mit der Tierbesatzdichte, der Höhenlage und der Höhendifferenz der Weide. Dagegen nahmen alle vier Diversitätsmasse mit zunehmender Fläche des Stafels signifikant ab (Abb. 4; Tab. 2). Die Beta-Diversität war zudem geringer bei besserer Erreichbarkeit des Alpbetriebs (kürzerer Weg von Gemeinde, Markt und Hof zum Alpbetrieb); sie hing aber nicht signifikant von der Erschliessung (Qualität des Zufahrtsweges) ab (Tab. 2). Auch die anderen Masse für die Nutzungsintensität (Häufigkeit der Nutzung, mittleres Tiergewicht, Weidesystem) hingen nicht mit der Diversität der Vegetation zusammen (nicht gezeigt).

Tab. 2. Zusammenhang zwischen vier Massen für die Diversität der Vegetation (dAZ = mittlere Artenzahl pro m^2; GAZ = gesamte Artenzahl pro 20 m^2; Beta-Diversität = mittlere euklidische Distanz zwischen 20 Aufnahmeflächen à 1 m^2) und fünf wichtigen Bewirtschaftungsmerkmalen der zehn untersuchten Alpbetriebe. Angegeben sind die r^2-Werte einer linearen Regression bei stetigen Variablen und die F-Werte einer Varianzanalyse bei der klassierten Variablen „Erschliessung". Signifikante Zusammenhänge ($P < 0.05$) werden durch Fettschrift hervorgehoben und der positive bzw. negative Zusammenhang mit (+) bzw. (–) vermerkt.

Bewirtschaftungsmerkmale	dAZ	GAZ	dAZ/GAZ	Beta-Diversität
Besatzdichte	0.14	0.01	0.28	0.00
Erschliessung	*0.86*	*0.24*	*0.30*	*2.14*
Erreichbarkeit	0.39	0.29	0.19	**0.56 (+)**
Höhenlage	0.24	0.04	0.42	0.11
Weidefläche	**0.75 (–)**	**0.49 (–)**	**0.47 (–)**	**0.44 (–)**

Einfluss von Bodenbedingungen und Störungen auf die lokale Artenvielfalt

Die 200 Aufnahmeflächen unterschieden sich markant in den Bodenbedingungen. Der pH-Wert des Oberbodens betrug zwischen 3.5 und 7, der P-Gehalt zwischen 0.04 und 5.0 mg/g, der gesamte N-Gehalt zwischen 2.3 und 21.3 mg/g, und der C-Gehalt zwischen 26.1 und 277 mg/g. Dementsprechend unterschiedlich waren auch die C/N-Verhältnisse (8.29–15.04). In Übereinstimmung mit diesen Ergebnissen waren die mittleren Nährstoff-Zeigerwerte der Vegetation (N-Zahlen) sehr unterschiedlich, mit Werten von 1.9 bis 4.6 (Gesamtdurchschnitt = 2.9). Die mittleren Feuchtigkeits-Zeigerwerte der Vegetation (F-Zahlen) wiesen auf frische bis feuchte Bedingungen hin (zwischen 2.6 und 4), während die mittleren Reaktions-Zeigerwerte (R-Zahlen) saure bis relativ basenreiche Böden anzeigten (zwischen 2 und 3.7). Durch Tritt waren 37% der Aufnahmeflächen beschädigt. Die meisten dieser Variablen unterschieden sich signifikant zwischen den zehn Alpbetrieben (Einzelergebnisse nicht dargestellt).

Die Standortvariablen korrelierten teilweise untereinander (Tab. 3): der Boden-pH war negativ mit den N- und C-Gehalten korreliert. Die N- und C- Gehalte waren stark, die N- und P-Gehalte schwach positiv miteinander korreliert. Das C/N-Verhältnis korrelierte positiv mit dem C-Gehalt und tendenziell auch mit dem N-Gehalt, jedoch tendenziell negativ mit dem P-Gehalt. Die N-Zahl korrelierte sowohl mit der R- als auch mit der F-Zahl positiv. Die N- und R-Zahlen korrelierten negativ mit dem C/N-Verhältnis, tendenziell negativ mit dem C- und N-Gehalt und tendenziell positiv mit dem P-Gehalt und pH. Die Meereshöhe der Aufnahmeflächen und die Intensität der Trittschäden waren mit keiner der anderen Standortvariablen signifikant korreliert.

Mit der Gesamtheit der erhobenen Standortvariablen (Tab. 3) konnten in einer multiplen linearen Regression 36% der Varianz in den Artenzahlen der 200 Aufnahmeflächen erklärt werden ($P < 0.0001$). Die Beziehungen zwischen der Artenzahl und den einzelnen Standortvariablen waren stets schwach, aber doch in einigen Fällen signifikant (Abb. 5). Die Artenzahl nahm im Durchschnitt mit steigendem P-Gehalt ab und mit erhöhtem Boden-pH zu (Abb. 5a, e), während die Beziehungen zum N-Gehalt und C-Gehalt am ehesten durch quadratische Funktionen beschrieben wurden (Abb. 5b, c). Die Artenzahl hing weder mit dem C/N-Verhältnis noch mit der R-Zahl der Vegetation zusammen (Abb. 5d, f). Die Beziehung der Artenzahl zur F-Zahl der Vegetation war linear negativ (Abb. 5g), diejenige zur N-Zahl dagegen unimodal

Tab. 3. Korrelationsmatrix mit Pearson-Korrelationskoeffizienten für die Zusammenhänge zwischen zehn Standortfaktoren beim Vergleich der 200 Untersuchungsflächen auf Alpweiden. Signifikante Korrelationen ($P < 0.05$) werden durch Fettschrift hervorgehoben. Höhe = Höhenlage der Aufnahmefläche; pH = pH-Wert des Oberbodens (0–15 cm); Ptot, Ntot, Ctot = Konzentrationen von P, N und C im Oberboden; F-Zahl, R-Zahl, N-Zahl = mittlere Zeigerwerte (F, R, N) der Vegetation gemäss Landolt (1977), Tritt = durch Viehtritt geschädigter Flächenanteil.

	Höhe	pH	Ptot	Ntot	Ctot	C/N	F-Zahl	R-Zahl	N-Zahl
pH	–0.24								
Ptot	–0.20	–0.22							
Ntot	0.01	**–0.41**	**0.47**						
Ctot	0.11	**–0.45**	0.34	**0.95**					
C/N	0.30	–0.26	–0.24	0.23	**0.51**				
F-Zahl	0.00	–0.08	0.29	0.02	–0.04	–0.22			
R-Zahl	–0.22	**0.50**	0.02	–0.24	–0.33	**–0.41**	0.17		
N-Zahl	–0.24	0.35	0.17	–0.19	–0.31	**–0.48**	**0.60**	**0.63**	
Tritt	–0.16	0.22	–0.01	–0.25	–0.27	–0.18	–0.03	0.19	0.12

(Abb. 5h). Zwischen der Artenzahl und der Höhenlage der Weiden konnte kein Zusammenhang festgestellt werden, genauso wie mit der Intensität der Trittschäden.

Der Verlauf der potentiellen Artenzahl in Abhängigkeit der verschiedenen Standortvariablen ähnelte in allen Fällen dem Verlauf der durchschnittlichen Artenzahl (Abb. 5): unimodaler Zusammenhang mit dem C- und N-Gehalt sowie der N-Zahl, mit maximaler Artenvielfalt bei einer N-Zahl von 2.8; positiver Zusammenhang mit dem pH-Wert; negativer Zusammenhang mit dem P-Gehalt sowie der F-Zahl; kein klarer Zusammenhang mit der R-Zahl.

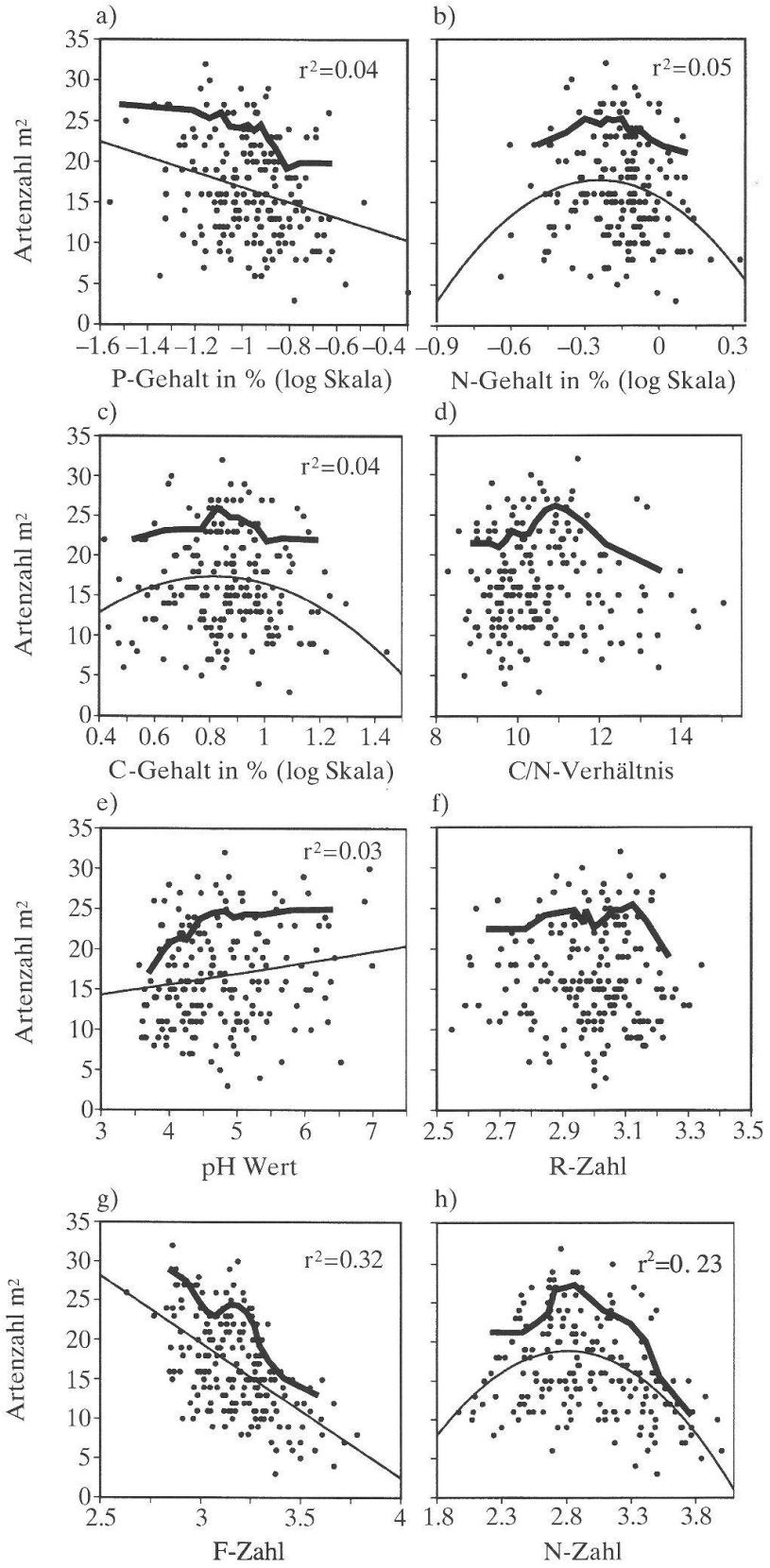
Zwischen Artenpool und Standortbedingungen wurden in fünf Fällen signifikante Zusammenhänge gefunden (Abb. 6): Unimodale Beziehungen des Artenpools zum P-Gehalt, N-Gehalt und C-Gehalt des Bodens sowie zur N-Zahl der Vegetation und eine abnehmende lineare Beziehung zur F-Zahl der Vegetation.

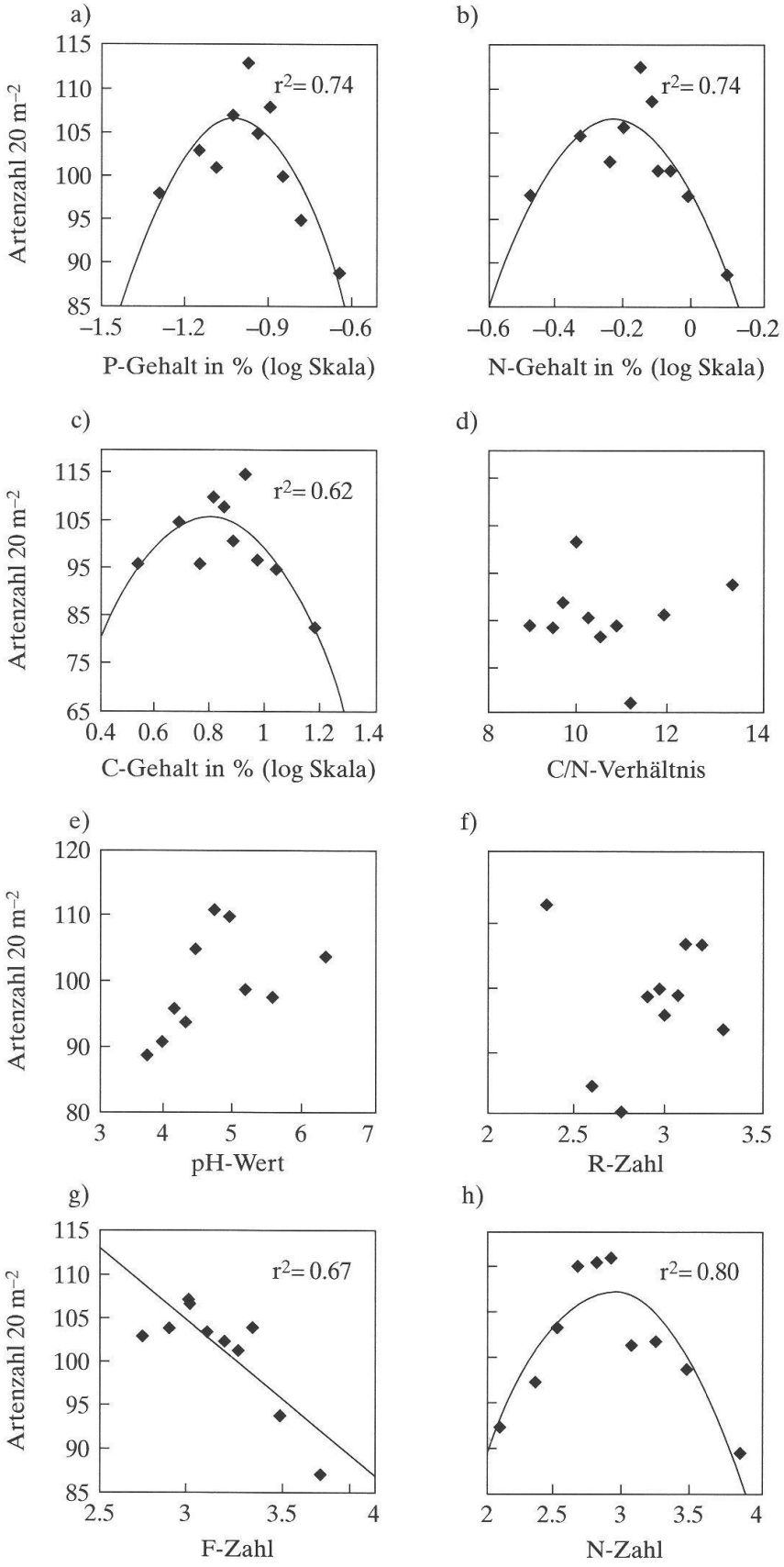
Floristische Zusammensetzung und Artenvielfalt

Insgesamt wurden 164 Gefässpflanzenarten in den Vegetationsaufnahmen registriert. Hiervon kamen 78 Arten in weniger als 5% der 20 Aufnahmeflächen vor. Demgegenüber wurden nur 16 Arten in mehr als 25% der Aufnahmeflächen gefunden und nur sechs Arten in mehr als 40% der Aufnahmeflächen (Abb. 7).

Von den sechs häufigsten Arten war *Nardus stricta* mit 19% mittlerer Deckung auch dominant und *Alchemilla vulgaris* sowie *Deschampsia caespitosa* waren mit 4%

Abb. 5. Zusammenhang zwischen der floristischen Artenzahl pro Aufnahmefläche (1 m^2) und den lokalen Standortsbedingungen: (a) totaler P-Gehalt des Oberbodens (0–15 cm), (b) totaler N-Gehalt, (c) totaler C-Gehalt, (d) C/N-Verhältnis, (e) pH-Wert des Oberbodens, (f) mittlere R-Zahl der Vegetation, (g) mittlere F-Zahl und (h) mittlere N-Zahl. Als dünne Linie ist in jeder Graphik der Verlauf der durchschnittlichen Artenzahl eingezeichnet (lineare oder quadratische Regression, nur wenn signifikant), als fette Linie der Verlauf der potentiellen Artenzahl (90%-Perzentile von 14 Klassen).


a)
b)
c)
d)
e)
f)
g)
h)
Artenzahl m²
r²=0.04
r²=0.05
r²=0.04
r²=0.03
r²=0.32
r²=0. 23
P-Gehalt in % (log Skala)
N-Gehalt in % (log Skala)
C-Gehalt in % (log Skala)
C/N-Verhältnis
pH Wert
R-Zahl
F-Zahl
N-Zahl


a)
b)
c)
d)
e)
f)
g)
h)
Artenzahl 20 m^{-2}
r^2= 0.74
r^2= 0.74
r^2= 0.62
r^2= 0.67
r^2= 0.80
P-Gehalt in % (log Skala)
N-Gehalt in % (log Skala)
C-Gehalt in % (log Skala)
C/N-Verhältnis
pH-Wert
R-Zahl
F-Zahl
N-Zahl

bzw. 6% mittlerer Deckung oft subdominant oder dominant. *Potentilla erecta*, *Trifolium pratense* und *Ranunculus acris* dagegen deckten im Mittel nur 1.6% bis 3.4% und erreichten nur selten Deckungswerte über 10%. Neun der zwölf am seltensten gefundenen Arten (nur in 1–2 Flächen) deckten stets unter 1% der Aufnahmefläche, kamen also nur in wenigen Einzelpflanzen vor. Von den zehn Pflanzenarten mit grösster mittlerer Deckung (über 10%) war einzig *Nardus stricta* auch sehr häufig. Die restlichen Arten kamen in weniger als 25% der Aufnahmeflächen vor. Es waren dies *Poa supina*, *Festuca arundinacea*, *Carex ferruginea*, *Rumex alpinus*, *Carex davalliana*, *Ranunculus aconitifolius*, *Rhododendron ferrugineum* und *Calluna vulgaris*, alles Charakterarten von extremen Standorten; entweder von sehr stark genutzten, nährstoffreichen Weideflächen bzw. Lägerfluren oder von sehr mageren oder von nassen Standorten. Einzige Ausnahme war *Dactylis glomerata*, eine Charakterart von typischen, ertragsstarken Alpweidegesellschaften wie *Cynosuretum cristati* oder *Crepido-Festucetum*.

Aufgrund von logistischen Regressionen erwiesen sich fünf Pflanzenarten als Indikatoren für artenarme Alpweiden, da sie im Vergleich der 200 Aufnahmeflächen bei erhöhter Artenvielfalt signifikant weniger häufig vorkamen (Tab. 4). Alle fünf Arten gelten als Charakterarten von nährstoffreichen Weiden, Läger- oder Trittrasengesellschaften. Tatsächlich nahm ihre Vorkommenshäufigkeit mit zunehmendem P-Gehalt des Bodens zu und mit zunehmendem C/N-Verhältnis ab, allerdings nur zum Teil signifikant (Tab. 4). Die Zusammenhänge mit C- und N-Gehalt sowie pH-Wert waren uneinheitlich (Tab. 4).

Mit derselben Methode erwiesen sich 36 der 87 getesteten Pflanzenarten als Indikatorarten für artenreiche Alpweiden (Tab. 5). Sechs dieser Pflanzenarten waren in Flächen mit hohem Phosphor-Gehalt des Boden signifikant weniger häufiger als unter phosphorarmen Bedingungen; bei den übrigen 30 Arten war der Zusammenhang zwischen Vorkommen und P-Gehalt nicht signifikant, aber öfter negativ als positiv (Tab. 5). Die Zusammenhänge zwischen der Vorkommenshäufigkeit der 36 Arten und dem C- oder N-Gehalt des Bodens, C/N-Verhältnis und Boden-pH waren wiederum uneinheitlich (Tab. 5).

Diskussion

Lokale Artenvielfalt und Artenpool der Alpbetriebe

Die zehn untersuchten Alpbetriebe unterschieden sich deutlich sowohl in der mittleren als auch in der gesamten Artenzahl der 20 Aufnahmeflächen von 1 m^2. Die Betriebe mit der höchsten gesamten Artenzahl hatten auch durchschnittlich doppelt so artenreiche Aufnahmeflächen wie der Betrieb mit der niedrigsten gesamten Artenzahl. Wir gehen davon aus, dass die gesamte Artenzahl der 20 Aufnahmeflächen als relatives Mass für die tatsächliche Gesamtartenzahl der Weideflächen des Betriebs (dessen „Artenpool") betrachtet werden kann, da die Aufnahmeflächen systematisch so gelegt

---

Abb. 6. Zusammenhang zwischen dem berechneten Artenpool (gesamte Artenzahl von 20 Aufnahmeflächen von je 1 m^2) und den lokalen Standortbedingungen (Mittelwerte der 20 Aufnahmeflächen): (a) totaler P-Gehalt des Oberbodens (0–15 cm), (b) totaler N-Gehalt, (c) totaler C-Gehalt, (d) C/N-Verhältnis, (e) pH-Wert des Oberbodens, (f) mittlere R-Zahl der Vegetation, (g) mittlere F-Zahl und (h) mittlere N-Zahl. Eine Regressionslinie (linear oder quadratisch) wurde eingezeichnet, wenn die Beziehung signifikant war ($p < 0.05$).

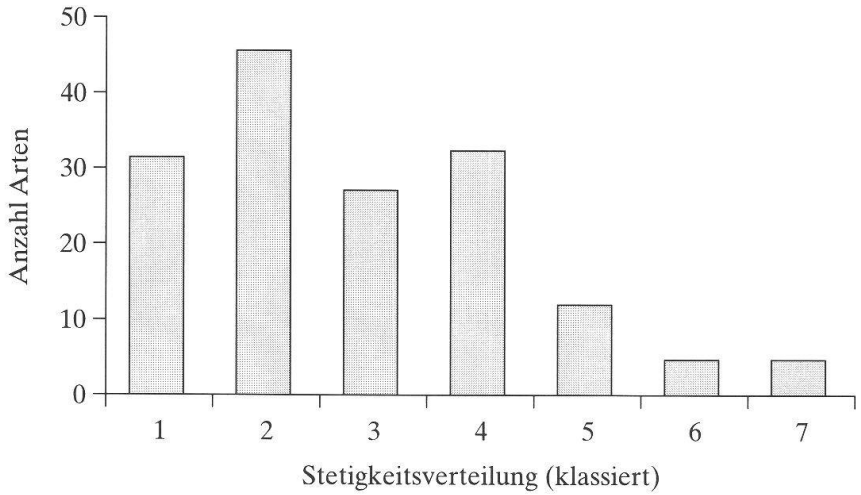


Abb. 7. Stetigkeitsverteilung der 164 Gefässpflanzenarten in den 20 Aufnahmeflächen (je 1 m^2). Die Stetigkeitsklassen sind 1 = bis 1% der Flächen, 2 = 1–5%, 3 = 5–10%, 4 = 10–20%, 5 = 20–30%, 6 = 30–40%, 7 = über 40% der Flächen.

Tab. 4. Pflanzenarten, die in artenarmen Aufnahmeflächen am häufigsten waren und Abhängigkeit ihres Vorkommens von den lokalen Bodenbedingungen. Angegeben sind jeweils die Chi^2-Werte von logistischen Regressionen zwischen dem Vorkommen der Arten und der Artenzahl der Vegetation bzw. den Bodenvariablen, sofern die Beziehungen signifikant waren ($P < 0.05$). Positive Vorzeichen der Chi^2-Werte bedeuten eine zunehmende Vorkommenswahrscheinlichkeit der Art mit zunehmenden Werten für die Artenzahl bzw. Bodenbedingungen und negative Vorzeichen eine abnehmende Vorkommenswahrscheinlichkeit. Bei nicht-signifikanten Beziehungen wurde durch Vorzeichen angegeben, ob tendenziell die Vorkommenswahrscheinlichkeit positiv oder negativ mit der entsprechenden Bodenvariablen zusammenhing.

Pflanzenarten	Artenzahl	Ptot	Ntot	Ctot	C/N	pH
Rumex alpinus	–26.18	+23.91	+	+	–14.31	–
Poa supina	–16.69	+4.02	+	+	–	–
Senecio alpinus	–12.52	+	–	–	–5.18	+
Phleum pratense	–10.34	–5.08	–8.16	–8.50	–	+14.14
Ranunculus acris	–5.63	+	–	–	–8.90	+13.94

wurden, dass sie die Vielfalt der Vegetation möglichst gut repräsentieren. Die mittlere Artenzahl der Aufnahmeflächen (nachfolgend als lokale Artenzahl bezeichnet) war mit diesem Artenpool stark positiv korreliert. Dieses Ergebnis stimmt überein mit demjenigen zahlreicher anderer Untersuchungen, welche positive Korrelationen zwischen Artenpool und lokaler Artenzahl (meist auf 1 m^2 grossen Flächen) fanden (DeForest Safford et al. 2001, Gough et al. 1994, 2000, Grace 2001, Liira und Zobel 2000, Pärtel et al. 1996, Wisheu und Keddy 1996, Zobel und Liira 1997). Diese Korrelationen sind sehr unterschiedlich interpretiert worden. Für einige Autoren sind sie ein Zeichen dafür, dass die lokale Artenvielfalt durch den verfügbaren Artenpool

Tab. 5. Pflanzenarten, die in artenreichen Aufnahmeflächen signifikant häufiger vorkamen als in artenarmen Aufnahmeflächen, mit der Abhängigkeit ihres Vorkommens von den lokalen Bodenbedingungen. Angegeben sind jeweils die Chi^2-Werte von logistischen Regressionen zwischen dem Vorkommen der Arten und der Artenzahl der Vegetation bzw. den Bodenvariablen, sofern die Beziehungen signifikant waren ($P < 0.05$). Für weitere Erläuterungen siehe Legende zu Tab. 4.

Pflanzenarten	Artenzahl	Ptot	Ntot	Ctot	C/N	pH
Rhinanthus alectorolophus	52.00	–	–	–	+	11.09
Trifolium pratense	51.27	–5.28	–9.05	–11.68	–5.99	19.17
Festuca rubra s. latissima	34.49	+	–	–	–	23.72
Lotus corniculatus	33.70	–	–	+	+	+
Leucanthemum vulgaris	33.57	–	–	–	–	18.99
Sesleria caerulea	33.49	–7.73	+	+	+	–4.71
Plantago lanceolata	32.90	–	–	–	–	10.72
Prunella vulgaris	32.90	–	–	–	–7.83	10.72
Festuca violacea	29.84	–	+	+	+	–
Polygonum viviparum	29.59	–6.40	–	–	–9.21	+
Galium anisophyllon	29.48	–	+	+	+	–
Rumex arifolius	29.34	–	–	–	–	+
Polygala alpestris	28.10	–	+	+	–	8.54
Thymus serpyllum	22.09	+	–	–	–	14.44
Leontodon hispidus	20.00	–10.54	–15.44	–13.56	+	19.23
Luzula sudetica	18.05	–	+	+	6.2	–6.29
Potentilla erecta	17.02	–	5.45	9.29	9.45	–18.06
Pulsatilla alpina	13.73	+	–	+	–	–
Anthyllis vulneraria ssp. *alpina*	13.64	–	–	–	+	15.46
Crepis aurea	13.62	–	–13.78	–14.14	–	+
Briza media	13.15	–	+	+	+	+
Poa alpina	12.39	–9.72	–5.3	–8.27	+	+
Helianthemum nummularium	11.58	–	+	+	–	+
Luzula multiflora	11.58	–	+	+	+	–
Homogyne alpina	11.51	–	+	4.34	11.24	–7.72
Carex pilulifera	11.20	+	–	–	+	–
Euphrasia minima	10.50	+	–	–	+	–5.76
Trifolium thalii	10.44	+	+	–	–11.95	+
Hieracium murorum	10.17	–	–	–	–	11.03
Campanula barbata	9.82	–	+	+	+	–7.98
Gentiana ciliata	8.75	–	+	+	8.28	–
Cirsium spinosissimum	7.85	–	4.79	8.03	10.19	–11.97
Vaccinium uliginosum ssp. *gaultherioides*	7.43	–5.62	+	+	+	–
Alchemilla conjuncta	7.03	–	+	+	–	–
Phleum alpinum raeticum	6.85	+	–	–	–	–
Dactylorhiza maculata	6.78	–	+	+	+	–

bestimmt wird und nicht durch zwischenartliche Interaktionen (Liira und Zobel 2000, Zobel und Liira 1997). Gemäss dieser Auffassung ergibt sich die Artenzusammensetzung eines Quadrates durch einen „neutralen" Selektionsprozess aus dem Artenpool, z.B. durch einen undifferenzierten Artenturnover („Artenkarussell"; Rusch und Van

der Maarel 1992, Zobel et al. 1994). Andere Autoren argumentieren, dass die Kausalität auch umgekehrt sein könnte: Die durch zwischenartliche Interaktionen (mit)bestimmte Artenvielfalt jedes einzelnen Quadratmeters einer Pflanzengemeinschaft könnte bestimmen, wie viele Arten insgesamt in der Gemeinschaft vorkommen (Herben 2000). Schliesslich wurde in einigen Untersuchungen gezeigt, dass auch bei einer stark positiven Korrelation zwischen lokaler Artenzahl und Artenpool die relative Artenzahl eines Quadrats (Verhältnis von lokaler Artenzahl zu Artenpool) signifikant mit bestimmten Standortbedingungen zusammenhängen kann, z.B. der Produktivität (DeForest Safford et al. 2001), dem pH (Gough et al. 2000) oder der Art und Intensität der Störungen (Wagner et al. 2000).

Die Besonderheit unserer Untersuchung bestand darin, dass wir den Artenpool pro Alpbetrieb bestimmten. Diese Betriebe sind administrative und nicht ökologische oder geographische Einheiten, und sie enthalten eine Vielfalt unterschiedlicher Vegetationstypen. Die deutliche Differenzierung zwischen den Vegetationstypen einer Alpweide (Bohner et al. 1999, Jewell 2002, Park 1984) bedeutet, dass die Artenzusammensetzung einer kleinen Fläche nicht aufgrund von einem „neutralen" Selektionsprozess zustande kommen kann. Der Artenpool eines Betriebes bestimmt zwar, welche Pflanzenarten überhaupt in irgendeiner Aufnahmefläche des Betriebes vorkommen können. Welche dieser Arten aber tatsächlich vorkommen, muss wenigstens teilweise durch lokale Bedingungen reguliert werden, wie abiotische Stressfaktoren, Konkurrenz oder andere Interaktionen, Störungen und Regenerationsnischen (Grime 1973, Grubb 1977, Van der Maarel et al. 1995). Dass dennoch ein starker positiver Zusammenhang zwischen lokaler Artenzahl und Artenpool bestand, könnte daran liegen, dass ein hoher Anteil der Pflanzenarten nur in sehr wenigen Aufnahmeflächen vorkam. So wurden 48% der Pflanzenarten in weniger als 5% der untersuchten Flächen gefunden. Ähnliches ist aus anderen Alpweideuntersuchungen bekannt (Wiedmer et al. 2001, Wipf 1999). Wo sie vorkamen, trugen solche seltenen Arten gleichermassen zur lokalen Artenzahl und zum Artenpool bei.

Gemäss Wagner et al. (2000) ist das Verhältnis der lokalen Artenzahl (pro m^2) zum Artenpool um so grösser, je weniger Störungen eine Vegetation erfährt. Falls wir annehmen, dass die Besatzdichte ein Mass für die durchschnittliche Intensität der weidebedingten Störungen darstellt, so sollte das Verhältnis der lokalen Artenzahl zum Artenpool bei Alpbetrieben mit geringer Besatzdichte höher sein als bei denjenigen mit hoher Besatzdichte. Dies entspricht jedoch nicht unseren Ergebnissen (Tab. 3). Im Gegensatz zur vorliegenden Untersuchung arbeitete Wagner (1999) im Tiefland, wo nutzungsbedingte Störungen ganze Flächen relativ einheitlich betreffen. Auf Alpweiden hingegen sind die Störungen räumlich sehr heterogen verteilt. Gerade Alpbetriebe mit geringer Besatzdichte werden meist als Standweiden bewirtschaftet, auf denen das Vieh einige Bereiche sehr intensiv und andere fast gar nicht nutzt (Jewell 2002). Die durchschnittliche Störungsintensität und die Variation der Störungsintensität hängen also in entgegengesetzter Weise von der Besatzdichte ab, so dass sich deren Auswirkungen auf das Verhältnis der lokalen Artenzahl zum Artenpool gegenseitig aufheben dürften.

Einfluss der Standortfaktoren auf die lokale Artenvielfalt

Von den untersuchten Standortfaktoren hingen die mittleren F- und N-Zeigerwerte der Vegetation (F-Zahl und N-Zahl; Landolt 1977) am deutlichsten mit der lokalen Artenvielfalt zusammen. Die Art der Beziehungen (linear bei der F-Zahl, unimodal bei der N-Zahl) entspricht den Beziehungen, die in zahlreichen anderen Untersuchungen

gefunden wurden (Bollens et al. 1998, Kunzmann et al. 1985). In ähnlicher Weise fand Visser et al. (2000) negative Korrelationen zwischen dem Bodenwassergehalt und der Artenzahl sowie unimodale Beziehungen zwischen Biomasseproduktion und Artenzahl (Al-Mufti 1977, Liira und Zobel 2000, Smith und Rushton 1994, Wisheu und Keddy 1989, Zobel und Liira 1997).

Die starke negative Korrelation mit der F-Zahl in unserer Untersuchung war deshalb unerwartet, weil alle Aufnahmeflächen in Weiden lagen und keine eigentlichen Feuchtgebiete einschlossen. Tatsächlich befanden sich unter den Pflanzenarten, die in mehr als fünf der 20 Aufnahmeflächen mit höchsten F-Zahlen vorkamen nur zwei Feuchtgebietsarten (*Trollius europaeus* und *Carex nigra*). Die anderen Arten waren mehrheitlich Nährstoffzeiger (Fettwiesen- oder Lägerflurarten). Hieraus ist zu folgern, dass die geringe Artenzahl der Flächen mit hohen F-Zahlen nicht auf Bodennässe zurückzuführen ist, sondern auf die Dominanz der Nährstoffzeiger. Die hohen F-Zahlen sind damit zu erklären, dass viele Pflanzenarten des Berggebiets im Schweizer Mittelland vor allem an Feuchtstandorten vorkommen. Zudem kann eine Pflanze bei hoher Nährstoffverfügbarkeit trockenere Böden besiedeln, als ihrem F-Zeigerwert entsprechen würde (Landolt 1977). Je mehr solche Nährstoffzeiger auf den Untersuchungsflächen dominieren, je artenärmer also die Vegetation ist, desto mehr wird die F-Zahl der Vegetation durch die hohen F-Zeigerwerte der dominanten Arten bestimmt. In diesem Sinne muss der negative Zusammenhang zwischen Artenvielfalt und F-Zahl vermutlich als Artefakt betrachtet werden.

Es ist nicht unwahrscheinlich, dass auch der unimodale Zusammenhang zwischen Artenvielfalt und N-Zahl der Vegetation einen vergleichbaren Artefakt darstellt. Besonders artenarme Flächen waren in unserer Untersuchung solche, die entweder durch *Nardus stricta* (N-Zeigerwert = 2) oder durch die erwähnten Nährstoffzeiger (N-Zeigerwert = 4 oder 5) vollkommen beherrscht wurden. Als Ergebnis haben solche Flächen eine niedrige oder eine hohe N-Zahl. Je artenreicher die Vegetation ist, desto mehr Arten mit anderen N-Zeigerwerten kommen hinzu, so dass der Mittelwert (N-Zahl) in der Nähe von 3 zu liegen kommt. Eine mittlere N-Zahl kann also die Folge einer hohen Artenvielfalt sein, und die unimodale Beziehung zur Artenzahl kann darum nicht ohne weiteres als Nachweis einer unimodalen Beziehung zwischen Biomasseproduktion und Artenzahl interpretiert werden.

Die Artenvielfalt der Vegetation hing nur sehr schwach mit dem P-Gehalt des Bodens zusammen. Dieses Ergebnis unterscheidet sich von demjenigen von Janssens et al. (1998), welche für eine grosse Anzahl von unterschiedlich bewirtschafteten Dauerwiesen und -weiden im Flachland einen sehr klaren negativen Zusammenhang zwischen Phosphorgehalt des Bodens und Artenzahl fanden. Allerdings wurde dieser Zusammenhang vor allem durch einige wenige Flächen mit extrem hohen P-Gehalten bestimmt. Da in der Arbeit von Janssens et al. (1998) nicht der gesamte, sondern der verfügbare P-Gehalt im Boden gemessen wurde, ist ein direkter Vergleich der Phosphorgehalte mit denjenigen aus unserer Untersuchung nicht möglich. Immerhin haben auch wir die höchsten Artenzahlen bei niedrigen P-Gehalten gefunden. Zudem bestand ein Zusammenhang zwischen dem bevorzugten Vorkommen von Pflanzenarten in artenarmen bzw. artenreichen Flächen und deren Vorkommen auf P-reichen bzw. P-armen Böden (Tab. 4, 5).

Dass die lokale Artenvielfalt keinen deutlicheren (negativen) Zusammenhang mit dem P-Gehalt des Bodens aufwies, liegt vermutlich am direkten Einfluss der Beweidung. Diese konzentriert sich in der Regel auf Flächen mit hohem P-Gehalt (Jewell 2002). Aus anderen Untersuchungen ist bekannt, dass Beweidung auf nährstoffreichen

Flächen die Artenvielfalt häufig erhöht, bzw. dass Beweidung in Kombination mit Düngung nicht zur gleichen Abnahme der Artenzahl führt wie Düngung allein (Gough und Grace 1998, Proulx und Mazumder 1998). Mehrere Gründe können hierfür verantwortlich sein: Beweidung reduziert die Grösse der Pflanzen und erhöht die Sprosszahl pro Flächeneinheit, was eine höhere Diversität ermöglicht (Stevens 1999, Stevens und Carson 1999, Zobel und Liira 1997). Beweidung verhindert die Akkumulation von Pflanzenstreu, welche oft für die Keimlingsetablierung und somit für die Diversität begrenzend ist (Carson und Peterson 1990, Facelli und Pickett 1991, Foster und Gross 1998, Lenssen et al. 2000). Zudem sorgt Beweidung für offene Bodenstellen, wo Samen keimen können (Ellenberg 1996, Grubb 1977). Von all diesen Effekten ist bekannt, dass sie für die Artenvielfalt bedeutsam sind, und sie könnten auch auf den von uns untersuchten Alpweiden relevant sein. Flächen, auf denen ein hoher P-Gehalt mit geringer Beweidung kombiniert waren (Lägerfluren), trugen denn auch die artenärmste Vegetation des Gebiets.

Schwierig zu erklären sind die unimodalen Zusammenhänge zwischen Artenzahl und C- und N-Gehalt. Dabei ist zu beachten, dass der totale N-Gehalt des Bodens kein gutes Mass für die Stickstoff-Verfügbarkeit darstellt. Denn bei einem hohen Anteil an organischem Material im Boden, wie dies in Alpweidenböden wegen dem tiefem pH-Wert und dem kühlem Klima häufig der Fall ist (Swift et al. 1979), deutet ein hoher N-Gehalt auf die Akkumulation von Stickstoff in organischer Form hin. Dieser Stickstoff ist wegen dem gehemmten mikrobiellen Abbau für die Pflanzen weitgehend nicht verfügbar. Ein besseres Mass für die Stickstoff-Verfügbarkeit ist darum in der Regel das C/N-Verhältnis.

Zusammenhang Fläche der Alpstafel und Artenvielfalt

Interessant waren die deutlich negativen Korrelationen aller vier Diversitätsmasse (lokale Artenzahl, Gesamtartenzahl, deren Verhältnis, Beta-Diversität) mit der Grösse der Alpflächen. Dies kann aber damit zusammenhängen, dass auf kleinflächigen Alpstafeln durch Randeffekte mehr Arten von angrenzenden Pflanzengesellschaften einwandern oder mit den Weidetieren mittransportiert werden, als auf grossen Alpstafeln. Dort ermöglicht der Weidegang lediglich eine Umverteilung der Pflanzenarten innerhalb der Alpweidefläche. Diese Hypothese baut auf der Annahme auf, dass der einzelne Alpstafel betreffend seinem Artenpool abgeschlossen ist von den umgebenden Stafeln und quasi eine Insel bildet (Whittaker 1977). Dieser Effekt wurde nur teilweise durch die Analyse der differenzierenden Pflanzenarten der kleinsten und grössten Alpstafel bestätigt: Unter den 38 Arten, die nur auf den kleinsten Alpstafeln vorkamen, befanden sich 12 Waldrand- und Hochstaudenarten. Dies würde für die Hypothese einer Einwanderung vom Rand her sprechen. Andererseits deuteten sieben Pflanzenarten von Schutt- und Felsgesellschaften auf spezielle Standortbedingungen hin, die ebenfalls zur höheren Artenzahl beigetragen haben. Ausserdem fehlt auf den kleineren Alpstafeln *Nardus stricta*, die auf den grössten Alpstafeln in 72% der Aufnahmeflächen vorkommt und oft durch die dichten Rasen ein Ansiedeln vieler Arten verunmöglicht.

Schlussfolgerungen

Im Vergleich zu unseren ursprünglichen Hypothesen fanden wir einen deutlich stärkeren Zusammenhang zwischen lokaler Artenvielfalt und Artenpool der Betriebe als erwartet. Diese Zusammenhänge können jedoch nicht aufgrund ähnlicher Standortbedingungen oder Nutzungsfaktoren erklärt werden. Denn die Zusammenhänge

zwischen der lokalen Artenvielfalt und den Standortbedingungen sowie zwischen der Vielfalt auf Betriebsebene und Merkmalen der Nutzung waren schwächer als erwartet. Es ist jedoch nicht auszuschliessen, dass unsere Ergebnisse teilweise durch die geringe Grösse der Aufnahmeflächen (1 m^2) bedingt waren, da Zusammenhänge zwischen Artenvielfalt und Standortbedingungen bzw. Nutzung von der Grösse der Untersuchungsflächen abhängen können (Güsewell et al. 1998, Pärtel und Zobel 1995, Weiher 1999). Dagegen spricht zwar die Tatsache, dass die Standortbedingungen in sehr ähnlicher Weise mit der durchschnittlichen Artenzahl pro m^2, der potentiellen Artenzahl und der gesamten Artenzahl von 20 Aufnahmeflächen zusammenhingen (vgl. Abb. 5 und 6). Allerdings ist auch eine gesamte Flächengrösse von 20 m^2 wohl noch zu klein, um einen Flächeneffekt auszuschliessen (Weiher 1999). Eine Überprüfung der Zusammenhänge anhand von grösseren Aufnahmeflächen wäre wünschenswert. Sie würde zeigen, wie zuverlässig systematisch verteilte, kleinflächige Untersuchungen Auskunft über die Artenvielfalt eines ganzen Alpbetriebes geben.

Einen anderen Zusammenhang mit der Flächengrösse zeigten DeForest Safford et al. (2001): in ihrer Untersuchung der Artenvielfalt in verschiedenen Gebirgs-Pflanzengesellschaften fanden sie einen positiven Zusammenhang zwischen der gesamten Ausdehnung der Pflanzengesellschaften und ihrem Artenpool sowie ihrer durchschnittlichen lokalen Artenvielfalt. Obwohl wir dies in unserer Arbeit nicht systematisch untersuchten, sprechen unsere Beobachtungen gegen einen derartigen Zusammenhang: Die artenreichsten Flächen lagen gerade in Pflanzengesellschaften, die nur kleinflächig unter besonderen Standortbedingungen vorkommen – es waren dies z.B. die in den höher gelegenen Alpweiden mosaikartig vorkommenden alpinen Rasen, wie die Krummseggenrasen auf sauren Böden im Kärpfgebiet oder die Rostseggen- und Blaugrashalden auf Kalkmischgestein.

Die deutlichen Zusammenhänge zwischen der Artenvielfalt und dem Vorkommen einzelner Pflanzenarten (bei rund der Hälfte der häufigeren Pflanzenarten signifikant) deuten darauf hin, dass die relativ schwachen Zusammenhänge zwischen Artenvielfalt und Standortbedingungen oder Nutzung in der vorliegenden Untersuchung weniger auf Zufälligkeiten oder auf Skaleneffekte zurückzuführen sind, als auf die grosse Anzahl Faktoren, welche die Artenzusammensetzung von Alpweiden gleichzeitig beeinflussen. Diese Faktoren sind teilweise naturräumlich bedingt, teilweise durch die Beweidung verursacht. So können sich ihre Einflüsse überlagern und gegenseitig verstärken oder ausgleichen. Hierdurch dürften sich Alpweiden von anderen Systemen deutlich unterscheiden, in denen entsprechend einfachere Zusammenhänge zwischen diesen Variablen zu erwarten sind. Denn in anderen Systemen bestimmen einige wenige Standortfaktoren gleichzeitig die Produktivität, Artenzusammensetzung und Artenvielfalt der Vegetation (Gough et al. 1994).

Literatur

Aerts R. 1999. Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. J. Exp. Bot. 50: 29–37.

Al-Mufti M.M. 1977. A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. J. Ecol. 65: 759–791.

Armesto J.R. and Pickett S.T.A. 1985. Experiments on disturbance in old-field plant communities: impact on plant species richness and abundance. Ecology 66: 230–240.

Bakker J.P. 1996. Seed banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology. Acta Bot. Neerl. 45: 461–490.

Bätzing W. 1991. Die Alpen: Entstehung und Gefährdung einer europäischen Kulturlandschaft. 4. Auflage. München, C.H. Beck Verlag.
Bohner A., Sobotik M., Bassler G., Lichtenecker A. und Karrer G. 1999. Grünlandtypenvielfalt als Ergebnis der naturräumlichen Ausstattung und der Nutzung im mittleren steirischen Ennstal. Entwicklung der Kulturlandschaft und der Landwirtschaft im Ennstal. Gumpenstein. BAL Berichte.
Bollens U., Güsewell S. und Klötzli F. 1998. Relative Bedeutung von Nährstoffeintrag und Wasserstand für die Artenzusammensetzung und Artenvielfalt in Streuwiesen. Bull. Geobot. Inst. ETH 64: 91–101.
Braakhekke W.G. and Hooftman D.A.P. 1999. The resource balance hypothesis of plant species diversity in grassland. J. Veg. Sci. 10: 187–200.
Carson W.P. and Peterson C.J. 1990. The role of litter in an old-field community – impact of litter quantity in different seasons on plant-species richness and abundance. Oecologia 85: 8–13.
DeForest Safford H., Rejmánek M. and Hadac E. 2001. Species pools and the "hump-back" model of plant species diversity: an empirical analysis at a relevant spatial scale. Oikos 95: 282–290.
Dietl W. 1985. Kartierungsschlüssel für Alpweidevegetation und der futterbaulichen Nutzungseignung. Zürich.
Dietl W. 1995. Wiesen und Weiden im Berggebiet. Montagna 6: 1–8, (Separatdruck).
Ellenberg H. 1996. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 5. Stuttgart, UTB Ulmer.
Facelli J.M. and Pickett S.T.A. 1991. Plant litter – light interception and effects on an old-field plant community. Ecology 72: 1024–1031.
Foster B.L. and Gross K.L. 1998. Species richness in a successional grassland: Effects of nitrogen enrichment and plant litter. Ecology 79: 2593–2602.
Foster B.L. 2001. Constraints on colonization and species richness along a grassland productivity gradient: the role of propagule availability. Ecology Letters 4: 530–535.
Gindl G. 1999. Weidemanagement: Planung – Nutzung – Pflege. 5. Alpenländisches Expertenforum. Gumpenstein. BAL. 25–30.
Goldberg D. and Novoplansky A. 1997. On the relative importance of competition in unproductive environments. J. Ecol. 85: 409–418.
Gough L., Grace J.B. and Taylor K.L. 1994. The relationship between species richness and community biomass: the importance of environmental variables. Oikos 70: 271–279.
Gough L. and Grace J.B. 1998. Herbivore effects on plant species density at varying productivity levels. Ecology 79: 1585–1594.
Gough L., Shaver G.R., Carroll J., Royer D.L. and Laundre J.A. 2000. Vascula plant species richness in Alaskan arctic tundra: the importance of soil pH. J. Ecol. 88: 54–66.
Grace J.R. 2001. The roles of community biomass and species pools in the regulation of plant diversity. Oikos 92: 193–207.
Grime J.P. 1973. Control of species density in herbaceous vegetation. J. Env. Manag. 1: 151–167.
Groier M. 1993. Bergraum in Bewegung. Almwirtschaft und Tourismus – Chancen und Risiken. Wien, Bundesanstalt für Bergbauernfragen.
Grubb P.J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biological Review 52: 107–145.
Güsewell S., Buttler A. and Klötzli F. 1998. Short-term and long-term effects of management on the vegetation of two calcareous fens. J. Veg. Sci. 9: 861–872.
Herben T. 2000. Correlation between richness per unit area and the species pool cannot be used to demonstrate the species pool effect. J. Veg. Sci. 11: 123–126.
Janssens F., Peeters A., Tallowin J.R.B., Bakker J.P., Bekker R.M., Fillat F. and Oomes M.J.M. 1998. Relationship between soil chemical factors and grassland diversity. Plant Soil 202: 69–78.
Jewell P.L. 2002. Impact of cattle grazing upon the vegetation of an alpine pasture. PhD thesis. ETH, Zürich.
Kunzmann G.N., Harrach T. und Vollrath H. 1985. Artenvielfalt und gefährdete Arten von Grünlandgesellschaften in Abhängigkeit vom Feuchtegrad des Standortes. Natur Landschaft 60: 490–494.

Landolt E. 1977. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veröff. Geobot. Inst. ETH Zurich 64: 208.
Lauber K. und Wagner G. 1998. Flora Helvetica. 2. Auflage. Bern, Paul Haupt Verlag.
Leader-Williams N., Smith R.L.L. and Rothery P. 1987. Influence of introduced reindeer on the vegetation of sounth Georgia: results from a long-term exclusion experiment. J. Appl. Ecol. 24: 801–822.
Leco C. 2000. C/N Analyser. St. Joseph Michigen, USA.
Lenssen J.P.M., Menting F.B.J., Van der Putten W.H. and Blom C.W.P.M. 2000. Variation in species composition and species richness within *Phragmites australis* dominated riparian zones. Plant Ecol. 147: 137–146.
Liira J. and Zobel K. 2000. The species richness–biomass relationship in herbaceous plant communities: what difference does the incorporation of root biomass data make? Oikos 91: 109–114.
Park G.J. 1984. Ökologische und pflanzensoziologische Untersuchungen von Almweiden der Bayerischen Alpen unter besonderer Berücksichtigung der Möglichkeiten ihrer Verbesserung. Dissertation. München, Technische Universität.
Pärtel M. and Zobel M. 1995. Small-scale dynamics and species richness in successional alvar plant communities. Ecography 18: 83–90.
Pärtel M., Zobel M., Zobel K. and Van der Maarel E. 1996. The species pool and its relation to species richness: evidence from Estonian plant communities. Oikos 75: 111–117.
Proulx M. and Mazumder A. 1998. Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient-rich ecosystems. Ecology 79: 2581–2592.
Rusch G. and Van der Maarel E. 1992. Species turnover and seedling recruitment in limestone grasslands. Oikos 63: 139–146.
Smith R.S. and Rushton S.P. 1994. The effects of grazing management on the vegetation of mesotrophic (meadow) grassland in Northern England. J. Appl. Ecol. 31: 13–24.
Stender S., Poschlod P., Vauk-Hentzelt E. und Dernedde T. 1997. Die Ausbreitung von Pflanzen durch Galloway-Rinder. Verh. Ges. Ökol. 27: 173–180.
Stevens M.H.H. 1999. The significance of assemblage-level thinning for species richness. J. Ecol. 87: 490–502.
Stevens M.H.H. and Carson W.P. 1999. Plant density determines species richness along an experimental fertility gradient. Ecology 80: 455–465.
Swift M.J., Heal O.W. and Anderson J.M. 1979. Decomposition in Terrestrial Ecosystems. Oxford, Blackwell Scientific Publications.
Tilman D. 1987. On the meaning of competition and the mechanisms of competitve superiority. Funct. Ecol. 1: 304–315.
Tilman D. 1997. Community invasibility, recruitment limitation and grassland biodiversity. Ecology 78: 81–92.
Trimble N.L. 1998. Mapping and GIS Systems. Sunnyvale U.S.A., Trimle Navigation.
Van der Maarel E., Noest V. and Palmer M.W. 1995. Variation in species richness on small grassland quadrats: niche structure or small-scale plant mobility? J. Veg. Sci. 6: 741–752.
Visser E.J.W., Bögemann G.M., Van de Steeg H.M., Pierik R. and Blom C.W.P.M. 2000. Flooding tolerance of carex species in relation to field distribution and aerenchyma formation. New Phytol. 148: 93–103.
Wagner H.H. 1999. Scaling of plant species diversity of an agricultural landscape. Department of Environmental Science. PhD thesis. ETH, Zürich.
Wagner H.H., Wildi O. and Ewald K.C. 2000. Additive partitioning of plant species diversity in an agricultural mosaic landscape. Landscape Ecology 15: 219–227.
Weiher E. 1999. The combined effects of scale and productivity on species richness. J. Ecol. 87: 1005–1011.
Welch D. and Scott D. 1995. Studies in the grazing of heather moorland in north-east Scottland. VI. 20-year trends in botanical composition. J. Appl. Ecol. 32: 596–611.
Whittaker R.H. 1977. Evolution of Species Diversity in Land Communities. In: Hecht M.K. and Steer B.W.N.C. (eds.). Evolutionary Biology. New York, Plenum Press. 10: 1–67.
Wiedmer E., Sayer E. und Küffer N. 2001. Dauerflächenuntersuchungen der Vegetation im Pilot-

gebiet Kärpf Zentral. 1. Folgeaufnahmen. Bern, Bericht im Auftrag des kantonalen Forstamtes Glarus.
Wildi O. and Orloci L. 1996. Numerical exploration of community patterns. A guide to the use of MULVA-5. 2nd ed. The Hague, SPB Academic Publishing.
Wilmanns O. 1993. Ökologische Pflanzensoziologie. 5. Auflage. Heidelberg, Wiesbaden, Quelle und Meyer.
Wipf S. 1999. Beweidung subalpiner Mähder – Erhaltung oder Ende der blumenreichen Bergwiesen? Diplomarbeit. Zürich, Universität.
Wisheu I.C. and Keddy P.A. 1989. Species richness – standing crop relationships along four lakeshore gradients: constraints on the general model. Can. J. Bot. 67: 1609–1617.
Wisheu I.C. and Keddy P. 1996. Three competing models for predicting the size of species pools: a test using eastern North American wetlands. Oikos 76: 253–258.
Zobel K., Zobel M. and Rosén E. 1994. An experimental test of diversity maintenance mechanisms, by a species removal experiment in a species-rich wooded meadow. Folia Geobot. Phytotyx. 29: 449–457.
Zobel K. and Liira J. 1997. A scale-independent approach to the richness vs. biomass relationship in ground-layer plant communities. Oikos 80: 325–332.
Zobel M., Van der Maarel E. and Dupré C. 1998. Species pool: the concept, its determination and significance for community restoration. Appl. Veg. Sci. 1: 55–66.