

Wenn Gämsen Schafe ersetzen: Fallstudie zu den Auswirkungen auf die Diversität von alpinen Rasen

Replacement of sheep by chamois: a case study of grazing effects on the diversity of alpine grasslands

Stefan Widmer^{1,*} , Matthias Riesen², Bertil O. Krüsi³,
Jürgen Dengler¹  & Regula Billeter¹

¹Forschungsgruppe Vegetationsökologie, Institut für Umwelt und Natürliche Ressourcen (IUNR),
Zürcher Hochschule für Angewandte Wissenschaften (ZHAW),
Grüentalstr. 14, 8820 Wädenswil, Schweiz;

²Forschungsgruppe Umweltplanung, Institut für Umwelt und Natürliche Ressourcen (IUNR), Zürcher
Hochschule für Angewandte Wissenschaften (ZHAW), Grüentalstr. 14, 8820 Wädenswil, Schweiz;

³Poststrasse 1, 8713 Uerikon, Schweiz

*Korrespondierender Autor, E-Mail: stefan.widmer@zhaw.ch

Zusammenfassung

Um den Einfluss der Aufgabe der sommerlichen Schafbeweidung in alpinen Gebieten (Schafsömerung) und die Einwanderung von Gämsen (*Rupicapra rupicapra*) auf die floristische und zoologische Vielfalt zu untersuchen, wurden im Gebiet Graue Hörner (Kanton St. Gallen, Schweiz) drei Gebiete einer Chronosequenz (Raum-für-Zeit-Ersatz) verglichen: 1. eine jährlich kurz, aber intensiv genutzte Schafweide (ca. 81 bzw. 195 Schafe ha⁻¹) (SB0), 2. eine seit fünf Jahren aufgegebene Schafweide, die heute von ca. 1 Gämsen ha⁻¹ genutzt wird (SB5), 3. eine seit 19 Jahren aufgegebene Schafweide, die von ca. 5 Gämsen und 1 Steinbock ha⁻¹ genutzt wird (SB19). In den zwei am häufigsten vertretenen Vegetationstypen *Poion alpinae* und *Nardion* wurde die Vegetation auf zwei Flächengrößen (10 m² und 200 m²) erhoben und die floristische Diversität und Ähnlichkeiten zwischen den Gebieten verglichen. Auf insgesamt dreizehn Flächen wurden zudem die Tagfalter und Heuschrecken aufgenommen. Im Gebiet SB0 war das *Nardion* am häufigsten, in den Gebieten SB5 und SB19 das *Poion alpinae*. Die Unterschiede der mittleren Artenzahl in den drei Gebieten auf 10 bzw. 200 m² waren weder beim *Poion alpinae* noch beim *Nardion* signifikant. Die *Poion alpinae*-Aufnahmen auf 200 m² wiesen im Gebiet SB19 mit einem Mittel von 46,8 jedoch 6 Arten mehr auf als im Gebiet SB0. Die Gebiete SB0 und SB19 waren sowohl bei den *Poion alpinae*- als auch den *Nardion*-Aufnahmen floristisch am unähnlichsten. Im beweideten Gebiet SB0 konnten insgesamt mehr Tagfalter- und Heuschreckenarten erfasst werden als in den nicht mehr mit Schafen beweideten Gebieten, wobei der Unterschied nur bei den Heuschrecken signifikant war. Dass in den Gebieten, die seit fünf bzw. 19 Jahren nicht mehr mit Schafen beweidet werden, die Artenzahl bei den Gefässpflanzen nicht signifikant anders war als in dem mit Schafen beweideten Gebiet, zeigt, dass die floristische Diversität von alpinen Rasen innerhalb von rund 20 Jahren auf die Ablösung von Schafen durch Gämsen nur wenig reagiert hat. Es lässt sich kein stark negativer Effekt der Schafbeweidung nachweisen, obwohl ein Trend besteht, dass die Diversität ohne Schafbeweidung grossflächig (200 m²) höher ist. Die Unterschiede in der floristischen Zusammensetzung und den Mengenanteilen der Arten deuten darauf hin, dass die Schafbeweidung einen anderen Einfluss auf die Vegetation hat als die extensivere Beweidung durch wildlebende Herbivoren. Auch der hohe Anteil des *Nardion* im Gebiet SB0 kann wahrscheinlich auf die Schafbeweidung zurückgeführt werden.

Abstract

To study how the cessation of transhumant sheep grazing in alpine areas influences biodiversity, three study sites along a chronosequence (space-for-time substitution) were studied in the Canton of St. Gallen (Switzerland): (i) an intensively used sheep pasture (approx. 81 and 195 sheep ha⁻¹) (SB0), (ii) a sheep pasture abandoned since five years and now used by approx. 1 chamois ha⁻¹ (SB5), and (iii) a sheep pasture abandoned since 19 years and now used by about 5 chamois and 1 ibex ha⁻¹ (SB19). Focussing on the two most frequent vegetation types, *Poion alpinae* and *Nardion*, we compared vascular plant diversity and floristic similarity among the three study sites at two grain sizes (10 m² and 200 m²). In addition, butterfly and orthopteran species were mapped. In SB0, *Nardion* was the most frequent vegetation type, whereas in SB5 and SB19 *Poion alpinae* prevailed. Mean plant species richness on 10 m² and 200 m² did not differ significantly between the three sites of the chronosequence for either *Poion alpinae* or *Nardion*. Only for the 200-m² plots of the *Poion alpinae*, we found a substantial but non-significant increase in plant species richness (46.8 vs. 40.8 species). The two extreme points of the chronosequence, SB0 and SB19, were most dissimilar in their floristic composition. In SB0, more butterfly and orthopteran species were recorded than in the areas no longer grazed by sheep, but the difference was significant only for the latter. The fact that the vascular plant species richness at the studied grain sizes did not differ significantly along the 19-year chronosequence suggests, that alpine grasslands respond very slowly to changes such as the replacement of sheep by chamois and ibex. However, it also suggests, that sheep have no major adverse effects on alpine grasslands, even though there seems to be a trend towards increased large-scale diversity when sheep are replaced by wild ungulates. In contrast, sheep grazing clearly influenced vegetation composition. For example, the higher frequency of *Nardion* grasslands and typical *Nardion* species in SB0 might be attributed to the effects of relatively intense sheep grazing.

Keywords: alpine, chamois, diversity, grassland, grazing, *Nardion*, *Poion alpinae*, sheep, Switzerland, vegetation

1. Einleitung

Herbivoren spielen eine zentrale Rolle in der Dynamik von Pflanzengesellschaften (CRAWLEY 1983). Die Vielfalt der Vegetation wird durch Herbivorie direkt und indirekt beeinflusst (CRAWLEY 1983, OLFF & RITCHIE 1998, EVJU et al. 2010). Grössere Weidetiere können Pflanzen fördern, indem sie durch Zoochorie Diasporen verbreiten (CRAWLEY 1983, YU et al. 2012) und durch Tritt Lücken in der Vegetation schaffen, welche Nischen für die Ansiedlung von Pflanzen bieten (ROOK et al. 2004, GIBSON 2009). Die Ausscheidung von Urin und Fäkalien kann kleinräumig zu höheren Nährstoffkonzentrationen führen, wodurch die Verhältnisse der interspezifischen Konkurrenz verändert werden (ROOK et al. 2004, GIBSON 2009). Der wahrscheinlich wichtigste Mechanismus, durch den Herbivoren die Artenzahl, Diversität und floristische Zusammensetzung ändern, ist jedoch die selektive Beweidung von Pflanzen und Pflanzenorganen. Dies kann sich direkt auswirken, indem nicht weidetolerante Arten aus dem lokalen Artenpool verschwinden. Bedeutender sind aber die indirekten Auswirkungen (CRAWLEY 1983). Durch selektiven Fraß von Pflanzenteilen werden Fitness und Wachstums von Pflanzen verändert (GIBSON 2009), was sich auf die interspezifischen Wechselbeziehungen zwischen den Pflanzen auswirkt (GRIME 1973). Durch die Entfernung von Biomasse kann unter anderem die Konkurrenz um Licht vermindert werden. Dadurch können die negativen Effekte der Eutrophierung auf die Biodiversität abgeschwächt werden (BORER et al. 2014). Wird durch Herbivorie die Abundanz dominanter Pflanzen reduziert, kann dies einen positiven Effekt insbesondere auf die kleinräumige Biodiversität haben, weil Ressourcen für andere Pflanzenarten frei werden (KOERNER et al.

2018). Umgekehrt kann der Effekt auf die Diversität negativ ausfallen, wenn durch die Beweidung die Dominanz von Pflanzen gefördert wird, die von den Weidetieren nicht gefressen werden (KOERNER et al. 2018).

Beweidung stellt somit einen komplexen ökologischen Prozess dar (AUSTRHEIM et al. 2007). Ob sich beispielsweise eine Beweidung durch selektiv weidende Nutztiere wie Schafe (NEGI et al. 1993, ROOK et al. 2004, HÜLBER et al. 2005, LANTA et al. 2014) positiv oder negativ auf die floristische Diversität eines Gebietes auswirkt, hängt von den Eigenschaften der Beweidung wie ihrer Intensität (KOMAC et al. 2014, 2015; GANJURJAV et al. 2015, TÓTH et al. 2018, ZHANG et al. 2018), Frequenz (AUSTRHEIM & ERIKSSON 2001) oder dem Weidesystem (MEISSER & CHATELAIN 2010, WANG et al. 2018) und von abiotischen Umweltfaktoren ab (MILCHUNAS et al. 1988, DORJI et al. 2014, ROSS et al. 2016, RODRIGUEZ et al. 2018). Ebenso sind die Eigenschaften des betroffenen Pflanzenbestandes ausschlaggebend (KOERNER et al. 2018). Generell ist nach der *Intermediate-Disturbance-Hypothesis* (CONNELL 1978) und der Fachliteratur (GRIME 1973, OLFF & RITCHIE 1998) bei extensiver Beweidung eine höhere floristische Vielfalt als bei intensiverer oder vollständig fehlender Nutzung zu erwarten. Allerdings wird dieses generelle Muster durch die Produktivität der Standorte modifiziert, so dass bei wenig produktiven Standorten schon geringe Beweidung zu einer Reduktion der Biodiversität führen kann (BAKKER et al. 2006, HUSTON 2014).

In Europa weisen im Allgemeinen semi-natürliche Grasländer die höchste Biodiversität auf, also jene, die durch den Menschen geschaffen wurden und durch Mahd oder Beweidung geringer Intensität und ohne künstliche Düngung bewirtschaftet werden (WILSON et al. 2012, DENGLER et al. 2014). Allerdings führen die aktuellen sozioökonomischen Rahmenbedingungen dazu, dass in entlegenen und wenig produktiven Gebieten Europas die Graslandnutzung mehr und mehr aufgegeben wird (DENGLER & TISCHEW 2018) – und dazu zählen insbesondere die Bergweiden (DULLINGER et al. 2003, BAUR et al. 2007, VASSILEV et al. 2011, COCCA et al. 2012).

Während in den Tieflagen Europas die Auswirkung verschiedener Beweidungssysteme bezüglich Nutzungsintensitäten und Weidetieren auf die Biodiversität eingehend erforscht ist (BAKKER 1989, REDECKER et al. 2002, ZERBE & WIEGLEB 2009, BLAKESLEY & BUCKLEY 2016), ist die Kenntnis zu Alpweiden der subalpinen und alpinen Stufe bislang nicht sehr umfassend (DULLINGER et al. 2003, SPIEGELBERGER et al. 2006). Zugleich gehören alpine Rasen in der Paläarktis zu den Lebensräumen mit besonders hoher Artenvielfalt an Gefäßpflanzen (DENGLER et al. 2020). Oberhalb der Waldgrenze in der alpinen Höhenstufe führt eine Nutzungsaufgabe anders als in tieferen Lagen nicht zur Wiederbewaldung (KÖRNER 2003). Auch ist das Beenden der Beweidung durch Rinder oder Schafe nicht gleichzusetzen mit einem vollständigen Wegfall der Beweidung, denn Wildtiere wie Gämsen (*Rupicapra rupicapra*), Alpensteinböcke (*Capra ibex*) oder Alpenmurmeltiere (*Marmota marmota*) werden solche Flächen typischerweise nach einer Nutzungsaufgabe wieder oder mehr beweidet. Wie sich ein solcher Wechsel von Nutztierbeweidung zu Wildtierbeweidung in den europäischen Alpen auswirkt, ist aber bislang nicht umfassend geklärt. Einige Untersuchungen fanden auf ehemals von Nutztieren beweideten Flächen, die später von Wildtieren übernommen wurden, eine Zunahme der Gefäßpflanzenarten (SCHÜTZ et al. 2003, VITTOZ et al. 2009). Zugleich gibt es Untersuchungen aus den europäischen Alpen, die einen erheblichen Rückgang der Gefäßpflanzenartenvielfalt nach Nutzungsaufgabe von Alpweiden feststellten (DULLINGER et al. 2003).

Ziel unserer Arbeit ist es, den Kenntnisstand zu den Effekten der Aufgabe der trans-humanten Schafbeweidung im Sommer (Schafsommerung) in den europäischen Alpen zu erweitern. Dazu haben wir im eidgenössischen Jagdbanngebiet "Graue Hörner" (Kanton St. Gallen, Schweiz) untersucht, wie sich eine solche Nutzungsaufgabe und die darauffolgende natürliche Beweidung durch Gämsen auf die floristische Vielfalt und die floristische Zusammensetzung von alpinen Rasen auswirkt. Ergänzend haben wir die faunistische Diversität der Tagfalter und Heuschrecken einbezogen. Diese beiden Artengruppen enthalten Lebensraumspezialisten, die rasch auf Umweltveränderungen reagieren und deshalb gute Bioindikatoren für die ökologische Qualität von Lebensräumen sind (GERLACH et al. 2013). Tagfalter sind zudem gute Zeiger für den Blütenreichtum und die Pflanzenartenzusammensetzung (WERMEILLE et al. 2014), Heuschrecken für die kleinräumige Strukturvielfalt (MONNERAT et al. 2007).

Verglichen wurden drei Gebiete: (1) ein Gebiet, das jährlich relativ intensiv mit Schafen beweidet wird (SB0), (2) ein Gebiet, in dem die Schafbeweidung vor fünf Jahren beendet wurde und das seither von einem mittelgroßen Gämsenrudel mit ca. 1 Tier pro ha als Habitat genutzt wird (SB5), sowie (3) ein Gebiet, das seit 19 Jahren nicht mehr mit Schafen beweidet wird und das seither von einem Gämsenrudel mit ca. 5 Tieren pro ha und einem Steinbock pro ha als Weidefläche genutzt wird (SB19). Es kann davon ausgegangen werden, dass die Übernahme und zunehmende Nutzung (R. Wildhaber, Wildhüter, pers. Mitteilung) der Rasen durch Gämsen (und Steinböcke) nach Aufgabe der Schafbeweidung dem üblichen Muster in einem alpinen Gebiet mit intakten Wildtierbeständen entspricht. Die drei Gebiete können deshalb als Chronosequenz (Raum-für-Zeit-Ersatz) betrachtet werden, was die Untersuchung der Auswirkungen durch die Ablösung von Schafen durch Gämsen (und Steinböcke) auf die Diversität und Zusammensetzung von alpinen Rasen erlaubt.

Die Fragestellung der Untersuchung ist aus mehreren Gründen relevant: Es wird erwartet, dass der Rückgang der Schafsommerung in der Schweiz weiter anhält (MACK & FLURY 2014). Gleichzeitig wurden auf nationaler (BAFU 2017) sowie kantonaler Ebene (KANTON ST. GALLEN 2017) Maßnahmen eingeleitet mit dem Ziel, die Biodiversität zu erhalten und zu fördern, was auch einen der heutigen Hauptzwecke der Jagdbanngebiete darstellt (BAFU 2010). In der vorliegenden Studie wurde untersucht, welchen Einfluss Art und Anzahl der Weidetiere (viele Schafe vs. wenige Gämsen vs. mäßig viele Gämsen) auf die floristische und faunistische Vielfalt und die Artenzusammensetzung der untersuchten alpinen Rasen haben.

2. Untersuchungsgebiet und Methoden

2.1 Untersuchungsgebiet

Die Untersuchung wurde an der Alpennordflanke im eidgenössischen Jagdbanngebiet Graue Hörner (Kanton St. Gallen, Schweiz) (BAFU 2010) auf einer Höhe von 1950 bis 2300 m ü. M. durchgeführt. Ursprüngliches Ziel des Jagdbanngebietes war es, die wildlebenden Huftierbestände durch ein Schongebiet anzuheben (SCHWITTER et al. 2004). Nachdem dies erreicht wurde, dient das Jagdbanngebiet heute dazu, seltene und bedrohte Säugetiere sowie Vögel und deren Lebensräume zu schützen (BAFU 2010).

Die mittlere Jahrestemperatur des Jagdbanngebietes beträgt auf 2500 m ü. M. ca. -2 °C (SCHWITTER et al. 2004). Der mittlere Jahresniederschlag beträgt etwa 1800 mm (METEO SCHWEIZ 2014). Auf 2000 m ü. M. liegt im Jagdbanngebiet während 6,5–8 Monaten Schnee (SCHWITTER et al. 2004). Geologisch wird das Gebiet von Flyschgesteinen dominiert (SCHWITTER et al. 2004), weshalb keine Rückschlüsse gezogen werden können, ob der Boden basenreich oder -arm ist.

Tabelle 1. Übersicht der drei Untersuchungsgebiete. Die Schafweide umfasst zwei Koppeln mit unterschiedlicher Beweidung. Bei der Berechnung Tiere*Tage ha⁻¹ wurde beim Gebiet SB5 von einer Vegetationsperiode (= Weidedauer) von 80 Tagen ausgegangen, beim Gebiet SB19 von einer Vegetationsperiode von 75 Tagen.

Table 1. Overview of the three study areas. The sheep pasture includes two paddocks with different grazing regime. The calculation of animals*days ha⁻¹ was based on a vegetation period (= grazing period) of 80 days for area SB5 and 75 days for area SB19.

Name	Gebiet	Koordinaten	Größe [km ²]	Höhe [m ü. M.]	Mittlere Neigung [°]	Schafe	Dichte Weidetiere	Tiere* Tage ha ⁻¹
SB0	Chilchlenen	46°98' N; 9°22' E	0,08	1950–2150	37	Beweidung mit Schafen	81 Schafe/ha 195 Schafe/ha	970 2138
SB5	Heubützli	46°57' N; 9°17' E	0,16	2100–2250	23	seit 2013 ohne Schafe	1 Gämse/ha	89
SB19	Ritschli	46°57' N; 9°18' E	0,14	2200–2300	16	seit ca. 1999 ohne Schafe	5 Gämse/ha 1 Steinbock/ha	592

Bias in den Mittelwerten ist durch eine abweichende Rasterweite nicht denkbar, allenfalls könnte die Varianz der Daten im Gebiet mit der geringeren Rasterweite etwas geringer sein, was aber statistisch irrelevant ist, da das vorgesehene statistische Verfahren (ANOVA, siehe unten) sehr robust gegenüber geringen bis mittleren Verletzungen der Annahme von Varianzhomogenität ist (QUINN & KEOUGH 2002). An jedem Rasterpunkt wurde auf einer 10 m² großen Kreisfläche ($r = 1,78$ m) der Lebensraumtyp gemäß DELARZE et al. (2015), welcher ungefähr einem pflanzensoziologischen Verband entspricht, mit dem dichotomen Schlüssel des Monitoring-Programms "Arten und Lebensräume Landwirtschaft – Espèces et milieux agricoles" (ALL-EMA; BUHOLZER et al. 2015) bestimmt.

Basierend auf der Lebensraumkartierung wurden die zwei häufigsten Lebensraumtypen, *Poion alpinae* Gams ex Oberd. 1950 und *Nardion strictae* Br.-Bl. 1926, für die Vegetationsaufnahmen ausgewählt. Diese erfolgten auf dem Raster der Lebensraumkartierung auf zwei Flächengrößen, wodurch berücksichtigt werden konnte, dass der Einfluss der Beweidung auf die Diversität von der räumlichen Skala abhängt (OLFF & RITCHIE 1998, DE BELLO et al. 2007). Auf der Aufnahmefläche von 10 m² ($r = 1,78$ m) wurden alle Gefäßpflanzenarten und ihre Deckung in Prozent erhoben, auf einer erweiterten Kreisfläche von 200 m² ($r = 7,97$ m) wurden alle zusätzlich auftretenden Gefäßpflanzenarten erfasst (Präsenz/Absenz). Die Nomenklatur folgte der Checkliste 2017 der Gefäßpflanzenflora der Schweiz (JUILLERAT et al. 2017).

In jedem der drei Untersuchungsgebiete wurden mindestens 10 *Poion alpinae*-Aufnahmen und mindestens fünf *Nardion*-Aufnahmen durchgeführt, wobei darauf geachtet wurde, dass mit den Aufnahmen das gesamte Beweidungsintensität-Spektrum abgedeckt wurde, da die Beweidung auch innerhalb einer Weide nicht homogen ist (GIBSON 2009). Je Gebiet wurden fünf weitere Vegetationsaufnahmen unabhängig von der Beweidungsintensität und dem Lebensraumtyp gleichmäßig auf das Gebiet verteilt, um dieses besser zu repräsentieren, was zu 20 Aufnahmen pro Gebiet führte. Die Vegetationsaufnahmen dieser Untersuchung sollen in der entstehenden nationalen Vegetationsdatenbank "Veg.CH" bereitgestellt werden.

2.3 Lokale faunistische Erhebungen

Die faunistischen Erhebungen der Tagfalter- und Heuschreckenarten wurden im Jahr 2018 basierend auf 50 m × 50 m großen quadratischen Untersuchungsflächen durchgeführt. Die je vier Flächen in den Teilgebieten SB19 und SB5 sowie die fünf Flächen im Teilgebiet SB0 wurden so gewählt, dass eine möglichst homogene und ausgewogene Verteilung bezüglich der Nutzung und des Lebensraumtyps im Gebiet erreicht wurde. Jedes Teilgebiet wurde fünf Mal besucht, um ein möglichst vollständiges Artenspektrum und aussagekräftige Informationen zu den Abundanzen der Tagfalter und

Heuschrecken zu erhalten. In den Untersuchungsflächen wurden während je 45 Minuten quantitativ die Anzahl Individuen pro Art durch systematisches Abschreiten der ganzen Fläche kartiert. Die Tagfalter wurden zur Bestimmung gefangen und die Heuschrecken wurden zusätzlich akustisch bestimmt. Die Begehungen fanden von Mitte Juni bis Ende August bei konstant guten Witterungsbedingungen zwischen ca. 10 Uhr und spätestens 16 Uhr statt.

2.4 Statistische Analysen

In der Statistikumgebung R ver. 3.5.2 (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2018) wurde die Funktion "diversity" des Paketes "vegan" (OKSANEN et al. 2018) verwendet, um den Shannon-Diversitätsindex und die Shannon-Evenness zu berechnen. Die mittleren gewichteten (10 m²-Aufnahmeflächen) resp. ungewichteten (200 m²-Aufnahmeflächen) Zeigerwerte gemäß LANDOLT et al. (2010) wurden mit der Funktion «functcomp» des Paketes «FD» (LALIBERTÉ & LEGENDRE 2010) berechnet. Die Funktion "vegdist" wurde genutzt, um die Unähnlichkeit ("dissimilarity") zwischen den Aufnahmen nach Bray-Curtis (10 m²-Aufnahmen) bzw. Sørensen (200 m²-Aufnahmen) zu ermitteln. Für diesen Zweck wurden die Deckungsschätzungen in % der 10 m²-Aufnahmen mit dem natürlichen Logarithmus transformiert. Anschließend wurde die Unähnlichkeit in die floristische Ähnlichkeit umgerechnet (1 - Unähnlichkeits-Index). Es resultieren Werte zwischen 0 und 1, wobei 1 bedeutet, dass die verglichenen Aufnahmen dieselbe Artzusammensetzung aufweisen und im Falle der 10 m²-Aufnahmen jede Arte dieselbe Deckung aufweist, während bei maximaler Verschiedenheit der Indexwert 0 ist (LEGENDRE & LEGENDRE 2012).

Um die floristische Diversität und die Ähnlichkeiten zwischen den Gebieten zu vergleichen, wurde eine einfache Varianzanalyse (ANOVA) verwendet. Der Post-hoc-Test Tukey wurde mit der Funktion "HSD.test" des Paketes "agricolae" (DE MENDIBURU 2019) durchgeführt, wenn der p-Wert der ANOVA < 0,05 betrug. Für die quantitative Betrachtung der floristischen Zusammensetzung wurde mit der Funktion "rankabundance" des Paketes "BiodiversityR" (KINDT & COE 2005) die proportionale Abundanz (Deckung Art / Gesamtdeckung aller Arten) der Arten für die einzelnen Vegetationstypen pro Gebiet berechnet. Die Software Canoco 5.11 (TER BRAAK & SMILAUER 2012) wurde verwendet, um eine Kanonische Korrespondenzanalyse (CCA) mit der Interaktion zwischen Lebensraum und Gebiet als erklärende Variable getrennt für die beiden Aufnahmeflächengrößen zu erstellen.

Für die Mittelwertvergleiche bei den Tagfalter- und Heuschreckenarten pro Begehung kam mangels Normalverteilung der Daten ein parameterfreier Kruskal-Wallis-Rangsummentest zur Anwendung. Die Post-hoc-Vergleiche basieren auf paarweisen Wilcoxon-Tests. Um den Zusammenhang zwischen den Artenzahlen der Gefäßpflanzen und jenen der Tagfalter bzw. Heuschrecken zu vergleichen wurden die naheliegenden 200 m²-Aufnahmeflächen der Vegetation gemittelt.

3. Ergebnisse

3.1 Vegetationstypen und Zeigerwerte der Untersuchungsgebiete

Im Gebiet mit Schafbeweidung (SB0) war der Lebensraum *Nardion* mit 56 % der Aufnahmen häufiger als das *Poion alpinae* (39 %) (Tab. 2). In den Gebieten, die seit 5 (SB5) bzw. 19 (SB19) Jahren nicht mehr mit Schafen beweidet wurden, trat der Lebensraum *Poion alpinae* dagegen häufiger (63 % bzw. 80 %) auf als das *Nardion* (SB5: 9 %; SB19: 14 %). Im Gebiet SB0 wurden 6 % der Aufnahmen dem Lebensraum *Rhododendro-Vaccinion* zugeordnet. Der Lebensraum *Caricion ferrugineae* kam im Gebiet SB5 auf 18 % der Aufnahmeflächen vor. Vier weitere Lebensraumtypen waren in diesem Gebiet nur ein- bis zweimal vertreten. Im Gebiet SB19 wurde neben den *Poion alpinae*- und *Nardion*-Aufnahmen noch dreimal der Lebensraumtyp *Seslerion* festgestellt (Tab. 2). Die gewichteten (10 m²-Aufnahmen) resp. ungewichteten (200 m²-Aufnahmen) mittleren Zeigerwerte

Tabelle 2. Häufigkeit der Vegetationstypen bzw. Lebensräume nach DELARZE et al. (2015) in den drei Untersuchungsgebieten.

Table 2. Frequency of vegetation types i.e. habitats according to DELARZE et al. (2015) in the three study areas.

Vegetationstyp	SB0 n = 54	SB5 n = 57	SB19 n = 50
4.5.4 Bergfettweide, <i>Poion alpinae</i>	39 %	63 %	80 %
4.3.5 Borstgrasrasen, <i>Nardion</i>	56 %	9 %	14 %
4.3.1 Blaugrashalde, <i>Seslerion</i>	– %	4 %	6 %
4.3.3 Rostseggenhalde, <i>Caricion ferrugineae</i>	– %	18 %	– %
5.4.5 Alpenrosenheide, <i>Rhododendro-Vaccinion</i>	6 %	– %	– %
2.2.3 Kalkreiches Kleinseggenried, <i>Caricion davallianae</i>	– %	4 %	– %
2.3.2 Nährstoffreiche Feuchtwiesen, <i>Calthion</i>	– %	2 %	– %
7.1.7 Alpine Lägerflur, <i>Rumicion alpini</i>	– %	2 %	– %

(LANDOLT et al. 2010) der Vegetationsaufnahmen zeigten, dass die standörtlichen Unterschiede zwischen den Gebieten gering und diese somit vergleichbar sind. Nur der Mittelwert der Durchlüftungszahl, welche die Sauerstoffversorgung des Bodens kennzeichnet (LANDOLT et al. 2010), der 10 m²- *Poion alpinae* Aufnahmen unterschied sich um mehr als 0,5 (Daten nicht gezeigt).

3.2 Artendiversität der *Poion alpinae*- und *Nardion*-Rasen

Die mittlere Anzahl der Gefäßpflanzenarten auf den 10 m² großen Aufnahmeflächen unterschied sich weder bei den Aufnahmen des *Poion alpinae* (SB0: 31,2; SB5: 30,0; SB19: 31,2; $p = 0,822$) noch bei jenen des *Nardion* (SB0: 30,7; SB5: 26,5; SB19: 26,7; $p = 0,174$) signifikant zwischen den drei Gebieten (Abb. 2). Bei den 200 m²-Aufnahmen wies der Vegetationstyp *Poion alpinae* im SB19 eine etwas höhere mittlere Anzahl Arten (46,8) auf als die Gebiete SB5 (43,8) und SB0 (40,8); die Unterschiede zwischen den Gebieten waren jedoch nicht signifikant ($p = 0,159$; Abb. 2). Kleiner und ebenfalls nicht signifikant waren die Unterschiede im Lebensraum *Nardion* (SB0: 42,1; SB5: 37,0; SB19: 42,4; $p = 0,287$; Abb. 2).

Das Gebiet mit Schafbeweidung wies beim Vegetationstyp *Poion alpinae* gemäß dem Shannon-Index eine signifikant höhere ($p = 0,008$) mittlere Diversität (2,5) auf als die seit fünf (2,2) bzw. 19 Jahren (2,1) nicht mehr mit Schafen beweideten aber seither leicht bzw. moderat von Gämsen beweideten Gebiete. Dieser Unterschied ist auf die höhere Evenness der Arten im Gebiet mit Schafbeweidung zurückzuführen (SB0: 0,73; SB5: 0,66; SB19: 0,63; $p = 0,009$). Bei den *Nardion*-Aufnahmen gab es sowohl beim Shannon-Index (SB0: 1,8; SB5: 1,9; SB19: 1,7; $p = 0,607$) als auch bei der Evenness (SB0 = 0,52; SB5 = 0,57; SB19: 0,51; $p = 0,461$) keine signifikanten Unterschiede zwischen den drei Untersuchungsgebieten (Abb. 2).

3.3 Floristische Zusammensetzung

Bei den 10 m²-Aufnahmen war die floristische Ähnlichkeit (1-Bray-Curtis) zwischen den Gebieten SB0 und SB19 signifikant kleiner (0,33; $p < 0,001$) als zwischen SB0 und SB5 (0,38) oder SB5 und SB19 (0,38) (Abb. 3). Bei den 200 m²-Aufnahmen war die Ähnlichkeit

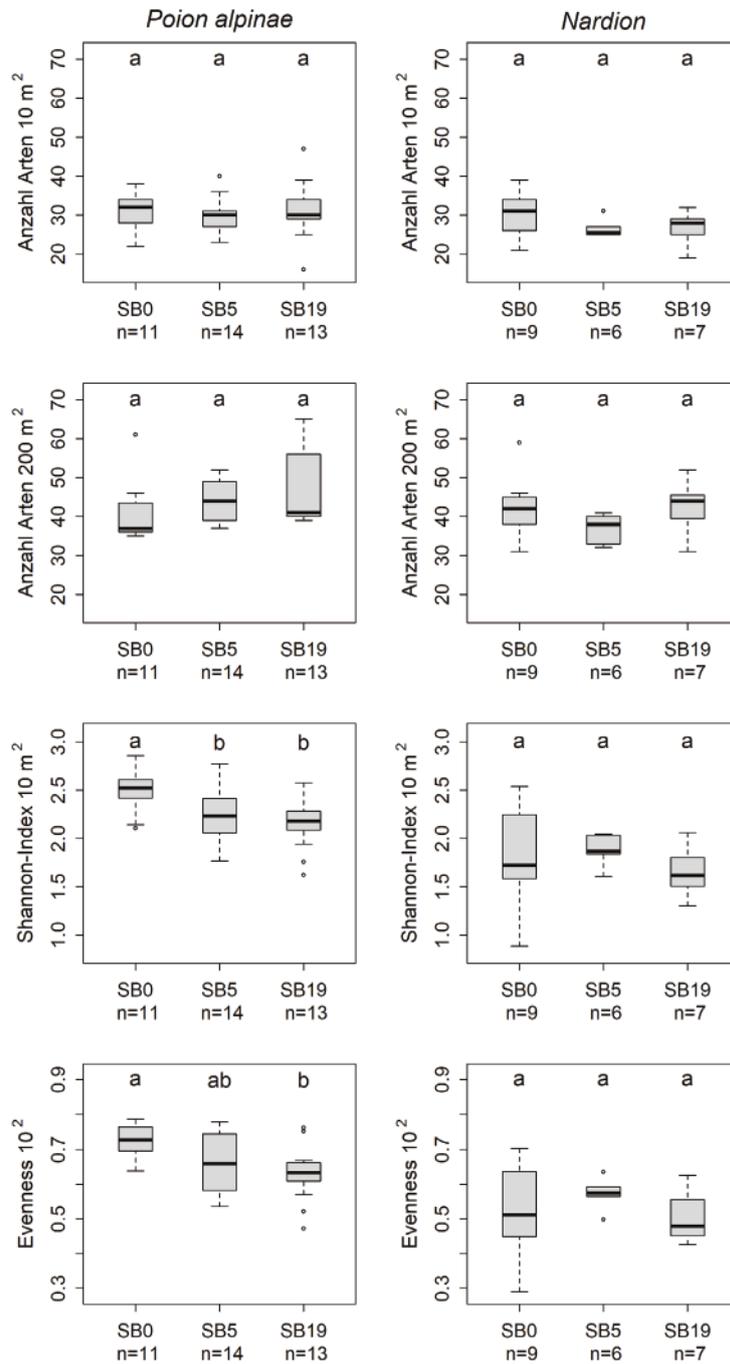


Abb. 2. Artenzahl, Shannon-Index und Evenness der *Poion alpinae*- (links) und *Nardion*-Aufnahmen (rechts) in den drei Untersuchungsgebieten. Gebiete mit unterschiedlichen Buchstaben waren signifikant verschieden.

Fig. 2. Species richness, Shannon index and Evenness of the *Poion alpinae*- (left) and *Nardion* relevés (right) in the three study areas. Areas with different letters were significantly different.

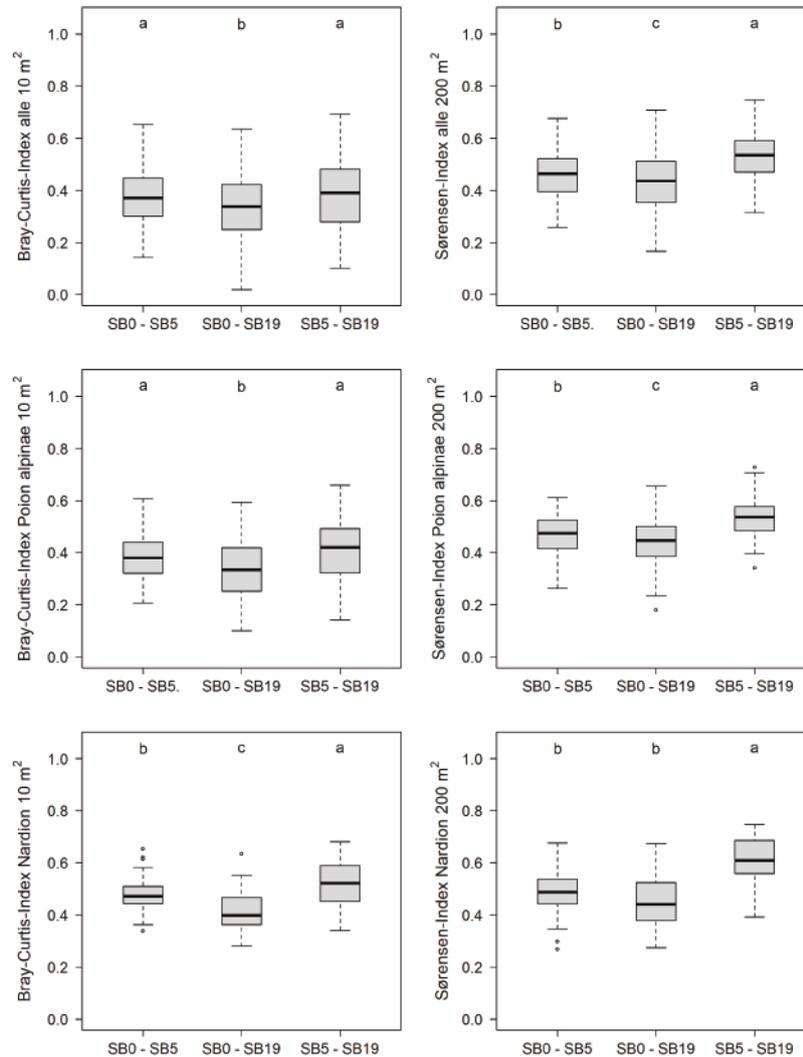


Abb. 3. Floristische Ähnlichkeit der 10 m²- und 200 m²-Aufnahmen in den drei Untersuchungsgebieten mit allen Aufnahmen (oben), nur den *Poion alpinae*-Aufnahmen (Mitte) und nur den *Nardion*-Aufnahmen (unten). Signifikante Unterschiede sind mit unterschiedlichen Buchstaben gekennzeichnet.

Fig. 3. Floristic similarity of the 10 m² and 200 m² relevés of the three study areas with all relevés (top), only the *Poion alpinae* relevés (middle) and only the *Nardion* relevés (bottom). Significant differences are shown with different letters.

(nach Sørensen) zwischen den Gebieten SB0 und SB19 (0,43) signifikant kleiner, die Ähnlichkeit zwischen den Gebieten ohne Schafbeweidung (0,53) signifikant größer als zwischen den Gebieten SB0 und SB5 (0,46) ($p < 0,001$).

Werden die Aufnahmen der beiden Vegetationstypen *Poion alpinae* und *Nardion* separat betrachtet, ergibt sich ein ähnliches Bild (Abb. 3). Sowohl die CCA der 10 m²-Aufnahmen (Artdeckung in %) als auch jene der 200 m²-Aufnahmen (Präsenz/Absenz) zeigten einen

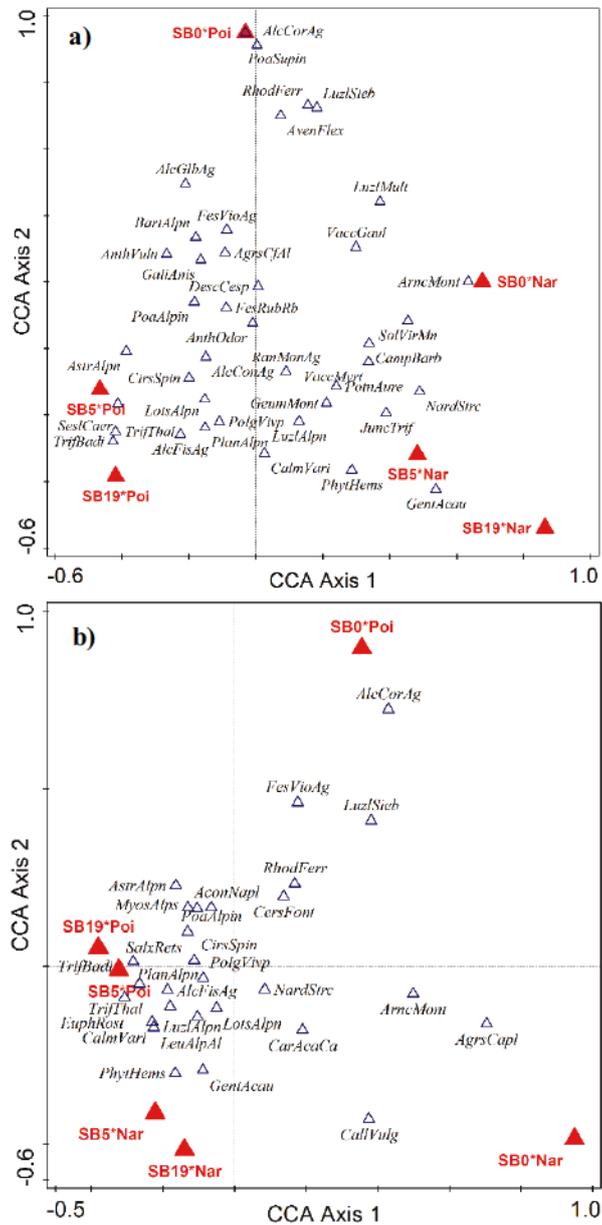


Abb. 4. a) CCA der Gefäßpflanzenartenzusammensetzung auf den 10 m²-Aufnahmen mit der erklärenden Variable Vegetationstyp (Poi = *Poion alpinae* / Nar = *Nardion*) * Gebiet. Die 1. Achse erklärt 7,57 % der Variation, die zweite Achse 5,50 %. **b)** CCA der Gefäßpflanzenartenzusammensetzung auf den 200 m²-Aufnahmen mit der erklärenden Variable Vegetationstyp (Poi = *Poion alpinae* / Nar = *Nardion*) * Gebiet. Die 1. Achse erklärt 5,42 % der Variation, die zweite Achse 3,11 %.

Fig. 4. a) CCA of the vascular plant species composition of the 10 m² relevés with the explanatory variable vegetation type (Poi = *Poion alpinae* / Nar = *Nardion*) * study area. 1. axis explains 7.57% of the variation, 2. axis 5.50%. **b)** CCA of vascular plant species composition on the 200 m² images with the explanatory variable Vegetation type (Poi = *Poion alpinae* / Nar = *Nardion*) * study area. 1. axis explains 5.42% of the variation, 2. axis explains 3.11%.

Gradienten vom SB0 über SB5 zum SB19 (Abb. 4). Die CCA der 10 m²-Aufnahmen (Abb. 4a) mit der Interaktion zwischen Vegetationstyp und Gebiet als erklärende Variable (Abb. 4a) zeigte, dass die Variable Vegetationstyp (Lebensraum), die sich auf der ersten Ordinationsachse abbildet, einen größeren Anteil der Variation erklärte als die Variable Gebiet, welche mit der zweiten Ordinationsachse korreliert. Ebenfalls auf der zweiten Achse kann abgelesen werden, dass sich die floristische Zusammensetzung der *Poion alpinae*-Aufnahmen im Gebiet mit Schafbeweidung am stärksten von den anderen Aufnahmen unterschied. Die eng mit diesen Aufnahmen assoziierten Arten *Poa supina* und *Alchemilla coriacea* agg. zeigen den Einfluss der intensiveren Nutzung als Schafweide. Eng mit dem Lebensraum *Nardion* in den beiden Gebieten ohne Schafbeweidung korreliert waren typische *Nardion*-Arten, wie *Nardus stricta*, *Gentiana acaulis*, und Gebirgsmagerrasenarten, wie *Phyteuma hemisphaericum* und *Calamagrostis varia*.

Im Ordinationsdiagramm der 200 m²-Aufnahmen (Abb. 4b) ist ersichtlich, dass der größte Teil der abgebildeten Variation den Unterschied zwischen dem Gebiet mit und den beiden Gebieten ohne Schafbeweidung zeigt. Die zweite Achse war dagegen stärker mit dem Vegetationstyp korreliert. In den beiden Gebieten, bei denen die Schafbeweidung aufgegeben wurde und die von Gämsen sowie Steinböcken genutzt werden, sind die Aufnahmen sowohl des Lebensraums *Poion alpinae* als auch der Vegetation *Nardion* ähnlich. Wie beim Ordinationsdiagramm der 10 m²-Plots war hier der Unterschied der Aufnahmen des *Poion alpinae* im Gebiet mit Schafbeweidung zu den anderen Aufnahmen am größten.

Beim Vergleich der 10 Arten mit der höchsten Deckung ist ersichtlich, dass die beiden eng mit der Weidenutzung zusammenhängenden Arten *Festuca rubra* agg. und *Anthoxanthum odoratum* im Gebiet mit Schafbeweidung einen größeren Anteil der Deckung ausmachen als in den Gebieten SB5 und SB19. Auch *Deschampsia cespitosa*, die auf nährstoffreicheren Böden wächst, hatte im Gebiet mit Schafbeweidung eine höhere Deckung. Im Gebiet SB19 wies bei den *Poion alpinae*-Aufnahmen keine Grasartige die höchste Deckung auf, sondern die Dikotyle *Trifolium badium* (Tab. 3).

3.4 Faunistische Erhebungen

Im Gebiet SB0 mit Schafbeweidung wurden über alle fünf Begehungen nicht nur am meisten Tagfalter- und Heuschreckenarten erfasst (Tab. 4), sondern auch viele Arten, die in den nicht mehr beweideten Untersuchungsgebieten überhaupt nicht vorgefunden werden konnten. So wurde z. B. *Aporia crataegi* oder auch *Colias palaeno* ausschließlich in SB0 erfasst. Allerdings wurde bei den einzelnen Begehungen kein signifikanter Unterschied zwischen den Gebieten bei der Anzahl Tagfalterarten und bei den Tagfalterabundanz festgelegt. Bei der Anzahl Heuschreckenarten pro Begehung unterschied sich das Gebiet SB0 mit signifikant ($p < 0,01$) mehr Arten pro Begehung von den anderen Gebieten. Alle sieben erfassten Heuschreckenarten kamen auch im Untersuchungsgebiet SB0 vor.

3.5 Zusammenhang von Flora und Fauna

Auf den dreizehn Untersuchungsflächen wurde kein signifikanter Zusammenhang zwischen den Artenzahlen der Gefäßpflanzen und jenen der Tagfalter ($R^2_{\text{adj}} = 0,014$; $p = 0,302$) bzw. Heuschrecken ($R^2_{\text{adj}} = -0,027$; $p = 0,427$) festgestellt. Auch zeigten die berechneten Shannon-Biodiversitätsindizes von Flora und Fauna keinen signifikanten Zusammenhang (Tagfalter: $R^2_{\text{adj}} = -0,1$; $p = 0,773$; Heuschrecken: $R^2_{\text{adj}} = 0,014$; $p = 0,302$).

Tab. 3. Die 10 Gefäßpflanzen taxa mit der höchsten mittleren Deckung (%) pro Untersuchungsgebiet bei den Aufnahmen des *Poion alpinae* und *Nardion*. Zur besseren Übersicht wurden die im SB0 häufigsten Taxa farblich codiert.

Tab. 3. The 10 vascular plant taxa with the highest mean cover (%) per study area in the relevés of the *Poion alpinae* and *Nardion*. For a better overview, the most common taxa in SB0 were colour coded.

SB0		SB5		SB19	
Art	Ant.	Art	Ant.	Art	Ant.
<i>Poion alpinae</i>					
<i>Festuca rubra</i> agg.	20,8	<i>Festuca rubra</i> agg.	16,3	<i>Trifolium badium</i>	15,4
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	7,2	<i>Carex sempervirens</i>	9,6	<i>Festuca rubra</i> agg.	13,9
<i>Deschampsia cespitosa</i>	7,1	<i>Sesleria caerulea</i>	9,4	<i>Calamagrostis varia</i>	7,4
<i>Poa alpina</i>	7,0	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	9,2	<i>Poa alpina</i>	6,1
<i>Leontodon hispidus</i>	5,2	<i>Deschampsia cespitosa</i>	6,7	<i>Nardus stricta</i>	5,5
<i>Ranunculus montanus</i> agg.	4,4	<i>Poa alpina</i>	6,3	<i>Ranunculus montanus</i> agg.	4,9
<i>Carex sempervirens</i>	4,4	<i>Alchemilla conjuncta</i> agg.	6,0	<i>Alchemilla conjuncta</i> agg.	4,7
<i>Vaccinium gaultherioides</i>	3,0	<i>Trifolium badium</i>	3,6	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	4,6
<i>Phleum rhaeticum</i>	3,0	<i>Leontodon hispidus</i>	3,0	<i>Carex sempervirens</i>	4,2
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	3,0	<i>Phleum rhaeticum</i>	2,9	<i>Polygonum viviparum</i>	3,8
<i>Nardion</i>					
<i>Nardus stricta</i>	54,2	<i>Nardus stricta</i>	48,5	<i>Nardus stricta</i>	55,7
<i>Festuca rubra</i> agg.	6,0	<i>Carex sempervirens</i>	9,5	<i>Ranunculus montanus</i> agg.	9,6
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	5,6	<i>Ranunculus montanus</i> agg.	6,6	<i>Calamagrostis varia</i>	4,6
<i>Deschampsia cespitosa</i>	4,0	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	4,1	<i>Carex sempervirens</i>	3,9
<i>Carex sempervirens</i>	3,0	<i>Deschampsia cespitosa</i>	3,6	<i>Vaccinium gaultherioides</i>	3,2
<i>Alchemilla conjuncta</i> agg.	3,0	<i>Trifolium pratense</i> subsp. <i>pratense</i>	3,1	<i>Potentilla aurea</i>	2,1
<i>Ranunculus montanus</i> agg.	2,4	<i>Phleum rhaeticum</i>	2,8	<i>Leontodon hispidus</i>	1,8
<i>Leontodon hispidus</i>	1,8	<i>Festuca rubra</i> agg.	2,7	<i>Vaccinium myrtillus</i>	1,7
<i>Potentilla aurea</i>	1,5	<i>Leontodon hispidus</i>	2,0	<i>Helictotrichon versicolor</i>	1,6
<i>Phleum rhaeticum</i>	1,5	<i>Calamagrostis varia</i>	1,7	<i>Gentiana acaulis</i>	1,6

4. Diskussion

4.1 Häufigkeit der vorhandenen Vegetationstypen

Der Vegetationstyp *Nardion* war im Gebiet mit aktueller Schafbeweidung deutlich häufiger vertreten als in den beiden anderen Gebieten, die seit fünf bzw. 19 Jahren nicht mehr mit Schafen beweidet, sondern von Gämsen und Steinböcken genutzt werden. Dieser Unterschied kann wahrscheinlich wesentlich auf die intensivere Beweidung durch Schafe zurückgeführt werden. *Nardus stricta*, welches in diesem Verband dominant ist, wird von den Schafen verschmäht (AUSTRHEIM et al. 2007) und höchstens im jungen, schossenden Zustand gefressen (WELCH 1986). Die Art kann dadurch direkt und indirekt von der Schafbeweidung profitieren, indem die Biomasse von anderen Pflanzen, mit denen sie um Licht und Nährstoffe konkurriert, abnimmt.

DELARZE et al. (2015) schreiben, dass der Verband *Nardion* durch die Beweidung gefördert wird, solange der Boden mager bleibt. Da im Untersuchungsgebiet keine zusätzlichen Dünger ausgebracht werden, wird das *Nardion* im Gebiet wahrscheinlich nur kleinräumig

Tabelle 4. Anzahl Tagfalter- und Heuschreckenarten in den drei Untersuchungsgebieten.

Table 4. Number of butterfly and grasshopper species in the three study areas.

	SB0	SB5	SB19
Anzahl Tagfalterarten	29	19	22
Median der Anzahl Tagfalterarten pro Begehung	4	3	4
Anzahl Heuschreckenarten	7	2	3
Median der Anzahl Heuschreckenarten pro Begehung	3	2	1

von Stellen verdrängt, an denen die Akkumulation von Schafkot und Urin zu höherer Nährstoffkonzentration führt. Dies wurde stellenweise im oberen Teil des Gebiets nahe des Weges beobachtet, in dessen Umgebung sich die Schafe vermehrt aufhalten und kleinräumig *Deschampsia cespitosa*-Horste dominierten (Abb. 5). Der hohe Anteil des Vegetationstyps *Poion alpinae* in den Lebensräumen, die nicht mehr mit Schafen beweidet werden, weist darauf hin, dass die Vegetation in diesen Gebieten noch stark von der früheren Nutzung geprägt ist.

4.2 Floristische Diversität der *Poion alpinae*- und *Nardion*-Rasen

Weder bei den Aufnahmen des *Poion alpinae* noch bei jenen des *Nardion* waren die Unterschiede der Artenzahl der Gefäßpflanzen zwischen den Gebieten signifikant. Während die Unterschiede der 10 m²-Aufnahmen des Lebensraums *Poion alpinae* zwischen den Gebieten gering waren, wiesen die 200 m²-Aufnahmen des Gebiets mit 19 Jahren ohne Schafbeweidung im Mittel sechs Arten mehr auf als das Gebiet mit Schafbeweidung (46,8 vs. 40,8; nicht signifikant). Auch wenn die Unterschiede aufgrund der fehlenden Signifikanz nicht überinterpretiert werden sollten, deuten sie darauf hin, dass der Einfluss der intensiveren Beweidung durch Schafe skalenabhängig ist: kleinräumig kann die Beweidung dazu führen, dass die Konkurrenz durch dominante Arten reduziert wird und damit die Koexistenz einer höheren Anzahl Arten ermöglicht wird (GRIME 1973, OLFF & RITCHIE 1998). Dafür spricht ebenfalls, dass die 10 m²-Aufnahmen des Gebietes mit Schafbeweidung eine signifikant höhere Evenness aufweisen als die *Poion alpinae*-Aufnahmen der beiden anderen Gebiete. Auf größeren Flächenskalen kann die Artzunahme dadurch geschmälert werden, dass der Artenpool durch die Beweidung auf beweidungstolerante Arten beschränkt wird (OLFF & RITCHIE 1998). Die Autoren gehen davon aus, dass die Artenzahl-Areal-Kurve auf beweideten Flächen weniger steil ist als auf nicht beweideten. Während also auf kleineren beweideten Flächen die Artenzahl höher sein kann als auf nicht beweideten, überschneidet sich die Artenzahl-Areal-Kurve mit zunehmender Fläche an einem bestimmten Punkt mit derjenigen der nicht beweideten Fläche, und die nicht beweidete Fläche weist dann eine höhere Artenzahl auf. Das gleiche Muster tritt womöglich in abgeschwächter Form bei stärkerer und schwächerer Beweidung auf.

Die unterschiedliche Selektion von Schafen und Gämsen spielt wahrscheinlich keine große Rolle, da sich die Futterpräferenzen der beiden Arten stark überlappen (LA MORGIA & BASSANO 2009). Bei den Aufnahmen des Lebensraums *Nardion* bestätigte sich dieses Bild jedoch nicht, was mit der Dominanz von *Nardus stricta* zusammenhängen könnte, die in den Gebieten mit weniger intensiver Gämsenbeweidung nicht kleiner war als im Gebiet mit Schafbeweidung. Aufgrund des hohen Anteils von *N. stricta* würden die meisten *Nardion*-Aufnahmen gemäß KURTOGULLARI et al. (2020) als degeneriert eingestuft. Selektive Beweidung fördert für die Weidetiere ungenießbare Pflanzen wie *N. stricta* (DÍAZ et al. 2007,

KURTOGULLARI et al. 2020). Trotz der weniger intensiven Beweidung durch Wildtiere in den beiden Gebieten, in denen die Schafbeweidung aufgegeben wurde, ist dort der Anteil von *N. stricta* jedoch ähnlich hoch. Ein Rückgang des Anteils von *N. stricta* bei weniger intensiver Beweidung ist wahrscheinlich ein langsamer Prozess, da *N. stricta* bei einem hohen Anteil eine sehr dichte Grasnarbe bildet und dadurch das Einwandern anderer Art stark beschränkt (MAAG et al. 2011). Zudem scheinen auch Wildtiere *N. stricta* negativ zu selektieren (LA MORGIA & BASSANO 2009, TRUTMANN 2009).

Dass bezüglich Diversität bei der Evenness, nicht aber bei der Artenzahl ein signifikanter Unterschied zwischen dem Gebiet mit Schafbeweidung und den Gebieten, bei denen die Schafbeweidung aufgegeben wurde, festgestellt wurde, könnte daran liegen, dass die Evenness gemäß HILLEBRAND et al. (2008) sensitiver gegenüber Störungen ist und damit schneller auf menschliche Aktivitäten reagiert als die Artenzahl. Auch eine dichte Vegetationsbedeckung mit wenigen offenen Bodenstellen kann ein Grund für das langsame Eintreten von Änderungen in der Artenzahl nach einer Nutzungsänderung sein (VITTOZ et al. 2009). Einwanderung und Verdrängung von Arten sind in den alpinen Stufe zudem langsame Prozesse (AUSTRHEIM & ERIKSSON 2001).

Mit Auszäunungsexperimenten kann festgestellt werden, wie sich die alpine Vegetation ohne Beweidung entwickelt. PARDO et al. (2015) konnten nach 19 Jahren Beweidungsausschluss keine signifikant höhere oder tiefere Artenzahl feststellen und auch MAYER & ERSCHBAMER (2017) wiesen entgegen der *Intermediate-Disturbance-Hypothesis* (IDH: CONNELL 1978) nach 15 Jahren Beweidungsausschluss in nur drei von neun Auszäunungsflächen eine signifikant tiefere Artenzahl nach. In einem stark mit Schafen beweideten Gebiet (> 50 Schafe ha^{-1}) führte der Beweidungsausschluss sogar zu einer wesentlich höheren Artenzahl, wobei die maximale Artenzahl etwa nach der Hälfte der 30-jährigen Auszäunung am höchsten war und danach wieder abnahm (JING et al. 2014), was im Einklang mit der IDH stünde. Gegenüber einer intensiven Beweidung kann eine fehlende Beweidung also zumindest vorübergehend von Vorteil sein.



Abb.5. *Deschampsia cespitosa* Horste im Gebiet SB0 (Foto: S. Widmer, 30.07.2019).

Fig. 5. *Deschampsia cespitosa* tussocks in study area SB0 (Photo: S. Widmer, 30.07.2019).

Aufgrund dieser Auszäunungsexperimente ist jedoch weniger klar, wie sich eine wenig bis mittelintensive Beweidung durch Gämsen und Steinböcke wie auf den ehemaligen Sömmerungsgebieten in dieser Untersuchung auswirkt. GANJURJAV (2015) und TÖRÖK (2016) stellten die höchste Diversität bei einer mittleren Beweidungsintensität fest, wobei diese mit 3,6 Schafen ha⁻¹ bzw. 2,5 Rinder ha⁻¹ vergleichsweise gering war. AUSTRHEIM et al. (2008) und EVANS et al. (2015) konnten keinen Einfluss verschiedener Beweidungsintensitäten auf die floristische Vielfalt feststellen. Dies könnte jedoch daran liegen, dass die unterschiedlichen Beweidungsregimes für lediglich 10 resp. vier Jahre implementiert wurden und die maximale Beweidungsintensität mit 2,7 resp. 8 Schafen ha⁻¹ **verhältnismäßig niedrig** war (AUSTRHEIM et al. 2008, EVANS et al. 2015). Diese Untersuchungen stehen daher nicht im Widerspruch zur Annahme, dass ein niedriger Beweidungsdruck gegenüber fehlender Beweidung vorteilhaft sein kann. In der alpinen Höhenstufe scheint der Unterschied jedoch weniger ausgeprägt und auch eine gänzlich fehlende Beweidung scheint zu keinem schnellen Rückgang der Diversität zu führen.

VITTOZ et al. (2009) führten im Vallon de Nant (Kanton Waadt) eine Resurvey-Studie durch. Das Gebiet wurde früher mit Rindern, Schafen und Ziegen beweidet. 1940 wurde diese Beweidung reduziert und 1970 schließlich aufgegeben; seitdem wird das Gebiet nur noch von Gämsen beweidet. VITTOZ et al. (2009) stellten zwischen der Erstaufnahme 1970 und der zweiten Untersuchung 2006 auf den 10 m² großen Aufnahmeflächen **einen signifikanten Anstieg der Anzahl der Gefäßpflanzenarten sowohl in den untersuchten *Seslerion-* als auch in den *Caricion ferrugineae*-Rasen** fest. Im Schweizer Nationalpark wurden Flächen untersucht, die bis 1918 von Kühen und ab 1970 intensiv von Rothirschen (*Cervus elaphus*) beweidet wurden. Zwischen 1940 und 1990 wurde im Mittel sowohl auf kleinen (1 m²) als auch auf **großen (1000 m²)** beweideten Flächen eine Verdoppelung der Anzahl Pflanzenarten festgestellt (SCHÜTZ et al. 2003).

Die beiden Beispiele aus der Schweiz zeigen, dass eine Ablösung der Viehbeweidung durch eine Beweidung durch Wildtiere zu einem wesentlichen Anstieg der Artenzahl führen kann. Jedoch muss beachtet werden, dass bei beiden Untersuchungen eine lange Zeitdauer zwischen dem Ende der Viehbeweidung und dem Anstieg der Artenzahl lag. Die vorliegende Untersuchung stellt deshalb nur ein Zwischenresultat dar. Faktoren wie die kurze Vegetationsperiode, oder die geringen Kolonisationschancen von Arten (AUSTRHEIM & ERIKSSON 2001) bei dichter Vegetation sprechen dafür, dass eine Veränderung bzw. Zunahme der Artenzahl auf alpinen Rasen langsame Prozesse sind.

Offensichtlich kann auch das Ausgangsgestein eine Rolle bei der Vegetationsveränderung nach der Bewirtschaftungsaufgabe spielen. BAUR et al. (2007) verglichen in den rumänischen Alpen die Vegetation von intensiv mit Schafen beweideten Untersuchungsflächen mit Gebieten, die nur schwach von Gämsen genutzt wurden. Sie beobachteten im Gebiet mit kalkreichem Boden bei den mit Schafen beweideten Flächen eine signifikant tiefere Artenzahl als bei den mit Gämsen beweideten Flächen (BAUR et al. 2007). Im Silikatgebiet stellten sie jedoch keinen Unterschied fest (BAUR et al. 2007). Dies kann daran liegen, dass kalkarme Gebiete generell eine niedrigere Artenvielfalt aufweisen als kalkreiche (PÄRTEL 2002, ELLENBERG et al. 2010), weshalb eine intensivere Beweidung die Diversität weniger stark beeinflusst. Das Gebiet der vorliegenden Untersuchung ist von Flyschgestein dominiert und kann deshalb nicht eindeutig zugeordnet werden.

4.3 Faunistische Diversität der *Poion alpinae*- und *Nardion*-Rasen

Bei der Vielfalt der Tagfalter- und Heuschreckenarten entspricht das Spektrum in etwa dem, was in diesen Höhenlagen zu erwarten ist. So zeigen die Zwischenergebnisse des Biodiversitätsmonitoring Schweiz bei den Tagfaltern einen unimodalen Verlauf der Artenzahlen mit der Meereshöhe, mit maximalen Werten auf rund 1600 m ü. M., mit starkem Rückgang zu höheren Lagen (BDM 2009). Der Rückgang mit zunehmender Höhe zeigte sich ansatzweise auch in den drei Untersuchungsgebieten bei den Artenzahlen der Heuschrecken und Tagfalter. In den beiden etwas höher gelegenen und nicht mehr beweideten Gebieten waren die Artenzahlen der Tagfalter und Heuschrecken niedriger. Die Beweidung durch die Schafe wie im Gebiet SB0 kann zu mehr offenen Bodenstellen führen. Insgesamt erhöht dies die Vielfalt der Mikrohabitate. Bei der Entwicklung von vielen Heuschreckenarten spielen offene Bodenstellen eine wichtige Rolle (MONNERAT et al. 2007). Zudem sind Heuschrecken generell weniger mobil als die adulten Tagfalter und bevorzugen daher auch eher sonnenexponiertere Lagen wie in SB0. Dass wir keinen Zusammenhang zwischen der Diversität der Gefäßpflanzen und jener der beiden Insektengruppen fanden, ist erstaunlich, da in einer umfassenden Analyse der Multidiversität des mitteleuropäischen Graslandes positive Zusammenhänge gefunden wurden, die zwischen Rosiden und Asteriden (den beiden Großgruppen der Gefäßpflanzen mit überwiegender Insektenbestäubung) und den Schmetterlingen besonders stark waren (MANNING et al. 2015). Dass die Beziehungen für Heuschrecken schwächer ausfallen und bei relativ kleiner Stichprobe auch nicht-signifikant sein können, lässt sich dadurch erklären, dass sie in ihrer Ernährung anders als Schmetterlinge nicht auf bestimmte Pflanzenarten angewiesen sind.

4.4 Floristische Zusammensetzung

Die floristische Ähnlichkeit auf 10 m² (Artdeckung in %, Bray-Curtis) bzw. 200 m² (Präsenz/Absenz, Sørensen) zeigt, dass sich die floristische Zusammensetzung sowohl der *Poion alpinae*- als auch der *Nardion*-Aufnahmen zwischen dem Gebiet mit Schafbeweidung (SB0) und dem seit 19 Jahren nicht mehr mit Schafen beweideten, aber seither von Gämsen und Steinböcken genutzten Gebiet (SB19) am stärksten voneinander unterschied. Dieses Ergebnis wird durch die CCAs, die einen klaren Gradienten vom SB0 über SB5 zum SB19, bestätigt. Insbesondere die Vegetation des *Poion alpinae* im Gebiet SB0 mit Schafbeweidung unterschied sich stark von den anderen. Auch die Anteile der Deckung pro Gebiet/Vegetationstyp verdeutlichen die Veränderung in der floristischen Zusammensetzung; so waren die Anteile von eng mit der Weidenutzung verknüpften Taxa wie *Anthoxanthum odoratum* und *Festuca rubra* agg. geringer in den Gebieten, in denen die Schafbeweidung aufgegeben worden war. Auch *Deschampsia cespitosa*, die in lägerähnlichen Strukturen dichte Horste bildet, hatte im mit Schafen beweideten Gebiet einen größeren Anteil. Die unterschiedlichen Deckungen der Arten zeigen, dass die Aufgabe der Schafbeweidung und extensive Beweidung durch Wildtiere einen Einfluss auf die Vegetation haben. Durch die veränderte Beweidungsintensität können durch Selektion andere Pflanzenarten begünstigt werden, was mittel- und langfristig nicht nur zur Änderung der floristischen Zusammensetzung, sondern auch der Diversität führen kann. Deutliche Verschiebungen in den Abundanzen der Gefäßpflanzen wurden in verschiedenen Studien (z. B. AUSTRHEIM et al. 2008, DORJI et al. 2014) festgestellt. Generell wurde bei höherer Beweidungsintensität eine Zunahme des Gräseranteils (HÜLBER et al. 2005, MAYER et al. 2009) und eine Abnahme von dikotylen Pflanzen beobachtet. Auch in unserer Untersuchung wies das Gebiet mit 19 Jahren ohne Schafbeweidung ein höherer Anteil an dikotylen Pflanzen auf.

4.5 Schlussfolgerungen

Dass in den Gebieten ohne Schafbeweidung die Anzahl von Pflanzenarten pro Aufnahme­fläche (10 m² bzw. 200 m²) nicht kleiner war als in dem mit Schafen beweideten Gebiet, zeigt, dass Schafe zum Erhalt der Diversität von alpinen Rasen zumindest mittelfristig nicht nötig sind. Gleichzeitig wurde kein stark negativer Effekt der Schafbeweidung nachgewiesen. Es gibt jedoch Hinweise, dass eine Ablösung der Schafe durch Gämsen langfristig möglicherweise einen positiven Effekt auf die floristische Artenvielfalt haben könnte. Die 200 m² großen *Poion alpinae*-Aufnahmen im Gebiet SB19 wiesen im Mittel sechs Arten mehr auf als jene im Gebiet mit Schafbeweidung, was allerdings nicht signifikant war. Dies zeigt, dass die Diversität ohne Schaf-, jedoch mit geringfügiger bis mittelstarker Gämsenbeweidung großflächig höher sein kann. Auch Erfahrungen aus anderen Gebieten, in denen die landwirtschaftlichen Beweidungen aufgegeben (SCHÜTZ et al. 2003, VITTOZ et al. 2009) oder unterschiedlich starke Schafbeweidungen getestet wurden (GANJURJAV et al. 2015, TÖRÖK et al. 2016), zeigen, dass eine niedrige Beweidungsintensität durch Wildtiere oder Schafe gegenüber einer vergleichsweise intensiven Schafbeweidung vorzuziehen ist. Ebenso ist ersichtlich, dass die Schafbeweidung einen Einfluss auf die floristische Zusammensetzung hat; so ist der Anteil weidetoleranter Taxa wie *Anthoxanthum odoratum* oder *Festuca rubra* agg. im Gebiet mit Schafbeweidung größer. Zudem wies das Gebiet einen größeren Flächenanteil des *Nardion* auf, was wahrscheinlich darauf zurückgeführt werden kann, dass dieser Lebensraum durch starke Beweidung gefördert wird, solange nicht zusätzlich gedüngt wird (DELARZE et al. 2015). Da unsere Studie auf nur einem Gebiet pro Beweidungsstufe basierte, kann nicht völlig ausgeschlossen werden, dass auch andere Unterschiede (Höhenlage, Exposition, Relief) unabhängig von der Beweidung mit hineingespielt haben, wobei wir in der Diskussion allerdings argumentieren, dass diese Unterschiede von untergeordneter Bedeutung waren. Um Ergebnisse von größerer Allgemeingültigkeit zu gewinnen, wäre es daher sinnvoll, eine vergleichbare Studie mit 5–10 Gebieten von jedem drei Nutzungsregimes durchzuführen, in der man dann die weiteren relevanten Variablen als Kovariate in die Analyse einbeziehen und ihren Einfluss so herausrechnen könnte. Ebenfalls wichtig wäre es, die aktuellen Versuchsflächen in größeren Abständen auch in der Zukunft wieder aufzunehmen, da Sukzessionsprozesse in alpinen Rasen sehr langsam sein können (WILDI & SCHÜTZ 2007).

Danksagung

Wir danken dem Amt für Natur, Jagd und Fischerei des Kantons St. Gallen für die Finanzierung dieser Untersuchung. Zudem danken wir Janyra Gehler, die bei einem Teil der Vegetationsaufnahmen tatkräftig mithalf.

Beiträge der Autorinnen/Autoren zum Artikel

S.W. führte die Lebensraumkartierung und Vegetationsaufnahmen nach einer Idee von B.O.K. unter Anleitung von B.O.K. und R.B. durch. Er wertete die Vegetationsdaten mit Rücksprache von R.B. und B.O.K. statistisch aus. M.R. führte die faunistischen Erhebungen und Analysen durch. J.D. gab wertvolle Hinweise zur Verbesserung des Manuskripts und überarbeitete die Einleitung. Alle Autoren trugen zu Überarbeitungen des Manuskripts bei und stimmten der endgültigen Fassung zu.

ORCID*s*

Stefan Widmer  <https://orcid.org/0000-0002-4920-5205>

Jürgen Dengler  <https://orcid.org/0000-0003-3221-660X>

Literatur

- AUSTRHEIM, G. & ERIKSSON, O. (2001): Plant species diversity and grazing in the Scandinavian mountains – patterns and processes at different spatial scales. – *Ecography* 24: 683–695.
- AUSTRHEIM, G., MYSTERUD, A., HASSEL, K., EVJU, M. & ØKLAND, R.H. (2007): Interactions between sheep, rodents, graminoids, and bryophytes in an oceanic alpine ecosystem of low productivity. – *Ecoscience* 14: 178–187.
- AUSTRHEIM, G., MYSTERUD, A., PEDERSEN, B. ... EVJU, M. (2008): Large scale experimental effects of three levels of sheep densities on an alpine ecosystem. – *Oikos* 117: 837–846.
- BAFU (2010): Inventar der eidgenössischen Jagdbannggebiete: Objektbeschreibungen. – URL: <http://www.bafu.admin.ch/biodiversitaet/13721/14385/14505/15021/index.html?lang=de> [Zugriff am 27.03.2019].
- BAKKER, E.S., RITCHIE, M.E., OLFF, H., MILCHUNAS, D.G. & KNOPS, J.M.H. (2006): Herbivore impact on grassland plant diversity depends on habitat productivity and herbivore size. – *Ecol. Lett.* 9: 780–788.
- BAKKER, J.P. (1989): Nature management by grazing and cutting. – Kluwer, Dordrecht: 400 pp.
- BAUR, B., CREMENE, C., GROZA, G. ... ERHARDT, A. (2007): Intensified grazing affects endemic plant and gastropod diversity in alpine grasslands of the Southern Carpathian mountains (Romania). – *Biologia* 62: 438–445.
- BDM (2009) Zustand der Biodiversität in der Schweiz. Ergebnisse des Biodiversitäts-Monitorings Schweiz (BDM) im Überblick. Stand: Mai 2009. Umwelt-Zustand Nr. 0911. – Bundesamt für Umwelt, Bern: 112 pp.
- BLAKESLEY, D. & BUCKLEY, P. (2016): Grassland restoration and management. – Pelagic Publishing, Exeter, UK: 277 pp.
- BORER, E.T., SEABLOOM, E.W., GRUNER, D.S. ... YANG, L.H. (2014): Herbivores and nutrients control grassland plant diversity via light limitation. – *Nature* 508: 517–520.
- BUHOLZER, S., INDERMAUR, A., BÜHLER, C. & FREI, M. (2015): Bestimmungsschlüssel für Lebensräume der offenen Kulturlandschaft. Version 2.0. – *Agroscope Sci* 17: 1–40.
- COCCA, G., STURARO, E., GALLO, L. & RAMANZIN, M. (2012): Is the abandonment of traditional livestock farming systems the main driver of mountain landscape change in Alpine areas. – *Land Use Policy* 29: 878–886.
- CONNELL, J.H. (1978): Diversity in tropical rain forests and coral reefs. – *Science* 199: 1302–1310.
- CRAWLEY, M.J. (1983): Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions. – Blackwell, Oxford: 437 pp.
- DE BELLO, F., LEPSŠ, J. & SEBASTIÀ, M. (2007): Grazing effects on the species-area relationship: Variation along a climatic gradient in NE Spain. – *J. Veg. Sci.* 18: 25–34.
- DE MENDIBURU, F. (2019): agricolae: Statistical procedures for agricultural research. R package version 1.3-0. – <https://CRAN.R-project.org/package=agricolae>.
- DELARZE, R., GONSETH, Y., EGGENBERG, S. & VUST, M. (2015): Lebensräume der Schweiz. 3. Aufl. – Ott Verlag, Bern: 456 pp.
- DENGLER, J. & TISCHEW, S. (2018). Grasslands of Western and Northern Europe – between intensification and abandonment. – In: SQUIRES, V.R., DENGLER, J., FENG, H. & HUA, L. (Eds.) Grasslands of the world: diversity, management and conservation: 27–63. CRC Press, Boca Raton, US.
- DENGLER, J., JANIŠOVÁ, M., TÖRÖK, P. & WELLSTEIN, C. (2014): Biodiversity of Palearctic grasslands: a synthesis. – *Agric. Ecosyst. Environ.* 182: 1–14.
- DENGLER, J., BIURRUN, I., BOCH, S., DEMBICZ, I. & TÖRÖK, P. (2020): Grasslands of the Palearctic biogeographic realm: introduction and synthesis. – In: GOLDSTEIN, M.I., DELLASALA, D.A., DIPAOLO, D.A. (Eds.) Encyclopedia of the world's biomes. Vol. 3: Forests – trees of life. Grasslands and shrublands – sea of plants: 617–637. Elsevier, Amsterdam.

- DÍAZ, S., LAVOREL, S., MCINTYRE, S. ... CAMPBELL, B.D. (2007): Plant trait responses to grazing : a global synthesis. – *Glob. Change Biol.* 13: 313–341.
- DORJI, T., MOE, S.R., KLEIN, J.A. & TOTLAND, Ø. (2014): Plant species richness, evenness, and composition along environmental gradients in an alpine meadow grazing ecosystem in Central Tibet, China. – *Arct. Antarct. Alp. Res.* 46: 308–326.
- DULLINGER, S., DIRNBÖCK, T., GREIMLER, J. & GRABHERR, G. (2003): A resampling approach for evaluating effects of pasture abandonment on subalpine plant species diversity. – *J. Veg. Sci.* 14: 243–252.
- ELLENBERG, H. & LEUSCHNER, C. (2010): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht*. 6. Aufl. – Ulmer, Stuttgart: 1333 pp.
- EVANS, D.M., VILLAR, N., LITTLEWOOD, N.A. ... REDPATH, S.M. (2015): The cascading impacts of livestock grazing in upland ecosystems: a 10-year experiment. – *Ecosphere* 6: 1–15.
- EVJU, M., HALVORSEN, R., RYDGREN, K., AUSTRHEIM, G. & MYSTERUD, A. (2010): Interactions between local climate and grazing determine the population dynamics of the small herb *Viola biflora*. – *Oecologia* 163: 921–933.
- GANJURJAV, H., DUAN, M., WAN, Y. GUO, H. (2015): Effects of grazing by large herbivores on plant diversity and productivity of semi-arid alpine steppe on the Qinghai-Tibetan Plateau. – *Rangel. J.* 37: 389–397.
- GERLACH, J., SAMWAYS, M. & PRYKE, J. (2013): Terrestrial invertebrates as bioindicators: an overview of available taxonomic groups. – *J. Insect Conserv.* 17: 831–850.
- GIBSON, D.J. (2009). *Grasses and grassland ecology*. – Oxford University Press, New York: 305 pp.
- GRIME, J.P. (1973). Competitive exclusion in herbaceous vegetation. – *Nature* 242: 344–347.
- HILLEBRAND, H., BENNETT, D.M. & CADOTTE, M.W. (2008): Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. – *Ecology* 89: 1510–1520.
- HÜLBER, K., ERTL, S., GOTTFRIED, M., REITER, K. & GRABHERR, G. (2005): Gourmets or gourmands? – Diet selection by large ungulates in high-alpine plant communities and possible impacts on plant propagation. – *Basic Appl. Ecol.* 6: 1–10.
- HUSTON, M.A. (2014): Disturbance, productivity, and species diversity: empirism vs. logic in ecological theory. – *Ecology* 95: 2382–2396.
- JING, Z., CHENG, J., SU, J., BAI, Y. & JIN, J. (2014): Changes in plant community composition and soil properties under 3-decade grazing exclusion in semiarid grassland. – *Ecol. Eng.* 64: 171–178.
- JUILLERAT, P., BÄUMLER, B., BORNAND, C. ... SANTIAGO, H. (2017): *Flora Helvetica Checklist 2017 der Gefäßpflanzenflora der Schweiz*. – Info Flora, Bern: 385 pp.
- KANTON ST. GALLEN. (2017): *Biodiversitätsstrategie St. Gallen 2018–2025*. – Volkswirtschaftsdepartement, Kanton St. Gallen, St. Gallen: 51 pp.
- KINDT, R. & COE, R. (2005): *Tree diversity analysis: a manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies*. – World Agroforestry Centre, Nairobi: 196 pp.
- KOERNER, S.E., SMITH, M.D., BURKEPILE, D.E. ... ZELIKOVA, T.J. (2018): Change in dominance determines herbivore effects on plant biodiversity. – *Nat. Ecol. Evol.* 2: 1925–1932.
- KOMAC, B., DOMÈNECH, M. & FANLO, R. (2014): Effects of grazing on plant species diversity and pasture quality in subalpine grasslands in the eastern Pyrenees (Andorra): Implications for conservation. – *J. Nat. Conserv.* 22: 247–255.
- KOMAC, B., PLADEVALL, C., DOMÈNECH, M. & FANLO, R. (2015): Functional diversity and grazing intensity in sub-alpine and alpine grasslands in Andorra. – *Appl. Veg. Sci.* 18: 75–85.
- KÖRNER, C. (2003): *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Springer, Berlin: 344 pp.
- KURTOGULLARI, Y., RIEDER, N.S., ARLETTAZ, R. & HUMBERT, J. (2020): Conservation and restoration of *Nardus* grasslands in the Swiss northern – Alps. *Appl. Veg. Sci.* 23: 26–38.
- LALIBERTÉ, E. & LEGENDRE, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. – *Ecology* 91: 299–305.
- LA MORGIA, V. & BASSANO, B. (2009): Feeding habits, forage selection, and diet overlap in Alpine chamois (*Rupicapra rupicapra* L.) and domestic sheep. – *Ecol. Res.* 24: 1043–1050.
- LANDOLT, E. (Ed.) (2010): *Flora indicativa: ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen*. – Haupt, Bern: 376 pp.

- LANTA, V., AUSTRHEIM, G., EVJU, M., KLIMEŠOVÁ, J. & MYSTERUD, A. (2014): Linking sheep density and grazing frequency to persistence of herb species in an alpine environment. – *Ecol. Res.* 29: 411–420.
- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. (2012): *Numerical ecology*. – Elsevier, Amsterdam. 1006 pp.
- MACK, G. & FLURY, C. (2014): Wie wirken die neuen Alpnungsbeiträge? – *Agrarforsch. Schweiz* 5: 88–95.
- MAAG, S., NÖSBERGER, J. & LÜSCHER, A. (2001): Mögliche Folgen einer Bewirtschaftungsaufgabe von Wiesen und Weiden im Berggebiet. – ETH Zürich, Zürich. – URL: <https://doi.org/10.3929/ethz-a-004351526> [Zugriff am 26.06.2020].
- MANNING, P., GOSSNER, M.M., BOSSDORF, O. ... FISCHER, M. (2015): Grassland management intensification weakens the associations among the diversities of multiple plant and animal taxa. – *Ecology* 96: 1492–1501.
- MAYER, R. & ERSCHBAMER, B. (2017): Long-term effects of grazing on subalpine and alpine grasslands in the Central Alps, Austria. – *Basic Appl. Ecol.* 24: 9–18.
- MAYER, R., KAUFMANN, R., VORHAUSER, K. & ERSCHBAMER, B. (2009): Effects of grazing exclusion on species composition in high-altitude grasslands of the Central Alps. – *Basic Appl. Ecol.* 10: 447–455.
- MEISSER, M. & CHATELAIN, C. (2010): Umtriebsweide bei der Schafsommerung: Auswirkungen auf die Vegetation. – *Agrarforsch. Schweiz* 1: 216–221.
- METEO SCHWEIZ. (2014): Normwert-Karten. Niederschlagssumme (mm) 1981–2010. – URL: https://www.meteoschweiz.admin.ch/home/klima/schweizer-klima-im-detail/klima-normwerte/normwert-karten.html?filters=precip_8110_yy [Zugriff am 15.06.2019].
- MILCHUNAS, D.G., SALA, O.E. & LAUENROTH, W.K. (1988): A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. – *Am. Nat.* 132: 87–106.
- MONNERAT, C., THORENS, P., WALTER, T. & GONSETH, Y. (2007): Rote Liste der Heuschrecken der Schweiz. – Bundesamt für Umwelt, Bern & Schweizer Zentrum für die Kartographie der Fauna, Neuenburg: 62 pp.
- NEGI, G.C.S., RIKHARI, H.C., RAM, J. & SINGH, S.P. (1993): Foraging niche characteristics of horses, sheep and goats in an alpine meadow of the Indian Central Himalaya. – *J. Appl. Ecol.* 30: 383–394.
- OKSANEN, J., BLANCHET, F.G., FRIENDLY, M. ... SOLYMOS, P. (2018): vegan: community ecology package. R package version 2.5.3. – URL: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- OLFF, H. & RITCHIE, M.E. (1998): Effects of herbivores on grassland plant diversity. – *Trends Ecol. Evol.* 13: 261–265.
- PARDO, I., DOAK, D.F., GARCÍA-GONZÁLEZ, R., GÓMEZ, D. & GARCÍA, M.B. (2015): Long-term response of plant communities to herbivore exclusion at high elevation grasslands. – *Biodivers. Conserv.* 24: 3033–3047.
- PÄRTEL, M. (2002): Local plant diversity patterns and evolutionary history at the regional scale. – *Ecology* 83: 2361–2366.
- QUINN, G.P. & KEOUGH, M.J. (2002): *Experimental design and data analysis for biologists*. – Cambridge University Press, Cambridge: 537 pp.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. (2018): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Wien. – URL: <https://cran.r-project.org/bin/windows/base/>.
- REDECKER, B., FINCK, P., HÄRDTLE, W., RIECKEN, U. & SCHRÖDER, E. (Eds.) (2002): *Pasture landscapes and nature conservation*. – Springer, Berlin: 435 pp.
- RODRÍGUEZ, A., DE LAMO, X. & SEBASTIÀ, M.-T. (2018): Interactions between global change components drive plant species richness patterns within communities in mountain grasslands independently of topography. – *J. Veg. Sci.* 29: 1029–1039.
- ROOK, A.J., DUMONT, B., ISSELSTEIN, J. ... MILLS, J. (2004): Matching type of livestock to desired biodiversity outcomes in pastures – a review. – *Biol. Conserv.* 119: 137–150.
- ROSS, L.C., AUSTRHEIM, G., ASHEIM, L.-J. ... THÓRHALLSDÓTTIR, A.G. (2016): Sheep grazing in the North Atlantic region: A long-term perspective on environmental sustainability. – *Ambio* 45: 551–566.
- SCHÜTZ, M., RISCH, A.C., LEUZINGER, E., KRÜSI, B.O. & ACHERMANN, G. (2003): Impact of herbivory by red deer (*Cervus elaphus* L.) on patterns and processes in subalpine grasslands in the Swiss National Park. – *For. Ecol. Manag.* 181: 177–188.

- SCHWITTER, R., TSCHIRKY, R., WEIMANN, P. & GOOD, A. (Eds.) (2004): Eidgenössisches Jagdbanngelände Graue Hömer: Entstehung, Natur, Nutzung. – Alpenland-Verlag, Schaan: 214 pp.
- SPIEGELBERGER, T., MATTHIES, D., MÜLLER-SCHÄRER, H. & SCHAFFNER, U. (2006): Scale-dependent effects of land use on plant species richness of mountain grassland in the European Alps. – *Ecography* 29: 541–548.
- TÖRÖK, P., VALKÓ, O., DEÁK, B. ... TÓTHMÉRÉSZ, B. (2016): Managing for species composition or diversity? Pastoral and free grazing systems in alkali steppes. – *Agric. Ecosyst. Environ* 234: 23–30.
- TER BRAAK, C.J.F. & SMILAUER, P. (2012): Canoco reference manual and user's guide: software for ordination, version 5.0. – Microcomputer Power, Ithaca: 496 pp.
- TÓTH, E., DEÁK, B., VALKÓ, O. ... TÖRÖK, P. (2018): Livestock type is more crucial than grazing intensity: traditional cattle and sheep grazing in short-grass steppes: traditional cattle and sheep grazing in short-grass steppes. – *Land Degrad. Dev.* 29: 231–239.
- TRUTMANN, C. (2009): Diet composition of alpine chamois (*Rupicapra rupicapra* L.): Is there evidence for forage competition to the alpine ibex (*Capra ibex* L.)? – Masterthesis, Universität Zürich, Zürich: 42 pp.
- VASSILEV, K., PEDASHENKO, H., NIKOLOV, S.C., APOSTOLOVA, I. & DENGLER, J. (2011): Effect of land abandonment on the vegetation of upland semi-natural grasslands in the Western Balkan Mts., Bulgaria. – *Plant Biosyst.* 145: 654–665.
- VITTOZ, P., RANDIN, C., DUTOIT, A., BONNET, F. & HEGG, O. (2009): Low impact of climate change on subalpine grasslands in the Swiss Northern Alps. – *Glob. Change Biol.* 15: 209–220.
- WANG, Y., SUN, Y., WANG, Z., CHANG, S. & HOU, F. (2018): Grazing management options for restoration of alpine grasslands on the Qinghai-Tibet Plateau. – *Ecosphere* 9: e02515.
- WELCH, D. (1986): Studies in the grazing of heather moorland in North-East Scotland. V. Trends in *Nardus stricta* and other unpalatable graminoids. – *J. Appl. Ecol* 23: 1047–1058.
- WERMEILLE, E., CHITTARO, Y. & GONSETH, Y. (2014): Rote Liste Tagfalter und Widderchen. Gefährdete Arten der Schweiz, Stand 2012. – Bundesamt für Umwelt, Bern & Schweizer Zentrum für die Kartografie der Fauna, Neuenburg: 97 pp.
- WILDI, O. & SCHÜTZ, M. (2007): Scale sensitivity of synthetic long-term vegetation time series derived through overlay of short-term field records. – *J. Veg. Sci.* 18: 471–478.
- WILSON, J.B., PEET, R.K., DENGLER, J. & PÄRTEL, M. (2012): Plant species richness: the world records. – *J. Veg. Sci.* 23: 796–802.
- YU, X., XU, C., WANG, F., SHANG, Z. & LONG, R. (2012): Recovery and germinability of seeds ingested by yaks and Tibetan sheep could have important effects on the population dynamics of alpine meadow plants on the Qinghai-Tibetan Plateau. – *Rangel. J.* 34: 249–255.
- ZERBE, S. & WIEGLEB, G. (Eds.) (2009): Renaturierung von Ökosystemen in Mitteleuropa. – Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg: 498 pp.
- ZHANG, C., DONG, Q., CHU, H. ... YANG, X. (2018): Grassland community composition response to grazing intensity under different grazing regimes. – *Rangel. Ecol. Manag.* 71: 196–204.