

Populationsgrösse und Gefährdung von Magerwiesen-Pflanzen im Nordwestschweizer Jura

Jürg Stöcklin, Victor G. Meier & Michael Ryf

During the last decades the area of extensively used calcareous grasslands has drastically declined in the Jura mountains of NW Switzerland. Remnants have become small and isolated. In 1997 we recorded the local occurrence of 14 endangered plant species on 44 remnants of calcareous grassland and the frequency distribution of population size in a sample of 221 populations. One third of the populations had a population size with less than 10, two thirds with less than 100 flowering individuals. For nine of the recorded species population size increased significantly with remnant area. Between 1997 and 1998 we observed considerable fluctuations in population size. We conclude that many local populations are at a high risk of extinction as a consequence of small population size due to area reduction and fragmentation.

Als selten gewordene Lebensräume sind heute die meisten ehemals extensiv genutzten Magerwiesen («Mesobromion») im Schweizer Jura unter Schutz gestellt. Habitatszerstörung durch Nutzungsintensivierung oder Brachlegung bewirtschafteter Mähwiesen und Weiden führte seit dem 2. Weltkrieg zu einem teilweise dramatischen Rückgang vieler typischen Arten dieser Wiesen (ZOLLER et al. 1986, ZOLLER & WAGNER 1986). Durch Flächenverkleinerung wurden die verbliebenen Kalkmagerwiesen stark fragmentiert und isoliert, gleichsam zu Inseln in einer intensiv genutzten Landschaft von Fettwiesen, Äckern und Wäldern. Viele der typischen Mesobromion-Arten kommen deshalb heute vorwiegend in kleinen und voneinander durch grosse Zwischenräume isolierten Populationen vor. Sie sind auf diese Reststandorte angewiesen, weil ihre natürlich waldfreien Primärstandorte (Auen, steile Kalkschutthänge) selten geworden sind. Zudem sind viele charakteristische Magerwiesen-Arten aus den kontinentalen Wald- und Wiesensteppen oder dem mediterranen, submediterranen und subatlantischen Raum eingewandert. Alle diese Arten haben in den nicht oder schwach gedüngten Halbtrockenrasen einen neuen Lebensraum gefunden. Durch ihre Isolation und die geringe Grösse der Populationen sind jedoch viele lokale Vorkommen der Mesobromion-Arten gefährdet. In diesem Artikel werden die Häufigkeit von 14 Mesobromion-Arten auf 44 Flächen im Nordwestschweizer Jura, die Grösse der im Jahre 1997 gezählten Populationen und die Anzahl Populationen, die 1998 an Grösse zu- oder abgenommen haben, dokumentiert.

Mindestgrösse langfristig überlebensfähiger Populationen

Das hohe Aussterberisiko von Populationen mit geringer Individuenzahl auch in intakten Lebensräumen wird verursacht durch zufällige und deshalb unvorhersehbare Veränderungen

Keywords

Fragmentation, local populations, extinction risk, minimum viable population size, rare plant species

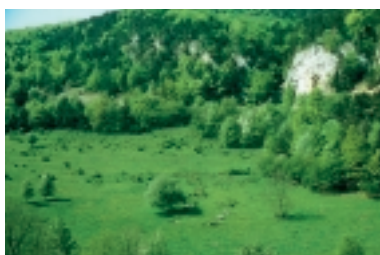
Adressen der Autoren:

PD Dr. Jürg Stöcklin
Botanisches Institut der
Universität Basel
Schönbeinstr. 6
4054 Basel/Schweiz
stoecklin2@ubaclu.unibas.ch
Tel. 061/267 35 01

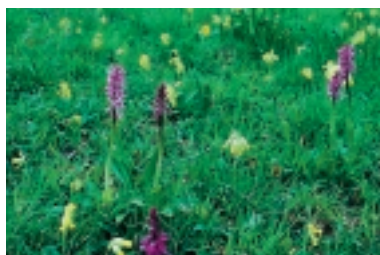
Dr. Victor G. Meier
Ettlingerstrasse 57
4106 Therwil/Schweiz

Michael Ryf
Institut für Pflanzenwissenschaften IPW
Angewandte Entomologie
Clausiusstr. 25 NW, ETH-Zentrum
8092 Zürich/Schweiz
Michael.Ryf@ipw.agrl.ethz.ch
Tel.: 01/632 39 26

Eingereicht: 24. 2. 1999



Magerwiese bei Movelier



Magerwiese im Frühling

der Umweltbedingungen, durch demographische Schwankungen und durch genetische Verarmung oder Inzucht (SHAFFER 1987, MENGES 1991). Die Ursachen erhöhter Gefährdung von kleinen Populationen sind zu wichtigen Themen naturschutzorientierter Forschung geworden (BARRETT & KOHN 1991, ELLSTRAND & ELAM 1993, FISCHER 1998). Die Beobachtung, dass kleine Populationen besonders gefährdet sind, motivierte SHAFFER (1981) zur Entwicklung des Konzepts der «minimalen Populationsgrösse» (MVP = minimum viable population), die notwendig ist, um langfristig das Überleben einer Population zu sichern. Langzeituntersuchungen bei Tieren und populationsgenetische Kriterien führten FRANKLIN (1980) dazu, «magische Zahlen» festzulegen, die zur Beurteilung des Aussterberisikos dienen sollten. Dieser Autor postulierte, dass Populationen mit weniger als 50 Individuen durch Inzucht gefährdet und für die Aufrechterhaltung der genetischen Variabilität Populationen von mindestens 500 Individuen notwendig sind. SHAFFER (1987) erachtete aufgrund von Modellrechnungen sogar Populationsgrößen von 10^3 bis 10^6 als notwendig, damit zufällige Umweltschwankungen und Katastrophen auch über lange Zeiträume (> 1000 Jahre) abgepuffert werden können. Für die Beurteilung des Zusammenhangs zwischen Populationsgrösse und Aussterberisiko sind detaillierte Kenntnisse über Lebenszyklus, Fortpflanzung und Ausbreitung einer Art erforderlich. Die Mindestgrösse überlebensfähiger Populationen ist jedoch auch von weiteren Faktoren abhängig, die räumlich und zeitlich variieren können; zudem wird das angenommene Aussterberisiko sehr unterschiedlich definiert (MENGES 1992). Für eine Art existiert deshalb nicht eine einzige minimale Populationsgrösse, sondern für eine realistische Beurteilung des Aussterberisikos einer Population müssen die jeweilige Umwelt und der betrachtete Zeitraum berücksichtigt werden. Die Bedeutung unterschiedlicher Umweltbedingungen kann mit Hilfe von demographischen Modellen abgeschätzt werden (MENGES 1991). Beispielsweise erhöht sich die MVP für eine mexikanische Palme von 140 auf 380 Individuen, wenn auch nur moderate Umweltvariabilität mitberücksichtigt wird; dabei wurde in diesem Fall mit einem Aussterberisiko von unter 5% in 100 Jahren gerechnet. Bei Pflanzen sind umweltbedingte Fluktuationen der Populationsgrösse und Katastrophen die wichtigste Ursache für das Aussterben von Populationen, während zufällige demographische Schwankungen nur in sehr kleinen Populationen (< 50 Individuen) von Bedeutung sind (MENGES 1992).

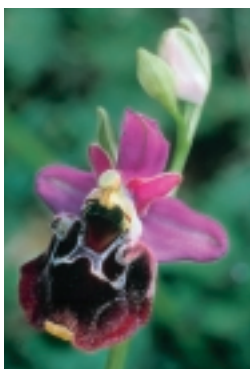
Die grösste Schwäche des MVP-Konzepts besteht darin, dass die Möglichkeit einer Wiederbesiedlung nach einem lokalen Aussterbeereignis nicht mitberücksichtigt wird. Dem trägt das «Metapopulations-Konzept» Rechnung, das von räumlich aufgeteilten Populationen ausgeht, die durch Pollenflug und Diaporenausbreitung miteinander vernetzt sind (GILPIN & HANSKI 1991). Nach einem Aussterbeereignis kann ein Standort deshalb mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit wieder besiedelt wer-

den. Bei Pflanzen ist allerdings über die Besiedlungshäufigkeit isolierter Habitats noch weniger bekannt als über die Häufigkeit von lokalen Aussterbeereignissen (POSCHLOD 1996). Wiederbesiedlungseignisse dürften jedoch für charakteristische Arten stark fragmentierter Magerwiesen äusserst gering sein, weil einerseits die Ausbreitungsdistanzen für Samen generell eher klein sind und andererseits wichtige Mechanismen für die Fernausbreitung von Samen (z. B. Wanderschäferrei, anthropogene Verschleppung) kaum mehr spielen (FISCHER et al. 1996, POSCHLOD 1996). Es gilt als erwiesen, dass die Häufigkeit von Wiesenpflanzen durch ihre Ausbreitungsfähigkeit begrenzt wird (TILMAN 1997, BAKKER & BERENDSE 1999).

Während bei Tieren zahlreiche Untersuchungen zur Beurteilung von Mindestgrössen überlebensfähiger Populationen vorliegen (PRIMACK 1993), stehen bei Pflanzen diesbezüglich nur wenig empirische Daten über kurzlebige Arten zur Verfügung. MATTHIES (1991) beobachtete in der Umgebung von Göttingen, dass die meisten Populationen des Ackerwachtelweizens (*Melampyrum arvense*) mit weniger als 100 Individuen im Verlauf von 8 Jahren ausgestorben waren. BRÄUER et al. (1999) fanden bei 8 bedrohten Pflanzenarten in Niedersachsen unterschiedliche Populationsgrössen (zwischen 70 und 1300 Individuen), die erforderlich waren, dass eine Population mit einer Wahrscheinlichkeit von 90% während der letzten 10 Jahre überleben konnte. Diese Autoren kommen zum Schluss, dass zwischen einem Viertel bis zu zwei Drittel der noch existierenden Populationen der untersuchten Arten in Niedersachsen akut bedroht sind.

Populationsgrösse und Gefährdung von Mesobromion-Arten

Flächenrückgang und floristische Veränderungen in den Kalkmagerwiesen des Schweizer Juras seit den 50er Jahren sind durch Untersuchungen von H. Zoller und seinen Diplomanden gut dokumentiert (ZOLLER et al. 1986, ZOLLER & WAGNER 1986). Anhand pflanzensoziologischer Vergleichsaufnahmen von intakten Flächen konnten FISCHER & STÖCKLIN (1997) nachweisen, dass innerhalb einer Periode von 35 Jahren eine grosse Zahl von Populationen lokal ausgestorben ist und das Aussterberisiko mit abnehmender Populationsgrösse deutlich zunimmt. Kurzlebige Arten hatten ein etwas grösseres Aussterberisiko als ausdauernde Arten. Als Mass für die Populationsgrösse wurde bei dieser Untersuchung die Abundanz/Deckungsschätzung aus pflanzensoziologischen Aufnahmen verwendet. Über den Zusammenhang zwischen effektiver Populationsgrösse und Aussterberisiko der Arten von Kalkmagerwiesen ist kaum etwas bekannt. Noch weniger wissen wir über alljährliche Fluktuationen der Individuenzahlen bei verschiedenen Arten, obwohl solche demographischen Schwankungen für die Abschätzung des Aussterberisikos einer Population massgebend sind (GILLMAN & SILVERTOWN 1997). Notwendig sind deshalb demographische Langzeituntersuchungen. Für Populationen von gefährdeten Pflanzen aus

*Orchis militaris**Ophrys holosericea**Gentianella germanica*

Kalkmagerwiesen im Schweizer Jura existieren bisher keine solche Arbeiten.

Seit 1997 werden deshalb in einem für die Dauer von mindestens 10 Jahren angelegten Projekt des Botanischen Instituts der Universität Basel über 200 Populationen gefährdeter Pflanzenarten von Kalkmagerwiesen untersucht. Das Projekt verfolgt folgende Ziele: 1. sollen bestehende Populationen alljährlich gezählt werden; 2. soll die Langzeitentwicklung der Populationen auf unterschiedlich grossen Flächen dokumentiert und das Auftreten neuer sowie das Aussterben bestehender Populationen registriert werden; 3. sollen zufällige Fluktuationen der Populationsgrössen von Langzeittrends der Populationsentwicklung unterschieden werden; 4. sollen schleichende Gefährdungen der Kalkmagerwiesen frühzeitig erkannt werden.

Auswahl der Arten und Methoden

Auf 44 Flächen mit Kalkmagerwiesen (Teucrio- und Colchico-Mesobrometen) im Jura der Nordwestschweiz werden seit 1996 alle vorkommenden Populationen von 14 gefährdeten Pflanzenarten (Tab. 1) registriert, und von den meisten (1997: 221 von 287 Populationen) wird alljährlich die Populationsgrösse ausgezählt. Bei häufigen Arten werden nicht alle registrierten Populationen gezählt. Folgende Kriterien wurden bei der Auswahl der Arten verwendet: 1. In erster Linie wurden gefährdete Arten berücksichtigt; 2. die Arten müssen eine grosse Habitatspezifität für das Mesobromion haben; 3. es wurden Arten mit unterschiedlicher Lebensdauer und Wachstumsstrategie, jedoch keine klonalen Pflanzen mit ausgeprägt vegetativer Ausbreitung ausgewählt; 4. neben sehr seltenen werden auch häufigere Arten berücksichtigt; 5. die Pflanzen müssen auffällig sowie einfach zu zählen sein.

Die ausgewählten Flächen werden zwei- bis dreimal pro Jahr besucht. Zur Hauptblütezeit wird die Populationsgrösse der jeweiligen Art durch Abschreiten der gesamten Fläche erhoben. Bei den meisten Arten wird jeweils die Anzahl reproduzierender Individuen gezählt. Bei vier Arten (*Scabiosa columbaria*, *Thesium pyrenaicum*, *Trifolium ochroleucon*, *Veronica teucrium*), bei denen wegen ihrer Wuchsform die Unterscheidung von Individuen schwierig ist, werden reproduzierende Sprosse gezählt. Bei diesen vier Arten ist die Anzahl reproduzierender Individuen (= Genotypen) eher kleiner als die Anzahl der gezählten Sprosse. Da bei den Zählungen mit einem Messfehler von ca. $\pm 10\%$ gerechnet werden muss, gelten Populationen, deren Grösse nach einem Jahr nicht mehr als 10% zu- oder abgenommen hat, als unverändert. Bei besonders grossen Populationen (> 2000 Individuen bzw. Sprosse) wird die Populationsgrösse halbquantitativ erhoben. Alle Flächen sind vegetationskundlich beschrieben (RYF 1997), und die Ergebnisse der Populationszählungen können mit Informationen über Nutzung, Flächengrösse und Standortverhältnissen in Beziehung gesetzt werden.

Verbreitung und Populationsgrösse gefährdeter Arten

1997 wurden auf den 44 Flächen 287 Populationen der untersuchten 14 Arten registriert, von denen 221 ausgezählt wurden (Tab. 1). Am verbreitetsten ist *Scabiosa columbaria* (41 Populationen), am seltensten *Gentianella cruciata* (6 Populationen). Arten, die nur in wenigen Flächen vertreten sind (*Gentiana cruciata*, *Gentianella ciliata*, *Orchis militaris*, *Orchis ustulata*, *Thesium pyrenaicum*) haben in der Regel sehr kleine Populationen mit weniger als 10 bis 20 reproduzierenden Individuen bzw. Sprossen. Vereinzelt wurden aber auch sehr grosse Populationen registriert, z. B. *Thesium pyrenaicum* mit einer Population von mehr als 10 000 Sprossen, oder *Orchis morio*, *Trifolium ochroleucon* und *Veronica teucrium* mit Populationen von jeweils mehr als 5000 reproduzierenden Individuen bzw. Sprossen.

Tabelle 1: Verbreitung von 14 gefährdeten Pflanzenarten und Populationsgrößen von insgesamt 221 lokalen Vorkommen in Magerwiesen im Nordwestschweizer Jura (1997/98). Aufgeführt sind für jede Art die Anzahl Populationen auf 44 Mesobromion-Flächen, die Anzahl gezählter Populationen, die Anzahl Populationen mit mehr als 100 bzw. mehr als 500 reproduzierenden Individuen bzw. Sprosse sowie die Anzahl Populationen, die 1998 an Grösse zu- oder abgenommen hat. (Nomenklatur nach Lauber & Wagner 1996).

Artname	Anzahl Populationen					
	auf 44 Flächen	die gezählt wurden	> 100 (1997)	> 500 (1997)	mit Grössenzunahme (1997/98)	mit Grössenabnahme (1997/98)
<i>Anacamptis pyramidalis</i>	34	30	9	1	11	8
<i>Campanula glomerata</i>	37	23	9	0	7	8
<i>Carlina acaulis</i>	31	22	5	0	8	10
<i>Gentiana cruciata</i>	6	6	0	0	1	2
<i>Gentianella ciliata</i>	8	8	0	0	2	4
<i>Gentianella germanica</i>	19	16	3	1	10	2
<i>Ophrys holosericea</i>	14	13	3	0	2	6
<i>Orchis militaris</i>	13	12	1	0	7	2
<i>Orchis morio</i>	18	16	8	3	12	1
<i>Orchis ustulata</i>	12	12	0	0	4	2
<i>Scabiosa columbaria</i> *	41	28	15	6	12	4
<i>Thesium pyrenaicum</i> *	12	7	1	1	3	2
<i>Trifolium ochroleucon</i> *	20	17	14	7	5	8
<i>Veronica teucrium</i> *	22	11	3	2	5	2
Total	287	221	71	21	89	61

* Arten, bei welchen reproduzierende Sprosse gezählt wurden.

Bei 9 der 14 gefährdeten Arten (*Anacamptis pyramidalis*, *Carlina acaulis*, *Gentianella germanica*, *Orchis morio*, *O. ustulata*, *Ophrys holosericea*, *Scabiosa columbaria*, *Trifolium ochroleucon*, *Veronica teucrium*) besteht ein signifikant positiver Zusammenhang zwischen Populationsgrösse und Ausdehnung der Flächen, wo diese Arten vorkommen (Abb. 1). Bei mehreren Arten (z. B. *Campanula glomerata*, *Carlina acaulis*, *Gentianella germanica*, *Scabiosa columbaria*, *Trifolium ochroleucon*) besteht ausserdem ein signifikanter

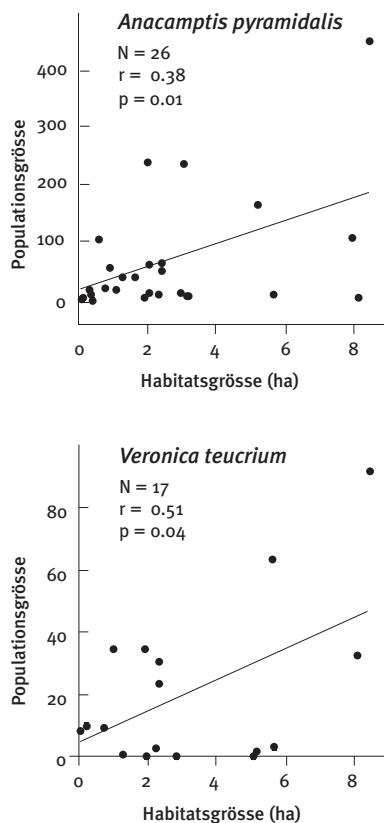


Abb. 1: Zusammenhang zwischen Habitatsgrösse (Fläche in ha) und Populationsgrössen von zwei ausgewählten Arten (*Anacamptis pyramidalis*, *Veronica teucrium*) in Magerwiesen des Nordwestschweizer Juras.

Zusammenhang zwischen Populationsgrösse und Qualität der Magerwiesen (gemessen an der Anzahl Mesobromion-Arten).

Von den 229 im Jahre 1997 gezählten Populationen betrug der Anteil Populationen mit mehr als 500 reproduzierenden Individuen bzw. Sprossen weniger als 10%. Zwei Drittel aller Populationen hatten weniger als 100 und fast ein Drittel weniger als 10 Individuen bzw. Sprosse (Abb. 2). Ein Vergleich der Populationsgrössen zwischen 1997 und 1998 zeigt, dass übers Jahr bei den meisten Populationen erhebliche Schwankungen auftreten. Insgesamt ist die Anzahl der Populationen, die 1998 im Vergleich mit 1997 an Grösse zugenommen hat, grösser als die Anzahl der Populationen, deren Grösse abgenommen hat (Tab. 1). Vergleicht man einzelne Arten, ist bei *Gentianella germanica*, *Orchis militaris*, *Orchis morio* und *Scabiosa columbaria* eine deutliche Zunahme, bei *Ophrys holosericea* eine Abnahme der Populationsgrösse erkennbar. Insgesamt lässt sich jedoch aus dem Vergleich der Zählungen während nur zwei Jahren kein genereller Trend ausmachen.

Diskussion

Auf Grund der kleinen Populationen (zwei Drittel aller Populationen haben weniger als 100 reproduzierende Individuen bzw. Sprosse) muss ein grosser Teil der lokalen Vorkommen der untersuchten Magerwiesenpflanzen im Nordwestschweizer Jura als gefährdet beurteilt werden. Zwar existieren für die meisten der hier erfassten Pflanzen kaum Informationen über die Minimalgrösse langfristig überlebensfähiger Populationen. Die wenigen Untersuchungen über den Zusammenhang von Populationsgrösse und Aussterberisiko von Pflanzen stellen gewöhnlich eine erhöhte Gefährdung kleiner Populationen fest. Populationen kurzlebiger Arten, die ein langfristiges Aussterberisiko ausschliessen, haben in der Regel deutlich mehr als 100 Individuen (BRÄUER et al. 1999). Für *Gentianella germanica* konnten FISCHER & MATTHIES (1998) nachweisen, dass kleine Populationen (< als einige 100 Individuen) eine geringere Samenproduktion und eine reduzierte Vitalität aufweisen. Kurzlebige Arten sind besonders gefährdet, weil zufällige Umweltschwankungen nicht durch eine lange Lebensdauer abgepuffert werden können (MENGENS 1991). Selbst wenn davon ausgegangen wird, dass bei ausdauernden Arten die Minimalgrösse überlebensfähiger Populationen kleiner ist als bei kurzlebigen Arten, dürfte für viele der hier untersuchten Populationen wegen ihrer geringen Grösse und räumlichen Ausdehnung eine akute Gefährdung bestehen. Zusätzliche Schutz- und Pflegemassnahmen könnten hingegen bewirken, dass die Populationen an Grösse zunehmen und dadurch das Aussterberisiko sinkt.

Die hier dokumentierte Beziehung zwischen Populationsgrösse charakteristischer Mesobromion-Arten und Habitatsgrösse von Magerwiesen ist ein deutlicher Hinweis dafür, dass das von FISCHER & STÖCKLIN (1997) festgestellte häufigere Aussterben von kleinen Populationen in einem direkten Zusammenhang

mit den oft kleinen Arealen der noch verbliebenen Mesobromion-Flächen steht. Dies wird durch die Beobachtung bestätigt, dass mit der Zunahme der Grösse einer Mesobromion-Fläche sowohl die Gesamtzahl als auch die Dichte (Artenzahl pro Flächeneinheit) der Mesobromion-Arten zunimmt (RYF 1997). Die Verkleinerung einzelner Flächen von Magerwiesen in den letzten Jahrzehnten durch Habitatszerstörung führt zu einem Verlust von Populationen charakteristischer Mesobromion-Arten. In kleinen Flächen nimmt das durch Zufallsereignisse bedingte Aussterberisiko kleiner Populationen zu, durch räumliche Isolation der Restflächen werden Neubesiedlungen seltener. Dies entspricht den Voraussagen der Theorie der «Insel-Biogeographie» von MACARTHUR & WILSON (1967). Der Flächenrückgang und die Fragmentierung der Kalkmagerwiesen führt in den noch intakten Resthabitaten zu einer Gefährdung charakteristischer Arten. Erschreckend viele Populationen der hier untersuchten Arten sind mittlerweile extrem klein. Es ist zu befürchten, dass die heute noch vorhandenen geringen Flächen von Kalkmagerwiesen ein langfristiges Überleben von selten gewordenen Pflanzen nicht sichern können.

Aus der Sicht des Naturschutzes ergibt sich erstens, dass ein weiterer Flächenrückgang von Magerwiesen verhindert werden muss. Zweitens muss die Qualität der vorhandenen Schutzgebiete durch eine optimale Pflege erhalten bleiben. Schliesslich stellt sich die Frage, ob unter den gegebenen Verhältnissen Populationsverluste noch durch natürliche Wiederbesiedlung ausgeglichen werden können. Es ist nicht ausgeschlossen, dass nur durch die Einsaat von Diasporen oder Verpflanzungen das lokale Aussterben gefährdeter Arten langfristig kompensiert werden kann.

Dank

Wir danken der Kantonalen Natur- und Landschaftsschutzkommission des Kantons Basel-Landschaft, die die Populationszählungen mit einem finanziellen Beitrag unterstützt. Speziell zu Dank verpflichtet sind wir Regula Tester, die bei den Populationszählungen mitgeholfen hat. Andreas Erhardt danken wir für die kritische Durchsicht des Manuskripts. Stefan Schwegler danken wir dafür, dass er uns die Bilder von *Orchis militaris* und *Ophrys holosericea* zur Verfügung gestellt hat.

Literatur

- BAKKER JP & BERENDSE F (1999) Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. TREE 14: 63–68
- BARRETT SC & KOHN JR (1991) Genetic and evolutionary consequences of small population size in plants: Implications for conservation. In: Falk D & Holsinger K (eds) Genetics and Conservation of Rare Plants. Oxford University Press, New York. pp 3–10
- BRÄUER I, MAIBOM W, MATTHIES D & TSCHARNTKE T (1999) Populationsgrösse und Aussterberisiko gefährdeter Pflanzenarten in Niedersachsen. Verh Ges Ökol 29: im Druck

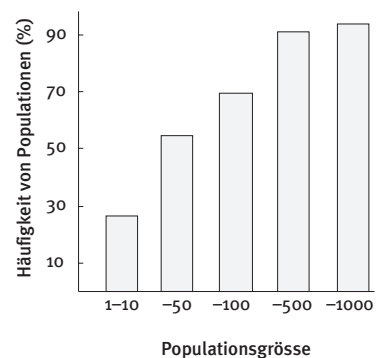


Abb. 2: Häufigkeit von Populationen in Abhängigkeit von ihrer Grösse (Anzahl Individuen bzw. Sprosse) bezogen auf 221 lokale Vorkommen 14 gefährdeter Magerwiesepflanzen im Nordwestschweizer Jura.

- ELLSTRAND NC & ELAM DR (1993) Population genetic consequences of small population size: Implications for Plant Conservation. *Ann Rev Ecol Syst* 24: 217–242
- FISCHER M (1998) Über die Ursachen der Gefährdung lokaler Pflanzenpopulationen. *Bauhinia* 12: 9–21
- FISCHER SF, POSCHLOD P & BEINLICH B (1996) Experimental studies on the dispersal of plants and animals by sheep in calcareous grasslands. *J Appl Ecol* 33: 1206–1222
- FISCHER M & STÖCKLIN J (1997) Local extinctions of plants in remnants of extensively used calcareous grasslands 1950–1985. *Conser Biol* 11: 727–737
- FISCHER M & MATTHIES D (1998) Effects of population size on performance in the rare plant *Gentianella germanica*. *J Ecol* 86: 195–204
- FRANKLIN IR (1980) Evolutionary change in small populations. In: Soulé ME & Wilcox BA (eds) *Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological perspective*. Sinauer, Sunderland MA. pp 135–149
- GILLMANN MP & SILVERTOWN J (1997) Population extinction and IUCN categories: the uncertainty of ecological measurements. In: Tew TE et al. (eds). *The role of genetics in conserving small populations*. Proceedings of a British Ecological Society Symposium 1995 York. JNCC, Peterborough. pp 155–162
- GILPIN ME & HANSKI I (eds) (1991) *Metapopulation dynamics: Empirical and theoretical investigations*. Academic Press, London
- LAUBER & WAGNER G (1996) *Flora Helvetica*. Paul Haupt Verlag, Bern
- MACARTHUR RH & WILSON EO (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton NJ
- MATTHIES D (1991) Räumliche und zeitliche Dynamik in Populationen der seltenen Art *Melampyrum arvense* L. In: Schmid B & Stöcklin J (Hrsg) *Populationsbiologie der Pflanzen*. Birkhäuser, Basel. pp 109–122
- MENGES E (1990) Population viability analysis for an endangered plant. *Cons Biol* 4: 52–62
- MENGES E (1991) The application of minimum viable population theory to plants. In: Falk DA & Holsinger KE (eds) *Genetics and conservation of rare plants*. Oxford University Press, Oxford. pp 45–61
- MENGES E (1992) Stochastic modeling of extinction in plant populations. In: Fiedler PL & Jain SK (eds) *Conservation Biology: The Theory and Practice of Nature Conservation, Preservation and Management*. Chapman and Hall, New York. pp 253–275
- POSCHLOD P (1996) Das Metapopulationskonzept – eine Betrachtung aus pflanzenökologischer Sicht. *Z Ökologie und Naturschutz* 5: 161–185
- PRIMACK RB (1993) *Essentials of conservation biology*. Sinauer, Sunderland Mass.
- RYF M (1997) Veränderungen in der Artenzusammensetzung von Kalkmagerrasen im Nordwestschweizer Jura in den letzten 40 Jahren. Diplomarbeit. Botanisches Institut der Universität Basel. Unveröffentlicht
- SHAFFER ML (1981) Minimum population sizes for species conservation. *BioScience* 31: 131–134
- SHAFFER ML (1987) Minimum viable populations: Coping with uncertainty. In: Soulé ME (ed) *Viable Populations for Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge. pp 69–86
- TILMAN D (1997) Community dynamics, invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology* 78: 81–92
- ZOLLER H, WAGNER CH & FREY V (1986) Nutzungsbedingte Veränderungen in Mesobromion-Halbtrockenrasen in der Region Basel – Vergleich 1950–1985. «Abhandlungen», Münster 48: 93–108
- ZOLLER H & WAGNER CH (1986) Rückgang und Gefährdung von Mesobromion-Arten im Schweizer Jura. *Veröff. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel, Zürich* 87: 239–259