

**Zeitschrift:** Botanica Helvetica  
**Herausgeber:** Schweizerische Botanische Gesellschaft  
**Band:** 112 (2002)  
**Heft:** 2

**Artikel:** Populationsbiologische Untersuchungen an einer Flaggschiff-Art der Magerrasen : Pulsatilla vulgaris Mill. in der Nordostschweiz  
**Autor:** Pfeifer, Evelin / Holderegger, Rolf / Matthies, Diethardt  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-74021>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. 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. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

### **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. [Voir Informations légales.](#)

### **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. [See Legal notice.](#)

**Download PDF:** 01.04.2025

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

## Populationsbiologische Untersuchungen an einer Flaggschiff-Art der Magerrasen: *Pulsatilla vulgaris* Mill. in der Nordostschweiz

Evelin Pfeifer<sup>1</sup>, Rolf Holderegger<sup>2</sup>, Diethardt Matthies<sup>3</sup> und Rolf Rutishauser<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Institut für Systematische Botanik und Botanischer Garten der Universität Zürich, Zollikerstrasse 107, CH-8008 Zürich, Schweiz; e-mail: pfeikauf@hotmail.com

<sup>2</sup> Eidgenössische Forschungsanstalt WSL, Zürcherstrasse 111, CH-8903 Birmensdorf, Schweiz

<sup>3</sup> Fachbereich Biologie, Philipps-Universität, Karl-von-Frisch-Strasse 1, D-35032 Marburg, Deutschland

Manuskript angenommen am 12. September 2002

### Abstract

Pfeifer E., Holderegger R., Matthies D. and Rutishauser R. 2002. Investigation on the population biology of a flagship species of dry meadows: *Pulsatilla vulgaris* Mill. in north-eastern Switzerland. Bot. Helv. 112/2: 153–171.

*Pulsatilla vulgaris* is a rare and endangered flagship species of dry meadows in Central Europe. The species decreased both in the number of populations as well as the respective sizes of the remaining populations in the last century. Fourtyfour populations were studied in north-eastern Switzerland between 1996 and 1998. Today they are rather small, hardly exceeding 100 individual plants. The size of a population positively depends on the intensity of light and the supply of essential nutrients, while there is little evidence that size has a negative effect on the fertility of the populations of *P. vulgaris*. Vegetation analysis indicates that *P. vulgaris* is found in diverse habitats ranging from areas edging woodland to sun-baked rocky hills. The largest populations of *P. vulgaris* are found in meadows on steep slopes facing south, traditionally mown and rich in species. Field experiments have indicated that increasing the sizes of local populations by transplanting ex situ grown seedlings or by sowing seeds is hardly ever successful. The change of habitats and low seedling recruitment now endanger many of the *P. vulgaris* populations. Rigorous conservation of the remaining populations and their habitats is very important for the survival of this flagship species. It may also be beneficial to a number of other rare and endangered “xeric” plant species accompanying *P. vulgaris* in north-eastern Switzerland. Cultivation of regional genotypes of *P. vulgaris* ex situ and transplanting them to restored semi-natural habitats such as gravel pits or banks along motorways may be another means of conservation.

**Key words:** Conservation biology, dry meadows, flagship species, germination, habitat structure, *Pulsatilla vulgaris*, small population size.

## Einleitung

*Pulsatilla vulgaris* Mill., die Gewöhnliche Küchenschelle, ist eine in Mitteleuropa gefährdete Charakterart der Trocken- und Halbtrockenrasen (*Brometalia erecti*; Ellenberg 1996). In der Schweiz ist die Art stark gefährdet (Landolt 1991), in Deutschland bereits in vier Bundesländern vom Aussterben bedroht und in den restlichen Bundesländern gefährdet bis stark gefährdet (Korneck et al. 1996). In Österreich ist *P. vulgaris* vom Aussterben bedroht (Niklfeld und Schrott-Ehrendorfer 1998). In der Schweiz gilt sie als Flaggschiff-Art („flagship species“) der Magerrasen, die sich auf Grund ihres Bekanntheits- und Beliebtheitsgrades für Naturschutzprogramme zur Erhaltung dieses Lebensraumtyps besonders eignet (Suter et al. 2000). So gibt es beispielsweise im Kanton Zürich einen Aktionsplan für die Erhaltung und Förderung der Gewöhnlichen Küchenschelle (Langenauer und Keel 2002). Ebenfalls wird die Art in der Blauen Liste (Gigon et al. 1996) genannt.

*Pulsatilla vulgaris* befindet sich in der Schweiz in starkem Rückgang, wie dies im Vergleich mit historischen Florenwerken nachgewiesen werden konnte (Kehlhofer 1920; Kummer 1941; Isler 1977, 1980; Schade 1996; Klecak et al. 1997). Aktuelle Populationen sind oft klein und enthalten nur wenige blühende Individuen. Neben Habitatszerstörung und landwirtschaftlicher Intensivierung sind auch weniger offensichtliche Faktoren für den Rückgang von *P. vulgaris* verantwortlich. An verschiedenen Orten in Mitteleuropa führte die Nutzungsaufgabe und die anschliessend einsetzende Sukzession von Magerrasen in Richtung Wald zum Verschwinden vieler lokaler Vorkommen von *P. vulgaris* (Essl 1994).

Aus dem steten Rückgang von *P. vulgaris* in der Schweiz und aus ihrer Bedeutung als Flaggschiff-Art ergeben sich verschiedene Fragen für die naturschutzrelevante populationsbiologische Forschung: (1) Wie gross sind die aktuellen Vorkommen von *P. vulgaris*? (2) Unterscheiden sich kleine und grosse Populationen hinsichtlich ihres Habitats, ihrer Populationsstruktur und ihrem Verjüngungspotential? (3) Wie hoch ist die Keimungsfähigkeit der Samen von *P. vulgaris*? (4) Welche Rückschlüsse lassen sich für eine speziell auf den Schutz und die Förderung von *P. vulgaris* ausgerichtete Bewirtschaftung ziehen?

Um diese Fragen zu beantworten und um jene die Populationsgrösse von *P. vulgaris* beeinflussenden Faktoren zu ermitteln, wurden im Rahmen einer Diplomarbeit (Pfeifer 1998) von 44 Populationen der Nordostschweiz verschiedene Umweltparameter, die Begleitvegetation und die Populationsstruktur bestimmt, sowie Keimungs-, Düngungs- und Beschattungsversuche durchgeführt. Zudem wurde die Überlebenswahrscheinlichkeit von ex situ angezogenen Jungpflanzen ermittelt, die in aktuelle Populationen von *P. vulgaris* an Naturstandorten ausgepflanzt worden waren.

## Material und Methoden

### Die untersuchte Art

*Pulsatilla vulgaris* Miller (Ranunculaceae) kommt in Europa von Südost-England und Westfrankreich über Deutschland, Österreich und die Schweiz bis nach Schweden und ostwärts bis zur Ukraine vor (Jussieu 1965; Hess et al. 1970). Als kalkliebende Licht- bis Halbschattenpflanze hat sie ihren Verbreitungsschwerpunkt in Trockenrasen (Xerobromion), Halbtrockenrasen (Mesobromion) und den osteuropäischen Föhren-Steppenwäldern (Cytiso-Pinion). Die Art wächst in der Nordostschweiz und im Jura

von der kollinen bis zur montanen Höhenstufe und ist als Tiefwurzler (bis über 1 m) auf basenreichen Stein-, Sand- oder Lössböden zu finden. *Pulsatilla vulgaris* bevorzugt Flächen, die niemals oder höchstens vor langer Zeit landwirtschaftlich umgebrochen wurden. Sie meidet ehemaliges Ackerland und Weinbaugebiet (BSLU 1996). In den inneralpinen Trockentälern wird *P. vulgaris* durch *P. montana* abgelöst (Welten und Suter 1982).

Die Art besitzt grundständige Blattrosetten, welche vegetativ Tochterrosetten bilden können. Die Stängel tragen Hochblätter und meist nur eine Blüte. Die Früchte sind einsamige Nüsschen mit verlängerten, behaarten Griffeln.

#### *Untersuchte Populationen und Habitate*

Bei acht der 44 Populationen von *P. vulgaris*, die in der Nordostschweiz untersucht wurden, handelte es sich um künstlich angepflanzte Vorkommen, bei denen die Herkunft der Pflanzen unbekannt ist (Abb. 1).

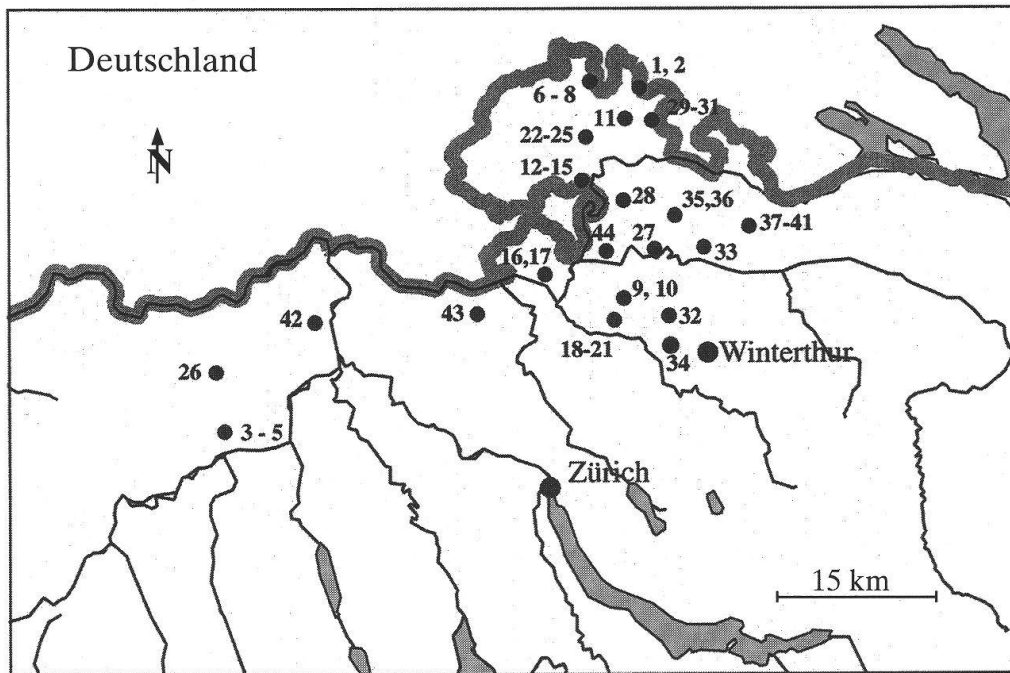
Zur Charakterisierung der Habitate wurden einerseits die Hangneigung, die Exposition und die Höhe ü.M. ermittelt, andererseits wurden von Mai bis Juli 1997 je eine oder zwei Vegetationsaufnahmen von 4 m<sup>2</sup> Grösse pro Population durchgeführt. Der Deckungsgrad der Gefässpflanzen wurde nach Braun-Blanquet (1964) geschätzt. Zusätzlich wurde die maximale Höhe der Gräser, Kräuter und Sträucher ermittelt. Der Deckungsgrad der Streue (totes Pflanzenmaterial), der Moose sowie des offenen Erdbodens wurde in Prozent zur Gesamtfläche geschätzt. Für jede Population wurden die mittleren Zeigerwerte der Gefässpflanzen nach Ellenberg und Weber (1991) berechnet. Allfällige Unterschiede zwischen natürlichen und künstlichen Populationen in den mittleren Werten der Hangneigung, Höhenlage, Höhe der Vegetation, dem Vorkommen offenen Erdbodens, der Deckung der Moose und der Streue, den mittleren Zeigerwerten, sowie der Artenzahl pro Vegetationsaufnahme wurden durch t-Tests bestimmt. Alle statistischen Auswertungen wurden mit dem Computerprogramm SPSS Version 7.5 durchgeführt (Kähler 1996).

Aus den Artenlisten pro Population wurden die in der Nordostschweiz gefährdeten Arten nach Landolt (1991) ermittelt unter Berücksichtigung der Nomenklatur nach Aeschmann und Heitz (1996).

Mit TWINSpan (Two-way Indicator Species Analysis) wurde eine Klassifizierung der Vegetation der natürlichen Populationen von *P. vulgaris* erreicht. TWINSpan (Hill 1979; Gauch und Whittaker 1981) klassifiziert gleichzeitig Arten und Aufnahmen. Zur Darstellung von Ähnlichkeit einzelner Vegetationsaufnahmen wurde eine Korrespondenz-Analyse (CA) mit PC-ORD auf CANOCO (ter Braak und Smilauer 1998) mit logarithmierten Deckungsgrad-Daten durchgeführt.

#### *Populationsgrösse und Populationsstruktur*

Im März und April 1997 wurde die Populationsgrösse aller untersuchten Populationen von *P. vulgaris* vollständig erfasst. Blühende und nichtblühende Rosetten, die weniger als 10 cm voneinander entfernt wuchsen, wurden vereinfachend als zum gleichen Individuum gehörend gewertet. Die Untersuchung der Populationsstruktur erfolgte je nach Populationsgrösse auf einer bis 20 zufällig verteilten, 1 m<sup>2</sup> grossen Flächen. Hier wurde für jedes blühende und nichtblühende Individuum von *P. vulgaris* die Anzahl der Rosetten, Blätter und Blüten ermittelt und die Dichte der Rosetten bestimmt. Es wurden Korrelationskoeffizienten und lineare Regressionen zwischen der logarithmierten Populationsgrösse und den oben genannten Umwelt- und Populationsstrukturparametern berechnet. Unterschiede zwischen der Anzahl Blätter von



- |  |   |
|--|---|
| 1 Altdorf (im Wald)                    | 23 Hemmental (Jagdhütte, unterhalb vom Weg)   |
| 2 Altdorf (Waldrand)                   | 24 Hemmental - Süstallchäppli                 |
| 3 Asp (Bauernhof)                      | 25 Hemmental - Süstallchäppli (20 m entfernt) |
| 4 Asp - Densbüren (Waldrand)           | 26 Herznach                                   |
| 5 Asp - Densbüren (im Wald)            | 27 Kleinandelfingen - Lochacker               |
| 6 Bargaen (nahe Haus)                  | 28* Laufen-Uhwiesen                           |
| 7 Bargaen (unterhalb vom Weg)          | 29 Merishausen - Gräte (oben)                 |
| 8 Bargaen (weit vom Haus)              | 30 Merishausen - Gräte (Picknick)             |
| 9* Berg am Irchel - Ebersberg          | 31 Merishausen - Gräte (Rundweg)              |
| 10 Berg am Irchel - Talcher            | 32 Neftenbach                                 |
| 11 Büttenhardt                         | 33* Ossingen                                  |
| 12* Dachsen (oben)                     | 34 Rumstal                                    |
| 13 Dachsen (Lachshüttenweg)            | 35* Trüllikon - in Bücken                     |
| 14 Dachsen - Risi (hintere Population) | 36 Trüllikon - Weieracker                     |
| 15 Dachsen - Risi (vordere Population) | 37 Unterstammheim - Fuchslan                  |
| 16 Eglisau - Eglisgrund                | 38 Unterstammheim - Furtmüli                  |
| 17 Eglisau - Eichhalden                | 39 Unterstammheim - Hohmarksten               |
| 18 Freienstein-Teufen - Allmatt        | 40* Unterstammheim - Sangerten                |
| 19 Freienstein-Teufen - Chalberweid    | 41* Unterstammheim - Kintscherbuck            |
| 20 Freienstein-Teufen - Rotlaub        | 42 Villigen                                   |
| 21* Glattfelden                        | 43 Weiach                                     |
| 22 Hemmental (Jagdhütte)               | 44 Wolau (Flaach)                             |

Abb.1. Übersicht der 44 untersuchten Populationen von *Pulsatilla vulgaris* in der Nordostschweiz. Die Koordinaten sind in der Diplomarbeit (Pfeifer 1998) vermerkt. \*: künstlich begründete (= angepflanzte) Populationen.

vegetativen und blühenden Rosetten (fester Effekt) pro Population (zufälliger Effekt) wurden in einer twoway ANOVA geprüft.

### *Reproduktion und Keimverhalten*

In zwölf Populationen von *P. vulgaris* wurden im Jahr 1997 Fruchtstände (d.h. Blüten im Zustand der Samenreife) gesammelt. Von diesen Fruchtständen wurde das Trockengewicht sowie die Anzahl der befruchteten und unbefruchteten Nüsschen festgestellt. Ausserdem wurden in den Jahren 1996 und 1997 in zwölf Populationen von ein bis drei Pflanzen Samen geerntet und pro Population gemischt. Von diesen Samen zweier Jahrgänge wurde das Gewicht von zehn befruchteten Nüsschen ermittelt. Ein möglicher Zusammenhang zwischen der Anzahl befruchteter Nüsschen, deren Gewicht und der logarithmierten Populationsgrösse wurde mittels linearer Regressionen berechnet. Unterschiede in der Anzahl Nüsschen, der Anzahl befruchteter Nüsschen und dem Gewicht aller Nüsschen pro Fruchtstand zwischen den Populationen wurde mittels oneway ANOVA getestet.

Um die Keimrate zu untersuchen, wurden im Januar 1997 von sechs Monate lang gelagertem Saatgut und im Juli 1997 von einem Monat lang gelagertem Saatgut je 300 Nüsschen populationsweise im Kalthaus des Botanischen Gartens Zürich in Einzeltöpfe ausgesät. Das verwendete Substrat bestand aus zwei Teilen Landerde, einem Teil Sand, drei Teilen Kompost, einem Teil Lauberde sowie Perlit. Die Oberfläche wurde mit einer dünnen Schicht Sand bedeckt, um Mooswachstum zu verhindern. Die Keimrate wurde regelmässig bestimmt. Ein möglicher Zusammenhang zwischen Keimraten, Alter der Samen zum Zeitpunkt der Aussaat und logarithmierter Populationsgrösse wurde mittels linearer Regressionen untersucht.

Um den Einfluss der Temperatur auf die Keimung zu bestimmen, wurden von sieben Populationen zusätzlich je zweimal 30 Nüsschen bei 10 °C, 20 °C und 30 °C in einer Klimakammer (12 Stunden Tag, 12 Stunden Nacht) zur Keimung gebracht. Hierzu wurden jeweils zehn Nüsschen in eine Petrischale auf feuchtes Filterpapier gelegt. Die Keimrate wurde regelmässig bestimmt. Die Keimraten wurden für eine twoway ANOVA arcsin-transformiert, wobei die Populationen als zufälliger Effekt und die Temperatur als fester Effekt verwendet wurden.

### *Einfluss von Düngung und Beschattung auf Jungpflanzen*

Um den Einfluss von Düngung und Beschattung auf das Wachstum von Jungpflanzen zu bestimmen, wurden im Juni 1997 vier Monate alte Pflanzen aus zwei Populationen einzeln in Töpfe gepflanzt und jeweils mit Kalziumdünger (16,5% N, 19% Ca) und einfachem (58% natürliche Lichtmenge) bzw. zweifachem Schattierungsnetz (24% natürlicher Lichtmenge) in Kombination unter Freilandbedingungen (Botanischer Garten, Zürich) behandelt. Die Düngung der Pflanzen erfolgte mit einer Lösung aus 10 g Dünger und 5 l Wasser, wobei die Jungpflanzen bei Versuchsbeginn sowie zwei Wochen später mit 25 ml dieser Lösung gegossen wurden. Jungpflanzen ohne Düngung erhielten die gleiche Menge Wasser. In vier Blöcken wurden je vier Pflanzen pro Population mit bzw. ohne Düngung einfacher, zweifacher oder keiner Schattierung ausgesetzt. Es handelte sich um ein faktorielles Design mit drei Lichtintensitäten, zwei Düngungsstufen (feste Effekte) in vier Blöcken und zwei verschiedenen Populationen (zufälliger Effekt). Die Daten wurden in einer fourway ANOVA analysiert mit sequenziell gebildeten „sums of squares“ (SS). Interaktionen höherer Ordnung wurden in einen Restbetrag („remainder“) integriert. Zu Beginn des Versuches sowie nach drei Monaten wurden Anzahl, Länge und Breite der Rosettenblätter aller Individuen gemessen.

Tab. 1. Mittlere Artenzahlen und Umweltparameter ( $\pm$  Standardabweichung) von natürlichen (N = 36) und künstlichen (N = 8) Populationen von *Pulsatilla vulgaris* in der Nordostschweiz.  
\*:  $p \leq 0.05$ .

	Natürliche Populationen		Künstliche Populationen	
Artenzahl	24.0	$\pm 6.3$	17.6	$\pm 5.8$
Hangneigung (in Grad)	29.0	$\pm 4.5$	40.0	$\pm 8.5$
Höhe über Meer (m)	532.0	$\pm 34.6$	426.0	$\pm 44.7$
mittlere Höhe der Gräser (cm)	71.3	$\pm 15.5$	75.4	$\pm 18.8$
mittlere Höhe der Kräuter (cm)	25.5	$\pm 7.3$	26.2	$\pm 16.7$
Deckung der Streue (%)	6.7	$\pm 3.8$	7.0	$\pm 5.9$
offener Erdboden (%)*	5.4	$\pm 8.0$	13.8	$\pm 14.1$
Deckung der Moose (%)	9.5	$\pm 8.5$	4.4	$\pm 5.0$
mittlere Lichtzahl	7.0	$\pm 0.41$	7.0	$\pm 0.45$
mittlere Temperaturzahl	5.2	$\pm 0.74$	5.6	$\pm 0.66$
mittlere Kontinentalitätszahl	3.6	$\pm 0.43$	3.6	$\pm 0.54$
mittlere Feuchtezahl	3.4	$\pm 0.36$	3.4	$\pm 0.44$
mittlere Reaktionszahl*	7.0	$\pm 0.69$	6.7	$\pm 0.58$
mittlere Stickstoffzahl*	2.7	$\pm 0.44$	3.1	$\pm 0.73$

### *Keimung und Überlebenswahrscheinlichkeit in natürlichen Populationen*

Im Juni 1997 wurden in zwei natürlichen Populationen von *P. vulgaris* je 50 frisch geerntete Nüsschen im Abstand von 5 cm und je 30 vier Monate alte Jungpflanzen (angezogen im Botanischen Garten, Zürich) im Abstand von 10 cm ausgebracht. Vier Monate nach Aussaat bzw. Auspflanzung wurden die Anzahl Keimlinge und die Anzahl überlebender Jungpflanzen bestimmt.

## **Resultate**

### *Habitats*

Die untersuchten Bestände von *Pulsatilla vulgaris* kamen zwischen 350 und 720 m ü.M. vor; die natürlichen Vorkommen lagen im Mittel ca. 100 m höher als die künstlichen (Tab. 1). Allgemein waren alle untersuchten Habitats von *P. vulgaris* durch geringe Anteile offenen Erdbodens, geringe Streue und geringe Moos-Deckungsgrade gekennzeichnet. Es handelte sich um sonnige bis halbschattige, subozeanische, trockene, basenreiche, aber stickstoffarme Böden. Einzig beim Anteil offenen Erdbodens sowie in der mittleren Stickstoffzahl und Reaktionszahl unterschieden sich die natürlichen und künstlichen Populationen signifikant (Tab. 1), d.h. die natürlichen Populationen wiesen einen geringeren Anteil offenen Erdbodens, eine tiefere Stickstoffzahl, jedoch eine höhere Reaktionszahl auf.

Rund 75% aller untersuchten Populationen waren annähernd südexponiert (Abb. 2). Die Hangneigung betrug im Mittel 30 Grad, wobei sich natürliche und künstliche Populationen nicht unterschieden. Je grösser die Hangneigung war, desto mehr Stellen mit offenem Erdboden waren vorhanden ( $r = 0.47$ ,  $p \leq 0.01$ ).

Gesamthaft wurden an den untersuchten 36 natürlichen Wuchsorten von *P. vulgaris* 225 Gefässpflanzenarten gefunden, darunter 31 Gefässpflanzen, die zumindest für

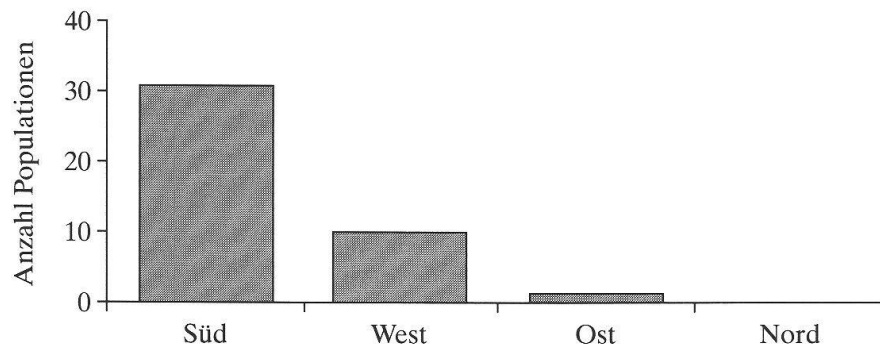


Abb. 2. Exposition der untersuchten Populationen von *Pulsatilla vulgaris* in der Nordostschweiz.

Tab. 2. Gefährdete und stark gefährdete Arten (Rote Liste, Landolt 1991) in der Nordostschweiz, die als Begleitvegetation natürlicher Populationen von *Pulsatilla vulgaris* vorkommen. Die an den 44 untersuchten *P. vulgaris* Populationen aufgenommenen Gesamtartenlisten (mit jeweiligen Deckungsgraden) finden sich in der Diplomarbeit (Pfeifer 1998).

<i>Ajuga genevensis</i>	<i>Peucedanum oreoselinum</i>
<i>Allium carinatum</i>	<i>Phyteuma orbiculare</i>
<i>Anthericum liliago</i>	<i>Polygala comosa</i>
<i>Anthyllis vulneraria</i> s.l.	<i>Polygala vulgaris</i> s.l.
<i>Asperula cynanchica</i>	<i>Potentilla heptaphylla</i>
<i>Betula pubescens</i>	<i>Potentilla micrantha</i>
<i>Campanula glomerata</i>	<i>Primula vulgaris</i>
<i>Cerastium arvense</i> s.l.	<i>Rhinanthus minor</i>
<i>Cirsium acaule</i>	<i>Salvia pratensis</i>
<i>Dianthus carthusianorum</i> s.l.	<i>Scabiosa columbaria</i>
<i>Erucastrum nasturtiifolium</i>	<i>Sedum rupestre</i> s.l.
<i>Genista tinctoria</i>	<i>Tetragonolobus maritimus</i>
<i>Helianthemum nummularium</i> s.l.	<i>Thymus serpyllum</i> ssp. <i>froelichianus</i>
<i>Koeleria pyramidata</i> s.l.	<i>Tragopogon pratensis</i>
<i>Lembotropis nigricans</i>	<i>Trifolium montanum</i>
<i>Linum catharticum</i>	

die Nordostschweiz auf der Roten Liste (Landolt 1991) genannt sind (Tab. 2). Viele dieser Rote-Liste-Arten waren häufig mit *P. vulgaris* vergesellschaftet. Die durchschnittliche Artenzahl pro Fläche betrug 24. Die Begleitvegetation von *P. vulgaris* war jedoch sehr unterschiedlich. Es liessen sich zwei Hauptgruppen (HG1, HG2) mittels TWINSPAN bilden (Tab. 3). Die Unterteilung in die zwei Hauptgruppen erfolgte aufgrund der An- bzw. Abwesenheit von *Salvia pratensis*, *Thymus serpyllum* und *Sanguisorba minor*. HG1 fehlten die genannten Arten, während HG2 diese aufwies. Alle HG1-Flächen befanden sich in mehr oder weniger lichten Wäldern oder an Waldrändern zusammen mit Arten wie *Anthericum ramosum*, *Fraxinus excelsior*, *Hepatica*



Tab. 3. Unterschiede in Umweltparametern zwischen gemäss TWINSPAN eingeteilten Haupthabitaten von *Pulsatilla vulgaris*. Klassifizierung aufgrund der Begleitvegetation. Werte, die mit dem gleichen hochgestellten Buchstaben gekennzeichnet sind, unterschieden sich nicht signifikant bei  $p \leq 0.05$ ; \*:  $p \leq 0.05$ ; \*\*:  $p \leq 0.01$ ; \*\*\*:  $p \leq 0.001$ .

	Hauptgruppe 1	Hauptgruppe 2			F-Wert
		Untergruppe 1	Untergruppe 2	Untergruppe 3	
Artenzahl	18.4 <sup>A</sup>	23.0 <sup>AB</sup>	22.4 <sup>AB</sup>	27.7 <sup>B</sup>	4.9**
mittlere Höhe der Kräuter (cm)	26.4	21.2	24.6	25.3	
Deckung der Streue (%)	7.2	7.2	5.5	6.4	
offener Erdboden (%)	13.6 <sup>A</sup>	7.2 <sup>ABC</sup>	2.3 <sup>BC</sup>	4.3 <sup>BC</sup>	4.0*
Deckung der Moose (%)	9.6	16.2	9.6	8.1	
Hangneigung (Grad)	33.9	42.5	27.8	26.1	
mittlere Lichtzahl	6.5 <sup>A</sup>	7.1 <sup>BCD</sup>	7.1 <sup>BCD</sup>	7.0 <sup>BCD</sup>	8.4***
mittlere Stickstoffzahl	3.2 <sup>A</sup>	2.4 <sup>BCD</sup>	2.8 <sup>BCD</sup>	2.8 <sup>BCD</sup>	4.6**
mittlere Reaktionszahl	7.1	7.0	7.0	7.3	2.6

*nobilis*, *Melittis melissophyllum*, *Pinus sylvestris* oder *Viburnum lantana*. Dies spiegelte sich auch im signifikant geringeren mittleren Zeigerwert der Lichtzahl wider (Tab. 3). Stickstoffzahl und der Anteil offenen Erdbodens waren in HG1-Flächen leicht höher und die Artenzahl meist geringer als in HG2-Flächen.

HG2-Flächen wurden in drei Untergruppen unterteilt. Die erste Untergruppe zeichnete sich durch das Vorkommen von *Sesleria caerulea* aus. Die Flächen dieser Untergruppe befanden sich alle auf Felsköpfen. Kennzeichnend war das Vorkommen von Pflanzen trockener, magerer Standorte (z.B. *Arenaria serpyllifolia*, *Thesium bavarum* oder *Thymus serpyllum* s.l.) bzw. von Felsköpfen (z.B. *Arabis hirsuta*, *Asplenium trichomanes*, *A. ruta-muraria*). Die Stickstoffzahl war hier mit 2.4 am geringsten. In der Korrespondenz-Analyse der Vegetation (Abb. 3) ist die Abgrenzung dieser Felskopfpopulationen deutlich erkennbar.

86% der Flächen der zweiten Untergruppe waren südexponiert. Diese Untergruppe wies viele Arten trockener Rasen wie *Carex caryophylla*, *Ranunculus bulbosus* oder *Sanguisorba minor* auf. Im Unterschied zur dritten Untergruppe deuteten einige Arten allerdings auf einen nährstoffreicheren Untergrund hin, z.B. *Achillea millefolium*, *Dactylis glomerata* oder *Galium album*. Charakteristisch war weiterhin ein geringerer Anteil offenen Erdbodens.

Das Habitat der dritten Untergruppe war mit durchschnittlich 28 Arten am artenreichsten (Tab. 3). Viele Arten trockener und magerer Rasen, wie *Asperula cynanchica*, *Aster amellus*, *Buphthalmum salicifolium*, *Peucedanum cervaria* oder *Prunella grandiflora* kamen hier vor.

#### Populationsgrösse und Populationsstruktur

Die Individuenzahl variierte in den 36 natürlichen Populationen zwischen einem Individuum und rund 1800 Individuen (Abb. 4). Siebzehn Populationen wiesen Individuenzahlen unter zehn auf, 23 Populationen unter 20. Nur sieben Populationen bestanden aus mehr als 100 Individuen. In den zwei grössten Populationen wuchsen 1500 bzw.

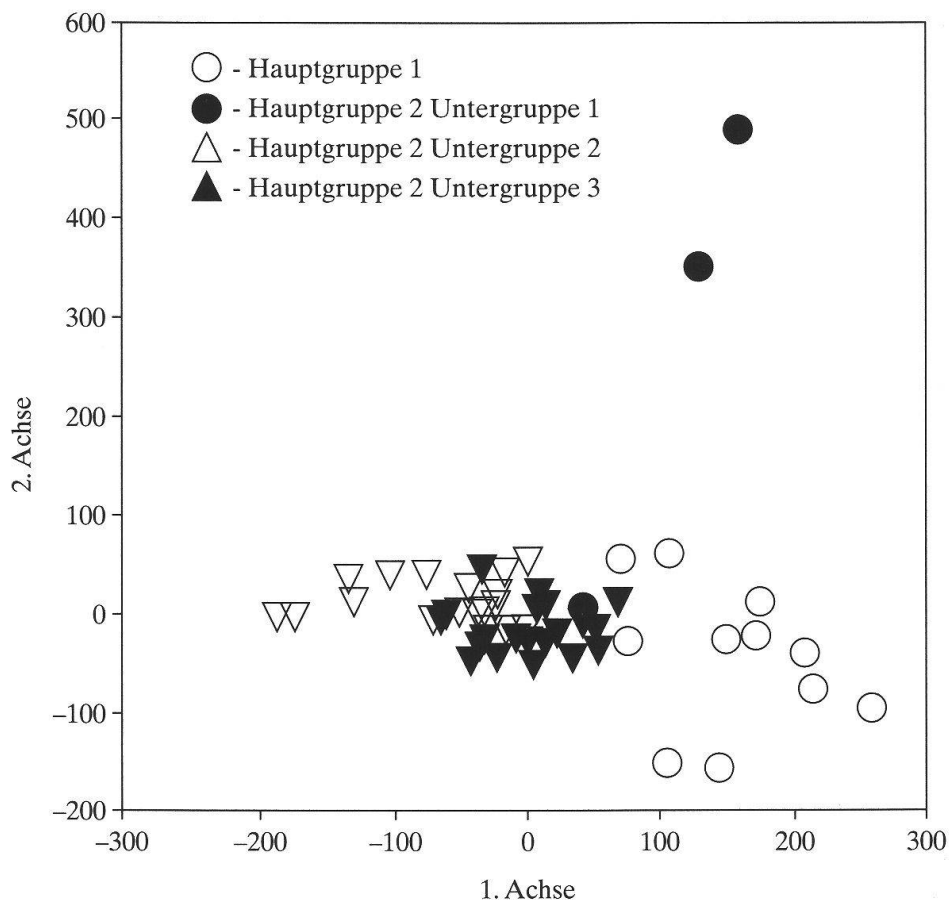


Abb. 3. Korrespondenz-Analyse der Begleitvegetation natürlicher Vorkommen von *Pulsatilla vulgaris* in der Nordostschweiz. Vergleich der Vegetationsaufnahmen unter Verwendung logarithmierter Deckungsgrad-Daten (Pfeifer 1998). Hauptgruppe 1 fehlten *Salvia pratensis*, *Thymus serpyllum* und *Sanguisorba minor*; in Hauptgruppe 2 kamen diese Arten vor.

○: Hauptgruppe 1 (Wald oder Waldrand); ●: Hauptgruppe 2, Untergruppe 1 (Felskopf); ▽: Hauptgruppe 2, Untergruppe 2 (relativ artenarme Trockenrasen auf etwas nährstoffreicherem Boden); ▼: Hauptgruppe 2, Untergruppe 3 (besonders artenreiche Trockenrasen auf nährstoffarmen Boden).

1800 Individuen. Je grösser die Population war, desto geringer war die Höhe der Kräuter ( $r = -0.44$ ,  $p \leq 0.01$ ) und die Stickstoffzahl am betreffenden Standort ( $r = -0.38$ ;  $p \leq 0.05$ ; Abb. 5). Alle anderen Umweltparameter (Tab. 1) zeigten keinen signifikanten Zusammenhang mit der Populationsgrösse.

Viele Individuen bestanden aus mehreren Rosetten und deren Dichte zeigte eine erstaunliche Bandbreite; es kamen 1–42 Rosetten je Quadratmeter vor, wobei 29 Populationen weniger als 20 Rosetten je Quadratmeter besaßen. In grossen Populationen war die Rosettendichte höher ( $r = 0.62$ ;  $p \leq 0.001$ ). Populationen, die einen hohen Anteil an offenem Erdboden aufwiesen, zeigten eine geringere Rosettendichte ( $r = -0.1$ ;  $p \leq 0.05$ ).

Maximal wurden 24 Rosetten pro Individuum gezählt. Die mittlere Rosettenzahl je Individuum variierte erheblich (1 bis 10). Es konnte jedoch kein Zusammenhang zwischen Populationsgrösse und der Anzahl Rosetten pro Individuum nachgewiesen wer-

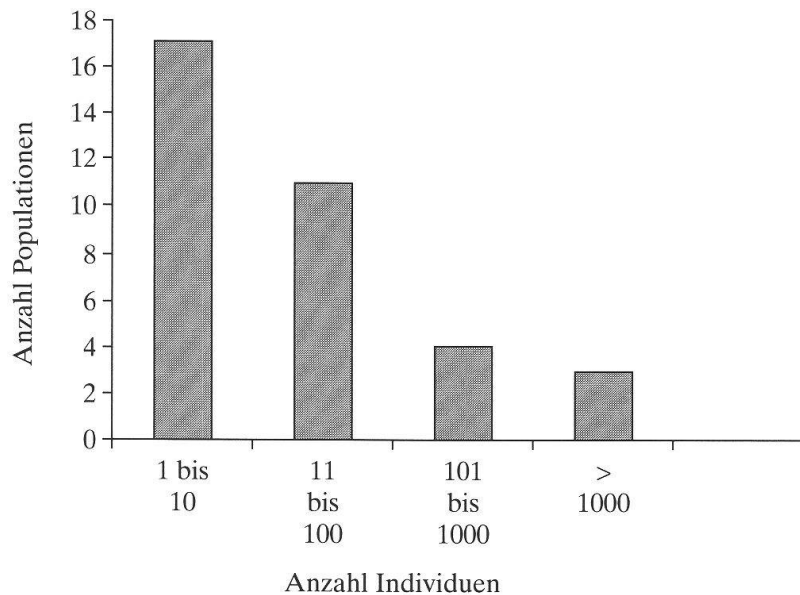


Abb. 4. Individuenanzahl der 36 untersuchten natürlichen Populationen von *Pulsatilla vulgaris* in der Nordostschweiz. Als ein Individuum aufgefasst wurden vereinfachend alle Rosetten, die weniger als 10 cm voneinander entfernt wuchsen.

den. Die mittlere Blattanzahl pro Rosette variierte zwischen 2.4 bis 4.2. Die mittlere Blattanzahl vegetativer und blühender Rosetten unterschied sich nicht signifikant und war auch nicht von der Populationsgrösse abhängig.

Die meisten Populationen besaßen höchstens 30% reproduktive Rosetten oder blühten überhaupt nicht. Es bestand kein Zusammenhang zwischen der Populationsgrösse und dem Verhältnis von reproduktiven zu vegetativen Rosetten innerhalb der betreffenden Population. Die Anzahl der Blüten pro blühendes Individuum variierte von eins bis fünf.

#### *Reproduktion und Keimung*

Die Anzahl der Nüsschen je Blüte variierte beträchtlich (Tab. 4): im Minimum wurden 43, im Maximum 177 und im Mittel 102 Nüsschen festgestellt. Durchschnittlich wurden pro Blüte 71 Nüsschen befruchtet. Die Anzahl der befruchteten Nüsschen war unabhängig von der Populationsgrösse. Jedoch nahm das Gewicht der befruchteten Nüsschen mit zunehmender Populationsgrösse zu ( $r = 0.45$ ,  $p \leq 0.05$ ; Abb. 6). Die Populationen unterschieden sich signifikant betreffend Gesamtanzahl und Gesamtgewicht der Nüsschen und dem Prozentsatz befruchteter Nüsschen pro Fruchtstand (Tab. 4).

Die Keimrate von einem Monat altem Saatgut variierte zwischen 0% und 63.3%. Die maximale Keimrate wurde bereits 25 Tage nach Aussaat erreicht. Die Keimraten von Saatgut derselben Population aus zwei aufeinanderfolgenden Jahren waren signifikant korreliert ( $r = 0.604$ ,  $p \leq 0.05$ ): Populationen, deren Diasporen im Jahr 1996 gut keimten, zeigten auch im folgenden Jahr eine ähnlich hohe Keimrate. Es bestand keine signifikante Beziehung zwischen Populationsgrösse und Keimrate.

Die Keimversuche in Klimakammern bei drei verschiedenen Temperaturen zeigten, dass die Temperatur einen signifikanten Effekt auf die Keimrate der Nüsschen hatte ( $F_{2,12} = 48.5$ ,  $p \leq 0.001$ ), wobei weder die Population noch die Interaktion zwi-

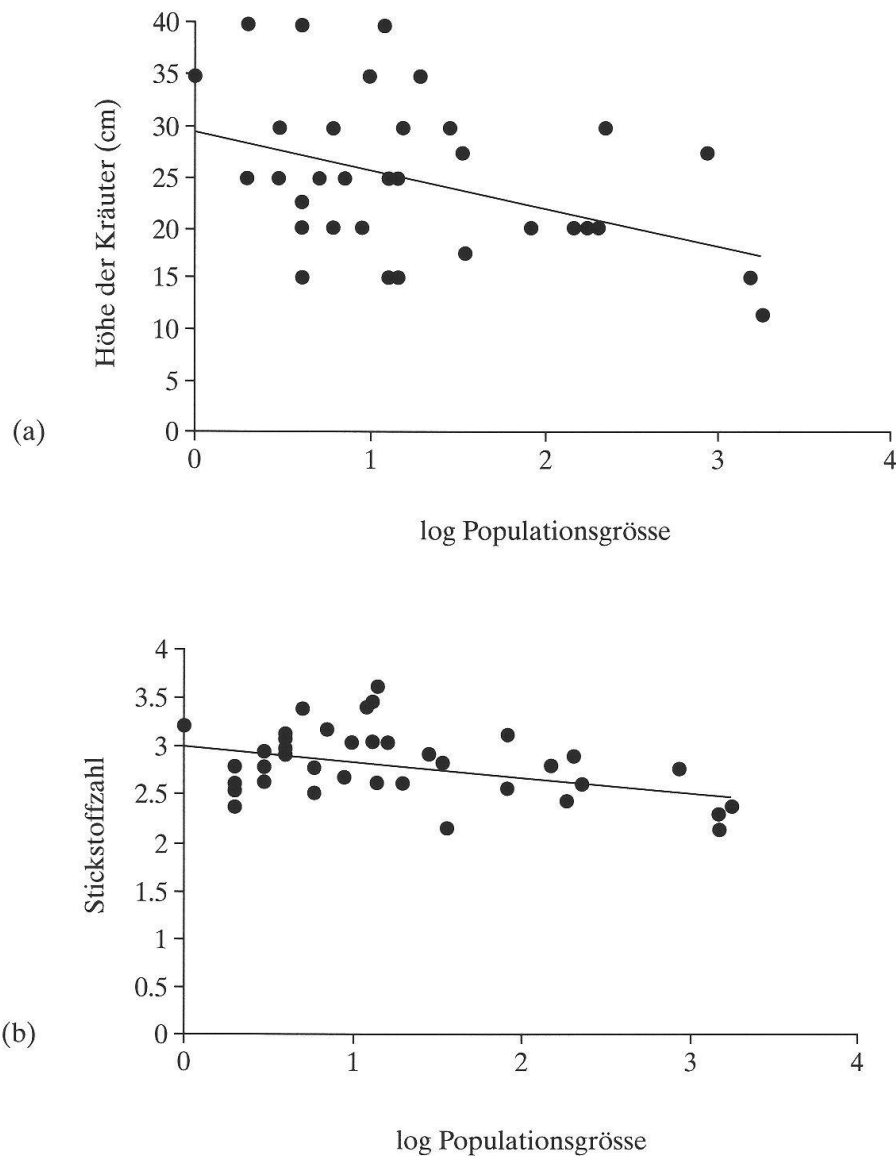


Abb. 5. Zusammenhang zwischen Populationsgrösse von *Pulsatilla vulgaris* in der Nordostschweiz und (a) der Höhe der begleitenden Krautschicht ( $r = -0.44$ ,  $p \leq 0.01$ ) sowie (b) der Stickstoffzahl ( $r = -0.38$ ,  $p \leq 0.05$ ).

schen Population und Temperatur mit der Keimrate korrelierten. Die höchste Keimrate von 71% wurde bei einer Temperatur von 20 °C erreicht. Bei 30 °C keimten im Mittel 53% der Nüsschen, bei einer Temperatur von 10 °C nur noch 3%.

#### *Einfluss von Düngung und Beschattung auf Jungpflanzen*

Jungpflanzen, die beschattet und gedüngt wurden, zeigten eine Zunahme der Wachstumsleistung im Vergleich zu den unbehandelten Pflanzen. Die Anzahl der Rosetten-

Tab. 4. Anzahl und Gewicht von Nüsschen pro Fruchstand (Blüte) und Prozent befruchteter Nüsschen in zwölf Populationen von *Pulsatilla vulgaris* aus der Nordostschweiz. Signifikante Unterschiede zwischen Populationen gemäss ANOVA; \*:  $p \leq 0.05$ ; \*\*:  $p \leq 0.01$ .

	Mittelwert	Spannweite	F-Wert
Anzahl Nüsschen pro Blüte	102.0	43 – 177	5.23 **
Gewicht aller Nüsschen pro Blüte (mg)	321.0	68 – 650	2.90 *
befruchtete Nüsschen pro Blüte (%)	65.0	7 – 91	3.77 *

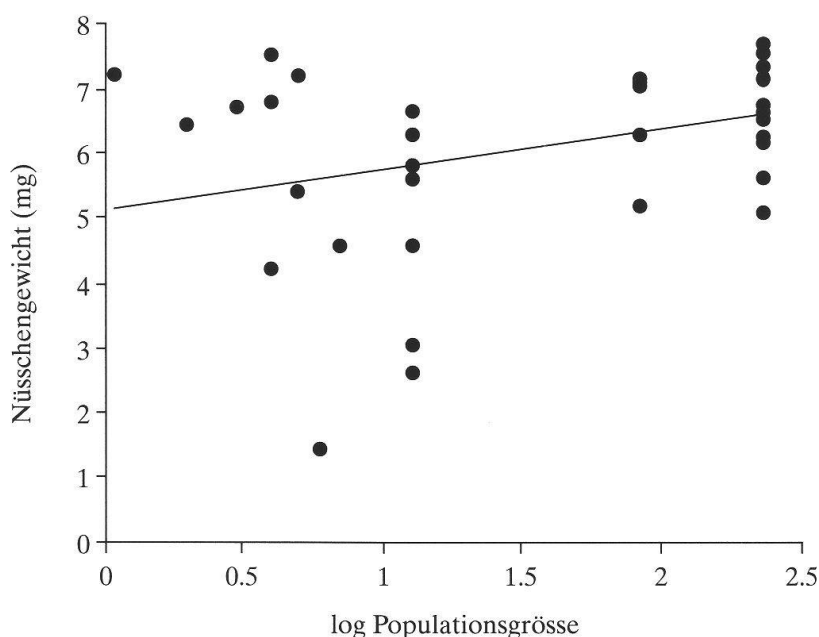


Abb. 6. Zusammenhang zwischen dem mittleren Gewicht befruchteter Nüsschen von *Pulsatilla vulgaris* und der Populationsgrösse ( $r = 0.45$ ,  $p \leq 0.01$ ).

blätter erhöhte sich durch die Beschattung (Abb. 7a), während Beschattung und Düngung zu einer Zunahme von Blattbreite und -länge führten (Abb. 7b, c). Dabei reagierten die Populationen verschieden. Durch Beschattung verstärkte sich der Effekt der Düngung auf die Blattbreite (Interaktion Licht  $\times$  Düngung; Tab. 5). Die stärkste Zunahme der Blattlänge konnte bei einfacher Beschattung ohne Düngung festgestellt werden.

#### *Keimung und Überlebenswahrscheinlichkeit in natürlichen Populationen*

Von den je 50 ausgebrachten Samen konnten nach vier Monaten in zwei Populationen zwei bzw. zehn Keimlinge beobachtet werden. Von den je 30 Jungpflanzen überlebten zehn bzw. 18 bis zu diesem Zeitpunkt. Die Keimrate der Nüsschen bzw. die Überlebenswahrscheinlichkeit der frisch keimten Keimlinge war somit sehr gering, während die Überlebenswahrscheinlichkeit der Jungpflanzen 47% betrug.

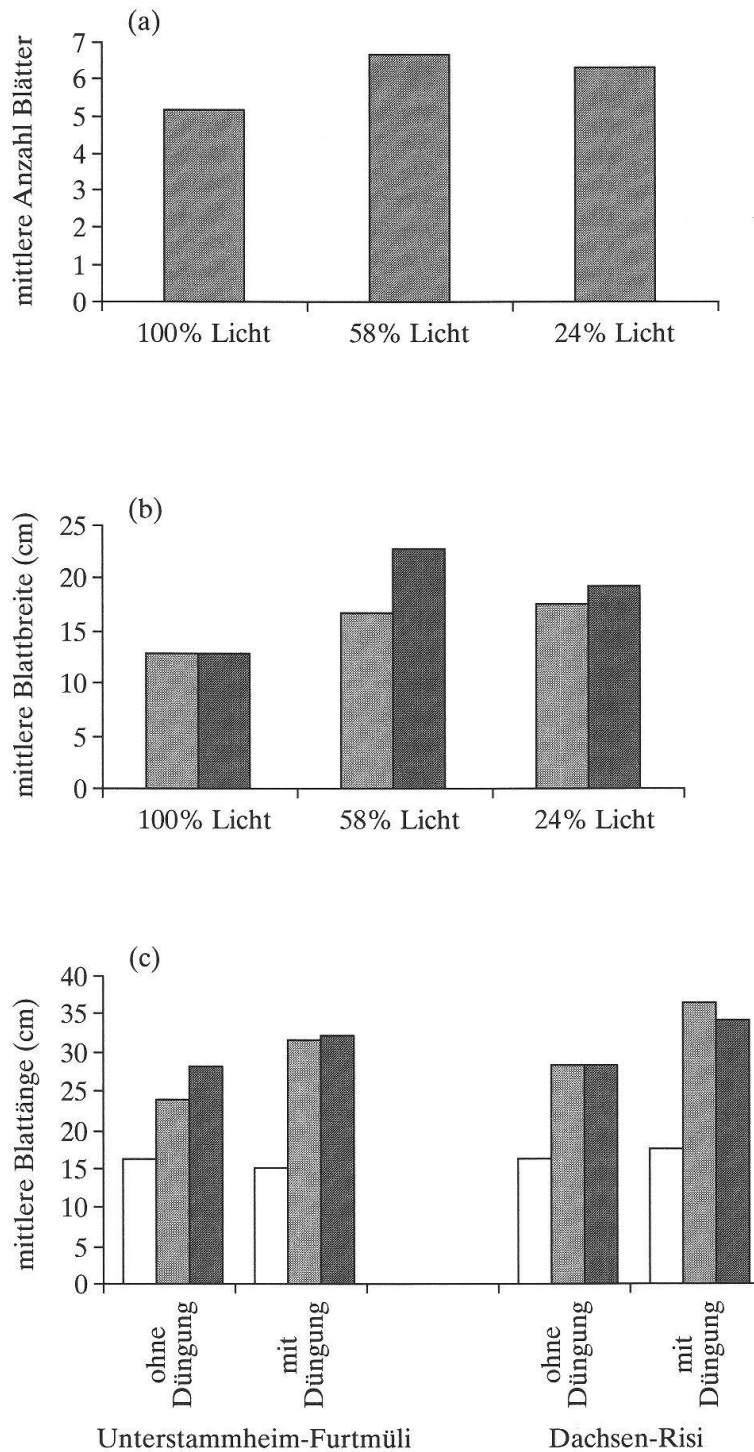


Abb. 7. Einfluss von Düngung und Beschattung auf die Wuchseistung von Jungpflanzen in zwei Populationen von *Pulsatilla vulgaris*. (a) Einfluss von Beschattung auf die mittlere Anzahl der Blätter (Düngung zeigte keinen Einfluss; Tab. 5); (b) Einfluss von Beschattung und Düngung (grau: ohne Düngung; schwarz: mit Düngung) auf die mittlere Blattbreite; (c) Einfluss der Beschattung (weiss: 100% Licht; grau: 58% Licht; schwarz: 24% Licht) und der Düngung auf die mittlere Blattlänge.

Tab. 5. Einfluss von Düngung und Beschattung auf die mittlere Anzahl, Länge und Breite der Blätter von vier Monate alten kultivierten *Pulsatilla vulgaris* Pflanzen. F-Werte einer fourway ANOVA mit Block, Population, Düngung und Licht. \*:  $p \leq 0.05$ ; \*\*:  $p \leq 0.01$ ; \*\*\*:  $p \leq 0.001$ .

Quelle der Variation	df	Anzahl Blätter	Blattbreite	Blattlänge
Block	3	2.0	2.2	0.8
Lichtintensität	2	25.4***	27.4***	45.1***
Population	1	0.2	2.2	6.1*
Düngung	1	0.2	21.1***	16.8***
Population × Düngung	1	1.1	0.4	0.3
Lichtintensität × Population	2	0.2	0.9	1.0
Lichtintensität × Düngung	2	1.2	6.2**	4.3*

## Diskussion

### *Habitats von Pulsatilla vulgaris in der Nordostschweiz*

Das typische Habitat von *P. vulgaris* in der Nordostschweiz ist ein südexponierter, recht stark geneigter Magerrasen, welcher gelegentlich in Waldrandnähe liegt. Allerdings zeigte unsere Untersuchung, dass *P. vulgaris* ein deutlich grösseres Habitatspektrum aufweist, als dies der Begriff „Magerrasen“ alleine umschreibt. Die TWINSPAN-Analyse ergab vier verschiedene Haupt-Habitats von *P. vulgaris*, welche von relativ schattigen Wuchsorten an Waldrändern bis zu sonnenexponierten, nährstoffarmen Felskopfstandorten auf Kalk reichen. Die grössten Populationen von *P. vulgaris* wurden auf regelmässig gemähten, nährstoffarmen und artenreichen Trockenwiesen gefunden.

Besonders interessant sind die Populationen von *P. vulgaris* auf Felsköpfen. Dabei könnte es sich um potentiell natürliche Wuchsorte der Art handeln. Die Populationen waren allerdings klein. Falls es sich tatsächlich um ursprüngliche Bestände handelt, könnte gerade der Vergleich kleiner Felskopfpopulationen mit grossen Magerwiesenspopulationen von *P. vulgaris* Rückschlüsse auf die Populationsdynamik und den Einfluss der Populationsgrösse auf Fitnessfaktoren erlauben (Fischer et al. 2000).

Kaplan (1957) stellte fest, dass *P. vulgaris* noch bei einem Lichtgenuss von einem Zehntel der natürlichen Lichtmenge in Föhrenwäldern keine Mangelerscheinungen aufweist. Die Beschattungs- und Düngeexperimente der vorliegenden Untersuchung zeigten, dass beide Faktoren die Wachstumsleistung von *P. vulgaris* förderten. Solche Einzelpflanzenuntersuchungen lassen aber nur wenig Aussagen über die Verhältnisse unter natürlicher Konkurrenz zu. Allerdings stellte Keller (1992) bei einer einmaligen Düngung von *P. vernalis* eine Zunahme der Knospen- und Sprossproduktion in natürlichen Populationen sowie eine gute Konkurrenzfähigkeit erwachsener Pflanzen im Vergleich zur Begleitvegetation fest.

Die untersuchten Populationen von *P. vulgaris* in der Nordostschweiz lagen alle auf kalkreichem Untergrund. Ein hoher Kalkgehalt scheint für die Art nicht von grosser Bedeutung zu sein, da für ihr Gedeihen schon Werte von ein bis zwei Prozent genügen (Gotthard 1965). So wächst *P. vulgaris* beispielsweise in Schweden auf saurem Untergrund (Wells und Barling 1958). Auch Kaplan (1957) stellte fest, dass eine Charakterisierung der Wuchsorte von *P. vulgaris* weder durch den pH-Wert, noch durch den Kalkgehalt allein möglich ist.

*Effekte auf Pulsatilla vulgaris bei kleiner Populationsgrösse*

Populationen von *P. vulgaris* in der Nordostschweiz sind heute vorwiegend von geringer Grösse. Von den untersuchten 36 natürlichen Populationen wiesen nur sieben mehr als 100 Individuen auf.

Ein Drittel aller untersuchten Individuen bestand aus nur einer Rosette, ein weiteres Drittel aus zwei oder drei Rosetten und das letzte Drittel besass vier bis 24 Rosetten. Wells und Barling (1958) stellten bei Ausgrabungen von *P. vulgaris*-Pflanzen bis zu sieben Rosetten pro Wurzelstock fest. Eine Untersuchung von *P. pratensis* ssp. *hungarica* ergab hingegen, dass mehr als zwei Drittel der untersuchten Individuen aus nur einer Rosette bestanden (Papp und Precsenyi 1990).

Kleine Populationen von Blütenpflanzen können infolge geringer Attraktivität und damit geringer Bestäuberfrequenz einen reduzierten Fruchtansatz aufweisen (Menges 1988; Petanidou et al. 1991; Lamont et al. 1993; Widen 1993). *Pulsatilla vulgaris* zeigte jedoch in kleinen Populationen den gleich hohen Fruchtansatz wie in grossen Populationen. Es bestand auch kein Zusammenhang zwischen der Populationsgrösse und dem Anteil fertiler Nüsschen bzw. dem Gewicht aller Nüsschen pro Fruchtstand. Kratochwil (1988) stellte fest, dass günstige Witterungsbedingungen im März die Häufigkeit der Wildbienen *Andrena bicolor* und *Lasioglossum lineare*, welche *P. vulgaris* bestäuben, günstig beeinflussen und somit einen hohen Fruchtansatz gewährleisten. Obwohl bei unserer Untersuchung kleine Populationen keinen geringeren Fruchtansatz aufwiesen als grössere, waren jedoch die fertilen Nüsschen in kleinen Populationen leichter als jene in grossen Populationen. Ein geringeres Nüsschengewicht kann in kleinen Populationen Ausdruck herabgesetzter Fitness sein; ein Zusammenhang zwischen Keimrate und Populationsgrösse wurde aber nicht nachgewiesen, was damit zusammenhängen mag, dass bei *P. vulgaris* Selbstbestäubung möglich ist (Jussieu 1993). Ähnliche Ergebnisse zeigten Untersuchungen an *Gentianella germanica* (Fischer und Matthies 1998), *Gentiana pneumonanthe* (Oostermeijer et al. 1994) oder *Cochlearia bavarica* (Paschke et al. 2002). Es wäre denkbar, dass eine positive Beziehung zwischen Populationsgrösse und Populationsfruchtbarkeit nur bei geeigneter Habitatsqualität von selbstinkompatiblen Arten auftritt. In der vorliegenden Untersuchung zeigten einzig die Umweltparameter Lichtgenuss und Stickstoffverfügbarkeit einen signifikanten Zusammenhang mit der Populationsgrösse, wobei die Beschattung und das Nährstoffangebot in grossen Populationen geringer als in kleinen war. Es bestand kein Zusammenhang zwischen der Anzahl Blüten pro Individuum und den Licht- bzw. Stickstoffverhältnissen. Pro Jahr blühten maximal nur 30% der Individuen.

Während Einzelpflanzen von *P. vulgaris* in ihrem Wachstum durch Beschattung und Düngung sogar gefördert wurden, zeigten beide Faktoren einen negativen Zusammenhang mit der Populationsgrösse. Weitere Untersuchungen sind nötig, um diese scheinbar widersprüchlichen Resultate zu erklären und um zu klären, ob das niedrigere Gewicht fertiler Nüsschen in kleinen Populationen auf genetischen Effekten (Fischer et al. 2000) oder auf ungünstigen Standortseigenschaften (Umweltparametern) beruht. Der Rückgang von *P. vulgaris* in Mitteleuropa setzte erst im 20. Jahrhundert ein. Für das Überleben kleiner Populationen scheinen kurzfristig Veränderungen im Habitat wichtiger zu sein als negative genetische Effekte. So wirken Inzuchtdepression oder genetische Erosion bei mehrjährigen Pflanzen meist erst über einige Generationen hinweg (Oostermeijer et al. 1994; Heschel und Paige 1995; Fischer und Matthies 1998).

Von den Populationsstrukturparametern war einzig die Rosettendichte signifikant von der Populationsgrösse abhängig; sie war in grossen Populationen höher als in klei-



nen. Die Anzahl Rosetten pro Individuum wies keinen Zusammenhang mit der Anzahl Individuen pro Population auf. Die Dichte der Rosetten nahm mit zunehmender Höhe der begleitenden Krautvegetation ab. Die Individuengrösse und die Blattanzahl pro Rosette unterschieden sich in grossen und kleinen Populationen nicht. Vegetationslücken liefern günstige Startbedingungen („safe sites“) für die Keimung und Etablierung konkurrenzschwacher Pflanzen. Man könnte daher erwarten, dass *P. vulgaris* höhere Rosettendichten in lückigen Habitaten aufweist. Tatsächlich liess sich ein Zusammenhang zwischen dem Anteil an offenem Erdboden und der Rosettendichte in den untersuchten Populationen nachweisen, wobei der Anteil offenen Erdbodens mit grösserer Hangneigung zunahm.

#### *Keimung, Etablierung und Auspflanzung*

Mehr als zwei Drittel der offen bestäubten Nüsschen von *P. vulgaris* waren in der vorliegenden Untersuchung befruchtet und fertil. Es ist somit anzunehmen, dass in natürlichen Populationen von *P. vulgaris* reichlich reife Samen produziert werden. Im Versuch hatte die Temperatur einen wesentlichen Einfluss auf die Keimung von *P. vulgaris*; bei 20 °C wurde die höchste Keimrate mit 71% erreicht. Nach Wells und Barling (1958) begannen frisch geerntete Nüsschen von *P. vulgaris* bei 16.5–21 °C nach 16 Tagen zu keimen und erreichten nach 34 Tagen eine Keimrate von 92%.

In den natürlichen Populationen der Nordostschweiz wurden vier Wochen nach Samenreife Keimlinge beobachtet, welche jedoch zu einem späteren Zeitpunkt vollständig abgestorben waren (Pfeifer 1998). Auch Wells und Barling (1958) stellten in einer mehrjährigen Untersuchung an *P. vulgaris* Naturstandorten nur in seltenen Fällen Keimlinge fest. Auch von experimentell in natürliche Populationen ausgebrachten Samen konnten in der vorliegenden Untersuchung nach vier Monaten nur sehr wenige Keimlinge beobachtet werden. Hingegen überlebten rund die Hälfte der ausgebrachten Jungpflanzen, wobei auch diese anfangs überlebenden Jungpflanzen nach weiteren drei Jahren (Sommer 2001) nicht mehr festgestellt wurden (Pfeifer 1998 und nachträgliche Beobachtungen). Diese Resultate zeigen, dass die künstliche Gründung von *P. vulgaris*-Populationen von durch Auspflanzen oder Aussäen mit Schwierigkeiten verbunden ist, solange nicht in der Startphase durch intensive Pflege nachgeholfen wird (z.B. Giessen, Ausjäten von Konkurrenzarten, allenfalls auch gezieltes Düngen). Zu ähnlichen Schlüssen kamen Galeuchet et al. (2002) bei *Typha minima*, einer in der Schweiz vom Aussterben bedrohten Art.

Ryser (1990) untersuchte den Einfluss der Vegetation auf die Keimlingsetablierung verschiedener Arten in Halbtrockenrasen. Er stellte fest, dass die Keimung der untersuchten Arten nicht durch die Verfügbarkeit offener Kleinhabitate begrenzt wird, vielmehr sind abiotische Faktoren wie die Wasserspeicherfähigkeit des Bodens wichtig. Konkurrenz führte in Magerwiesen lediglich zu einer Verzögerung der Keimung. Auch Sharitz und McCormick (1973) stellten fest, dass unter Trockenwiesenbedingungen die Konkurrenz zwischen den Arten weniger ausgeprägt ist, jedoch abiotische Faktoren stärker auf die Etablierung von Keimlingen Einfluss nehmen.

Die Wahrscheinlichkeit einer spontanen Neubesiedlung geeigneter Habitate durch Diasporen von *P. vulgaris* ist wohl eher gering. Nebel (1993) erwähnt zwar Schwebflüge der mit behaarten Griffeln versehenen Nüsschen von bis zu 80 m Weite. Untersuchungen im Feld durch Wells und Barling (1958) und Weiglin (1995) ergaben jedoch eine mittlere Ausbreitung der Nüsschen von nur 10–20 cm. Einmal etablierte Pflanzen sind langlebig (Wells and Barling 1958) und können über längere Zeiträume hinweg einem höheren Konkurrenzdruck standhalten, wie es Keller (1992) auch für *P. vernalis*

nachwies. Etablierte *P. vulgaris*-Pflanzen kommen deshalb heute noch an Stellen vor, die sich im Laufe der letzten Jahrzehnte zu nährstoffreicheren und geschlosseneren Flächen verändert haben. Dies hat sicher auch damit zu tun, dass kräftige Pflanzen bis über 1 m tief wurzeln können (Nebel 1993).

Neben der Erhaltung der aktuellen Vorkommen von *P. vulgaris* durch Entbuschung und traditionelle Bewirtschaftung (z.B. extensive Schafhaltung) ist das Auspenden regionsspezifischer Jungpflanzen sinnvoll. Am besten geeignet erscheinen renaturierte („künstliche“) Habitats wie z. B. Kiesgruben und Autobahnböschungen (Klein 1980; Schade 1996; Langenauer, pers. Mitteilung). In künstliche Habitats ausgebrachte Jungpflanzen gedeihen verschiedentlich besser als jene, die in natürliche Habitats zur Anreicherung bereits bestehender Populationen gepflanzt worden waren (Pfeifer 1998).

### *Pulsatilla vulgaris* als Flaggschiff-Art der Magerwiesen

*P. vulgaris* zählt in der Schweiz und dem benachbarten Ausland (Deutschland, Österreich) zu den gesetzlich geschützten Arten (Nebel 1993; Vust und Galland 2002).

Die meisten und grössten Populationen von *P. vulgaris* wurden in sonnenreichen und südexponierten Halbtrockenrasen in stark geneigten Lagen gefunden. Die Vegetationsaufnahmen an diesen Wuchsorten erbrachten insgesamt 225 Gefässpflanzenarten. Die mittlere Artenzahl pro 4m<sup>2</sup> Aufnahmefläche betrug 24. Neununddreissig der aufgefundenen Arten sind nach Ellenberg (1996) Charakterarten der Kalk-Magerwiesen und 31 Arten sind gemäss der Roten Liste der Schweiz (Landolt 1991) gefährdet bis stark gefährdet (Tab. 2). Dies unterstreicht eindrücklich den Artenreichtum traditionell bewirtschafteter Magerwiesen. In der vorliegenden Untersuchung konnten zudem eine Reihe für die Nordostschweiz biogeographisch bedeutsamer Pflanzenarten an den Wuchsorten von *P. vulgaris* nachgewiesen werden (Tab. 2). Es handelt sich um *Lembotropis nigricans*, *Potentilla heptaphylla*, *P. micrantha* und *Thesium bavarum*; allesamt Arten der typischen „xerischen Hügel flora“ (Becherer 1972) oder „Xerothermvegetation“ (Witschel 1980). *Pulsatilla vulgaris* kann mit Recht als Flaggschiff-Art der Magerrasen bezeichnet werden (Suter et al. 2000), da durch den Schutz ihrer Lebensräume eine grosse Anzahl weiterer seltener oder gefährdeter Arten gefördert wird.

Wir danken dem Splinter Fonds für die finanzielle Unterstützung und Regula Langenauer (Zürich), Martin Bolliger (Aarau) sowie Martin Bolliger (Schaffhausen) für Fundortangaben und anregende Gespräche. Johannes Marti (Zürich) half beim Verfassen des englischen Abstracts.

### Literatur

- Aeschimann D. und Heitz C. 1996. Synonymie-Index der Schweizer Flora. Pro Natura und CRSF, Genf.
- Becherer A. 1972. Führer durch die Flora der Schweiz. Schwabe, Basel.
- Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensoziologie, Grundzüge der Vegetationskunde. Springer, Wien.
- BSLU: Bayerisches Staatsministerium für Landesentwicklung und Umweltfragen 1996. Landschaftspflegekonzept Bayern II(2). Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege, Laufen.
- Ellenberg H. 1996. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 5. Aufl. Ulmer, Stuttgart.
- Ellenberg H. und Weber H.E. 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scripta Geobot. 18: 9–248.

- Essl F. 1994. Die Bestandsentwicklung der gewöhnlichen Küchenschelle (*Pulsatilla vulgaris* Mill.) in Oberösterreich von 1980–1992. Naturk. Jahrb. Stadt Linz 37–39: 441–455.
- Fischer M. and Matthies D. 1998. Effects of population size on performance in the rare plant *Gentianella germanica*. J. Ecol. 86: 195–204.
- Fischer M., van Kleunen M. and Schmid B. 2000. Genetic Allee effects on performance, plasticity and developmental stability in a clonal plant. Ecol. Letters 3: 530–539.
- Galeuchet D.J., Holderegger R., Rutishauser R. and Schneller J.J. 2002. Isozyme diversity and reproduction of *Typha minima* populations on the upper River Rhine. Aquatic Botany 74: 19–32.
- Gauch H.G. Jr. and Whittaker R.H. 1981. Hierarchical classification of community data. J. Ecol. 69: 135–152.
- Gigon A., Langenauer R., Meier R. und Nievergelt C. 1996. Blaue Listen der erfolgreich erhaltenen oder geförderten Tier- und Pflanzenarten der Roten Listen. Schweizerischer Wissenschaftsrat 18: 1–96.
- Gotthard W. 1965. Die Küchenschelle (*Pulsatilla vulgaris* Mill.) im Ries. Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch. Pflanzengeogr. 84: 1–50.
- Heschel M.S. and Paige K.N. 1995. Inbreeding depression, environmental stress, and population size variation in scarlet gilia (*Ipomopsis aggregata*). Conserv. Biol. 9: 126–133.
- Hess H.E., Landolt E. and Hirzel R. 1970. Flora der Schweiz. Vol. II. Birkhäuser, Basel.
- Hill M.O. 1979. TWINSPLAN, a Fortran program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. Cornell University, Ithaca.
- Isler K. 1977. Beiträge zu Dr. Georg Kummers Flora des Kantons Schaffhausen mit Berücksichtigung der Grenzgebiete. Mitt. Natf. Ges. Schaffhausen 31: 7–121.
- Isler K. 1980. Beiträge zu Dr. Georg Kummers Flora des Kantons Schaffhausen mit Berücksichtigung der Grenzgebiete. Manuskript mit vielen unveröffentlichten Fundortsangaben. Stadtbibliothek Schaffhausen, Schaffhausen.
- Jussieu A. 1965. Ranunculaceae. In: Conert H.J., Hamann U., Schultze-Motel W. und Wagenitz G. (eds.). Illustrierte Flora von Mitteleuropa, 2. Aufl., Bd. III(3). Parey, Berlin: 53–341.
- Kähler W.-M. 1996. SPSS für Windows: eine Einführung in die Datenanalyse für die aktuellen Versionen. Vieweg, Braunschweig.
- Kapphan M. 1957. Untersuchungen zur Gesellschaftsbindung und Ökologie von *Pulsatilla* in Südwestdeutschland. Dissertation, Universität Tübingen.
- Kehlhofer E. 1920. Beiträge zur Pflanzengeographie des Kantons Schaffhausen Teil 2. Orell Füssli, Zürich.
- Keller O. 1992. Effects of nitrogen addition on the population dynamics and flowering of *Pulsatilla vernalis*. Can. J. Bot. 71: 732–736.
- Klecak G., Wohlgemuth T. und Schneller J. 1997. Regionale Florenwerke und ihre Bedeutung für die Rekonstruktion räumlicher und zeitlicher Dynamik seltener Pflanzenarten. Bot. Helv. 107: 239–262.
- Klein A. 1980. Die Vegetation an Nationalstrassenböschungen der Nordschweiz und ihre Eignung für den Naturschutz. Veröff. Geobot. Inst. ETH 72: 1–75.
- Korneck D., Schnittler M. und Vollmer J. 1996. Rote Liste der gefährdeten Pflanzenarten Deutschlands: Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzen (Pteridophyta und Spermatophyta). Schriftenr. Vegetationsk. 28: 21–187.
- Kratochwil A. 1988. Morphologische Änderungen im Blütenbereich in der Ontogenie von *Pulsatilla vulgaris* Mill. und ihre Bedeutung bei der Sippenabgrenzung. Bauhinia 9: 15–36.
- Kummer G. 1941. Die Flora des Kantons Schaffhausen mit Berücksichtigung der Grenzgebiete. Mitt. Natf. Ges. Schaffhausen Bd. XVII: 123–260.
- Lamont B.B., Klinkhamer P.G.L. and Witkowski E.T.F. 1993. Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia goodii* – a demonstration of the Allee effect. Oecologia 94: 446–450.
- Landolt E. 1991. Gefährdung der Farn- und Blütenpflanzen in der Schweiz mit gesamtschweizerischen und regionalen Roten Listen. BUWAL, Bern.
- Langenauer R. und Keel A. 2002. Aktionsplan Gewöhnliche Küchenschelle (*Pulsatilla vulgaris* Mill.) im Kanton Zürich. Fachstelle Naturschutz, Kanton Zürich.

- Menges E. S. 1988. Population biology of a rare prairie forb, *Silene regia* 1985–1987. Rep. Ohio Dep. Nat. Resources Indiana Acad. Sci. 131: 158–164.
- Nebel M. 1993. Ranunculaceen. In: Sebald O., Seybold S. und Philippe G. (Hrsg.): Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs. Band 1, Ulmer, Stuttgart, 235–321.
- Niklfeld H. und Schratt-Ehrendorfer L. 1998. Rote Listen gefährdeter Pflanzen Österreichs. Austria Medien Service, Graz.
- Oostermeijer J.G.B., Vant V. and Den Nijs J.C.M. 1994. Population structure of the rare, long-lived perennial *Gentiana pneumonanthe* in relation to vegetation and management in the Netherlands. J. Appl. Ecol. 31: 428–438.
- Papp M. and Precsenyi I. 1990. Morphology and development of the aboveground parts of *Pulsatilla pratensis* ssp. *hungarica* in natural habitat. Suppl. Acta Biol. Debrecina 21: 51–66.
- Paschke M., Abs C. and Schmid B. 2002. Effects of population size and pollen diversity on reproductive success and offspring size in the narrow endemic *Cochlearia bavarica* (Brassicaceae). Am. J. Bot. 89(8): 1250–1259.
- Petanidou T., den Nijs H.C.M. and Ellis-Adam A.C. 1991. Comparative pollination ecology of two rare Dutch *Gentiana* species, in relation to population size. Acta Horticult. 288: 308–312.
- Pfeifer E. 1998. Populationsbiologische Untersuchungen an *Pulsatilla vulgaris* Mill. in der Nordostschweiz. Diplomarbeit, Universität Zürich (Kopie in Bibliothek der Botanischen Institute der Universität Zürich).
- Ryser P. 1990. Influence of gaps and neighbouring plants on seedling establishment in limestone grassland. Veröff. Geobot. Inst. ETH 104: 1–71.
- Schade M. 1996. Zum Naturschutzwert sonniger, trockener Sekundärstandorte an Verkehrswegen des Zürcher Unterlandes: Blütenpflanzen und Moosflora im Wandel der Zeit. Diplomarbeit, Universität Zürich (Kopie in Bibliothek der Botanischen Institute der Universität Zürich).
- Sharitz R.R. and McCormick J.F. 1973. Population dynamics of two competing annual species. Ecology 54: 723–740.
- Suter W., Bürgi M., Ewald K.C., Baur B., Duelli P., Edwards P.J., Lachavanne J.-B., Nievergelt B., Schmid B. und Wildi O. 2000. Die Schweiz braucht eine Biodiversitätsstrategie. Forum Biodiversität Schweiz, Hotspot 2000 (1): 5–6.
- ter Braak C.J.F. and Smilauer P. 1998. CANOCO reference manual and user's guide to CANOCO for WINDOWS version 4. Centre for Biometry, Wageningen.
- Vust M. und Galland P. 2002. Geschützte Pflanzen der Schweiz. Ott Verlag, Thun.
- Weiglin C. 1995. Freilandökologische Untersuchungen und Gewächshausexperimente zur Effizienz hygroskopisch beweglicher Diasporen von Spermatophyten. Bibl. Bot. 145: 32–62.
- Wells T.C.E. and Barling D.M. 1958. *Pulsatilla vulgaris* Mill. List British Vasc. Pl. 44: 275–292.
- Welten M. und Suter R. 1982. Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen der Schweiz Band I. Birkhäuser, Basel.
- Widen B. 1993. Demographic and genetic effects on reproduction as related to population size in the rare, perennial herb *Senecio integrifolius*. Biol. J. Linn. Soc. 50: 179–195.
- Witschel M. 1980. Xerothermvegetation und dealpine Vegetationskomplexe in Südbaden. Vegetationskundliche Untersuchungen und die Entwicklung eines Wertungsmodells für den Naturschutz. Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 17: 1–212.