

Universität für Bodenkultur Wien

Department für Integrative Biologie und Biodiversitätsforschung
Institut für Botanik

Diplomarbeit

Der Blütenfarbenpolymorphismus
von *Dactylorhiza sambucina* (Orchidaceae) –
Studien an Populationen im Wienerwald

Andreas Braun

Wien, am 21. August 2009

Betreuer:

Univ.-Prof. Dipl.-Geograph Dr. rer. nat. Karl-Georg Bernhardt

Mitbetreuer:

Univ.-Ass. Dipl.-Biologe Dr. rer. nat. Matthias Kropf

INHALTSÜBERSICHT

1 DANKSAGUNG	4
2 EINLEITUNG	5
3 UNTERSUCHUNGSGEBIET	7
3.1 Lage der Untersuchungsflächen	7
3.2 Geomorphologie, Ausgangsmaterial und Boden	8
3.3 Klima	9
4 <i>DACTYLORHIZA SAMBUCINA</i>	11
4.1 Biologie von <i>Dactylorhiza sambucina</i>	11
4.2 Bisherige Untersuchungen zum Polymorphismus bei <i>D. sambucina</i>	17
5 MATERIAL UND EXPERIMENTELLE METHODEN	23
5.1 Populationsstruktur	23
5.1.1 Erhebung allgemeiner Populationsparameter	23
5.1.2 Verteilungsmuster der Individuen	23
5.2 Begleitflora von <i>D. sambucina</i>	23
5.3 Pedologische Untersuchungen	24
5.3.1 Pedologischer Populationsflächenvergleich	24
5.3.2 Ermittlung der Wasserkapazität in der Rhizosphäre	25
5.4 Bestäubungsexperimente	26
5.4.1 Kreuzbestäubung	26
5.4.2 Samenmassenanalyse	27
5.4.3 Vitalitätsanalyse	28
5.4.4 Vergleich von Samenvitalität und Bodenparametern	30
5.5 Pollenausbreitung	30
5.5.1 Pollenbewegungen innerhalb der Populationsfläche	30
5.5.2 Bestäuberverhalten	30
5.6 Ermittlung des Blütenfarbstoffes	30
6 ERGEBNISSE	32
6.1 Populationsstruktur	32
6.1.1 Erhebung allgemeiner Populationsparameter	32
6.1.2 Verteilungsmuster der Individuen	32
6.2 Begleitflora von <i>D. sambucina</i>	40

6.3 Pedologische Untersuchungen	40
6.3.1 Pedologischer Populationsflächenvergleich	40
6.3.2 Ermittlung der Wasserkapazität in der Rhizosphäre	40
6.4 Bestäubungsexperimente	42
6.4.1 Kreuzbestäubung	42
6.4.2 Samenmassenanalyse	42
6.4.3 Vitalitätsanalyse	43
6.4.4 Vergleich von Samenvitalität und Bodenparametern	45
6.5 Pollenausbreitung	45
6.6 Ermittlung des Blütenfarbstoffes	46
7 DISKUSSION	47
7.1 Populationsstruktur	47
7.1.1 Erhebung allgemeiner Populationsparameter	47
7.1.2 Verteilungsmuster der Individuen	47
7.2 Begleitflora von <i>D. sambucina</i>	48
7.3 Pedologische Untersuchungen	49
7.3.1 Pedologischer Populationsflächenvergleich	49
7.3.2 Ermittlung der Wasserkapazität in der Rhizosphäre	50
7.4 Bestäubungsexperimente	50
7.4.1 Kreuzbestäubung	50
7.4.2 Samenmassenanalyse	51
7.4.3 Vitalitätsanalyse	51
7.5 Pollenausbreitung	53
7.5.1 Pollenbewegungen innerhalb der Populationsfläche	53
7.5.2 Bestäuberverhalten	53
7.6 Ermittlung des Blütenfarbstoffes	55
8 DIE ZEITLICHE DIMENSION DES POLYMORPHISMUS'	56
9 LITERATURVERZEICHNIS	59
10 ABBILDUNGSVERZEICHNIS	66
11 ANHANG	68
12 ABSTRACT / ZUSAMMENFASSUNG	73

1 DANKSAGUNG

ES WAR zur Stunde des Sonnenaufgangs und der Autobus führte mich in ein wiesenreiches, weites Land, als ich gewahr wurde, dass meine in gelbe und rote Kleider gehüllten pflanzlichen Protagonisten bereits auf dem Groisbacher Hangrücken thronen. So lautet der Name eines sich zur Schau stellenden Landschaftselements, das von Horizont zu Horizont reicht und nichts anderes war, als eine einzige große Blumenwiese voll verwirrender Düfte, seltsamer Laute und traumhafter Farben.

IN DIESER ART und Weise kann das Grünland bei Groisbach in Niederösterreich pittoresk beschrieben werden, das ich VBgm. i. R. Engelbert Balber, Obmann der Agrargemeinschaft Groisbach – trotz spärlicher Korrespondenz – zum Dank betreten und für meine experimentellen Untersuchungen beanspruchen durfte.

Durch eine Ausnahmegenehmigung gewährte mir das Land NÖ Pflanzenmaterial von *Dactylorhiza sambucina* in den Jahren 2006 und 2007 von diesem Ort zu entnehmen.

MEINEN BETREUERN der vorliegenden Diplomarbeit Univ.-Ass. Dr. Matthias Kropf und O. Univ.-Prof. Dr. Karl-Georg Bernhardt, Leiter des Instituts für Botanik, möchte ich für die Weitergabe ihres exzellenten Fachwissens, für die kollegiale Unterstützung während meiner Untersuchungen, bei der Auswertung der Daten und bei der Revision der Niederschrift herzlich danken. Bedanken möchte ich mich auch bei meiner Diplomprüferin O. Univ.-Prof. Dr. Gerda Schneider, Leiterin des Instituts für Landschaftsplanung.

EIN BESONDERS großer Dank gilt meinen Eltern und meinem gesamten familiären Umfeld, welche die erfolgreiche Vollendung dieser Diplomarbeit wohl erst ermöglichten.

2 EINLEITUNG

Die ERSTEN VORFAHREN der Familie der *Orchidaceae* können mittels molekularer Uhr auf ein Erdzeitalter vor rund 80 Mio. Jahren datiert werden, das noch von Dinosauriern geprägt war. Hierbei handelt es sich um das Campanium, einer geologischen Stufe der Oberkreide, wie ua. ein in Bernstein konserviertes Fossil eines Orchideenpollens von *Meliorchis caribea* belegt (Ramírez et al. 2007).

Kurz nach der Massenextinktion eines Großteils aller lebender Tier- und Pflanzenarten während des Kreide-Paläogen-Impakts vor 65 Mio. Jahren nahm die Radiation der Orchideen ihren Ursprung und führte bis heute zu einer globalen Verbreitung auf der gesamten Landmasse mit Ausnahme der (Eis-)Wüstengebiete.

Mit etwa 25 000 Arten weltweit stellen Orchideen eine der größten und erfolgreichsten Pflanzenfamilien dar. Die vielfältigen Formen, Farben und Duftstoffe der Orchideenblüte sind einzigartig im Pflanzenreich und begründen die Faszination und ästhetische Wirkung auf den Menschen. Der primäre Adressat dieser optischen und olfaktorischen Signale ist jedoch der Bestäuber, dem eine Fülle an Belohnung (zB. Nektar) bei einem Blütenbesuch als reichhaltige Gegenleistung für die Bestäubung suggeriert wird.

Die Belohnung gewährleistet den stetigen Blütenbesuch eines Bestäubers, birgt jedoch die Gefahr der Selbstbestäubung, da der Bestäuber zu lange an einem Blütenstand verweilt. Um diesen in Folge mangelhaften genetischen Austausch zu kompensieren, setzen 75 % aller europäischen Orchideen auf Täuschungsmanöver und verweigern dem Bestäuber die Belohnung (Paulus 2006). Voraussetzung für diese hochgradige Spezialisierung ist ihre Vergesellschaftung mit Belohnung offerierenden Begleitarten, die den Fortbestand der Bestäuber gewährleisten.



Abb. 1 Variable Blütenhüllblattfärbung bei *Dactylorhiza sambucina*

DAS HOLUNDERKNABENKRAUT, *Dactylorhiza sambucina* (LINNÉ) SOÓ 1962, als eine von 72 in Österreich beheimateten Orchideenarten (Fischer et al. 2005) setzt ebenfalls auf die Täuschung seiner Bestäuber mit leeren Nektarsporen; zudem mit der innerartlichen Besonderheit, auf den meisten seiner Standorte Individuen mit gelben *und* roten (gelegentlich auch lachsrosa) Blütenhüllblättern auszuprägen (Blütenfarbenpolymorphismus).

Diese Vielgestaltigkeit von *Dactylorhiza sambucina* ist unter österreichischen Wildpflanzenarten insofern außergewöhnlich, als ihr Charakteristikum der variablen Blütenhüllblattfärbung mit relativ hoher Regelmäßigkeit und Klarheit auftritt, offenbar nicht ökogeografisch determiniert ist und somit eine konsequente Strategie der Art darstellt. Sowohl gelb als auch rot blühende Individuen (Morphen) besitzen spezifische Farbstoffe und sind daher von scheinbar zweifärbigen

Pflanzenarten abzugrenzen, die primär durch die An- bzw. Abwesenheit von Farbstoffen differieren (zB. purpurn und weiß blühende Individuen bei *Corydalis cava*).

Weltweit einzigartig ist diese multichromatische Blütenhüllblatrfärbung von *Dactylorhiza sambucina* unter Orchideen dennoch mitnichten; beispielsweise die von Luer (2000) beschriebene polymorphe ecuadorianische Orchideenart *Teagueia sancheziae* bezaubert ebenfalls durch Gelb- und Rottöne. Auch einige heimische Pflanzenarten, die nicht der Familie der Orchideen angehören, zeigen multichromatische Blütenfärbung, wie etwa die zinnoberroten und blauen Kronblätter von *Anagallis arvensis* belegen.

DER BLÜTENFARBENPOLYMORPHISMUS von *Dactylorhiza sambucina* ist Gegenstand der vorliegenden Diplomarbeit. Auf Freilandexperimenten und Laboranalysen basierende Untersuchungen sollen Erklärungen liefern, welche Mechanismen den Blütenfarbepolymorphismus in ökosystemarem Zusammenhang beeinflussen und aufrechterhalten. Insbesondere folgende Fragestellungen gilt es, als Ziel der vorliegenden Arbeit zu beantworten:

Existieren funktionelle Unterschiede zwischen gelben und roten Morphen?

Bislang ist wissenschaftlich nicht endgültig geklärt, ob die Existenz gelber *und* roter Morphen eine artspezifische, notwendige Überlebensstrategie darstellt oder ob es sich hierbei um ein evolutiv zufällig entstandenes, auffälliges Merkmal handelt, das sich als nicht ungünstig für das Überleben der Art erweist, und somit nicht der natürlichen Selektion zum Opfer fällt.

Die in der Diplomarbeit aufgestellte Hypothese funktioneller Unterschiede soll durch pedologische Messungen und Samenvitalitätsanalysen bei gelben und roten Morphen verifiziert oder falsifiziert werden.

Herrschen Samenqualitätsunterschiede in Abhängigkeit unterschiedlicher Kreuzungskombinationen?

Unter Berücksichtigung vitalitätsbeeinflussender Faktoren – wie beispielsweise dem jährlich zu einem anderen Zeitpunkt einsetzenden Beginn der Anthese – soll getestet werden, ob die Pollen- und Samenqualität von der farblichen Ausprägung der Pollenspender- und Pollenempfängerpflanze abhängt.

Welche Faktoren beeinflussen das Morphenverhältnis innerhalb einer Population?

Da das Verhältnis gelber zu roter generativer Individuen (Morphenenverhältnis) innerhalb einer Population über einen längeren Zeitraum betrachtet schwankt und im europäischen Populationsvergleich deutlich differieren kann, soll untersucht werden, welche exogenen Faktoren die farbspezifische Ausprägung einer Population beeinflussen können.

3 UNTERSUCHUNGSGBIET

3.1 Lage der Untersuchungsflächen

IN DER ZEIT zwischen April 2006 und September 2007 wurde im Biosphärenpark Wienerwald in der Marktgemeinde Alland (Bezirk Baden) in Niederösterreich an fünf verschiedenen Standorten Untersuchungen zu *Dactylorhiza sambucina* und ihrem Blütenfarbenpolymorphismus durchgeführt. Eine geplante Ermittlung von weiteren Daten an einer ehemaligen Hutweide am Hocheck bei Grub (Bezirk Mödling) wurde mangels Betretungserlaubnis seitens des Pächters verworfen.

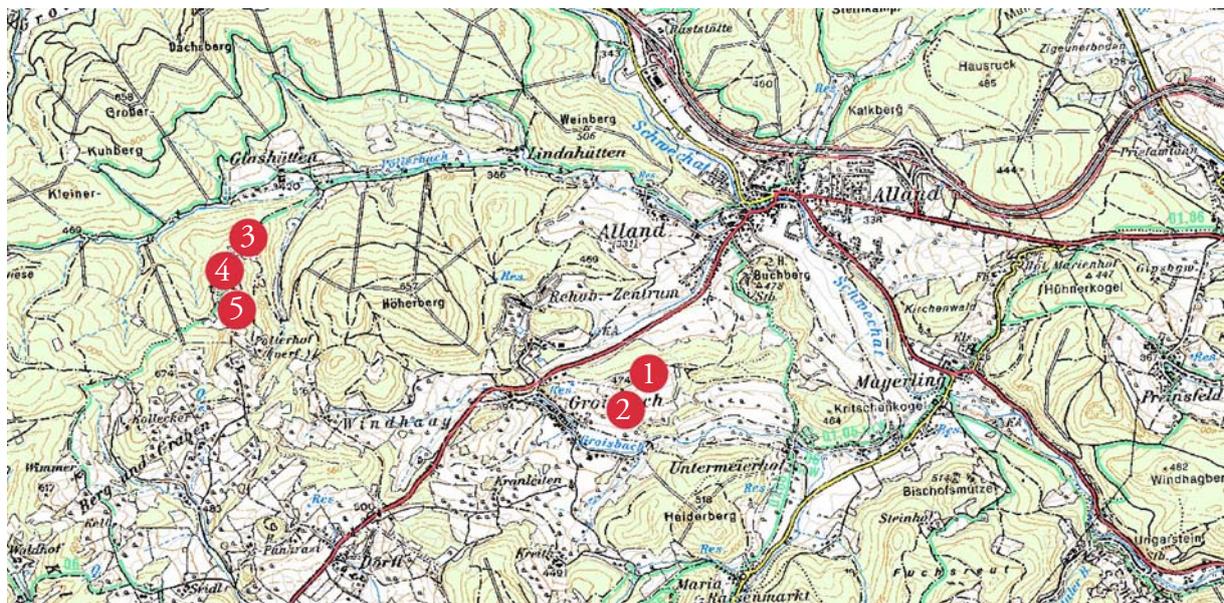


Abb. 2 Lage der Untersuchungsflächen

Die untersuchten Flächen sind wenige Kilometer südwestlich der Stadt Alland im Biosphärenpark Wienerwald lokalisiert.

	Teilpopulationsfläche	Kürzel	Seehöhe	Östl. Länge	Nördl. Breite
1	Nordhang bei Groisbach	NHG	453 m	16,0630	48,0453
2	Südhang bei Groisbach	SHG	459 m	16,0618	48,0442
3	Glashüttental Nord	GHT N	540 m	16,0227	48,0560
4	Glashüttental Mitte	GHT M	580 m	16,0205	48,0540
5	Glashüttental Süd	GHT S	580 m	16,0211	48,0518

Tab. 1 Höhenstufe und geografische Lage der Untersuchungsflächen

Die Pflanzendecken der Untersuchungsflächen sind mit rund 500 m ü. NN der submontanen Vegetationsstufe zugeordnet.

ZWEI UNTERSUCHUNGSFLÄCHEN (Abb. 2: 1,2) befinden sich auf einer Hutweide nordöstlich von Groisbach an einem Höhenrücken in West-Ost-Erstreckung, der seit 1999 wegen seltener Pflanzenarten als Naturdenkmal geschützt ist (Land NÖ 2003) und von der Agrargemeinschaft

Groisbach als Grundeigentümer gepflegt wird (E. Balber, Obmann d. Agrargem. Groisbach, pers. Mitt. 2006).

DIE DREI ANDEREN Untersuchungsflächen sind Teil der wechselfeuchten Magerwiesen im Glashüttental südwestlich der Ortschaft Alland (Abb. 2: 3,4,5). 12,1 ha der im Eigentum der Bundesforste stehenden Wiesenflächen sind auch dort seit 1995 wegen bemerkenswerter Orchideenvorkommen als Naturdenkmal ausgewiesen (Land NÖ 2003).

Die zuletzt genannten Flächen haben jedoch in experimenteller Hinsicht in der vorliegenden Diplomarbeit aufgrund ihres geringen Besatzes mit *D. sambucina* eine untergeordnete Bedeutung.

3.2 Geomorphologie, Ausgangsmaterial und Boden

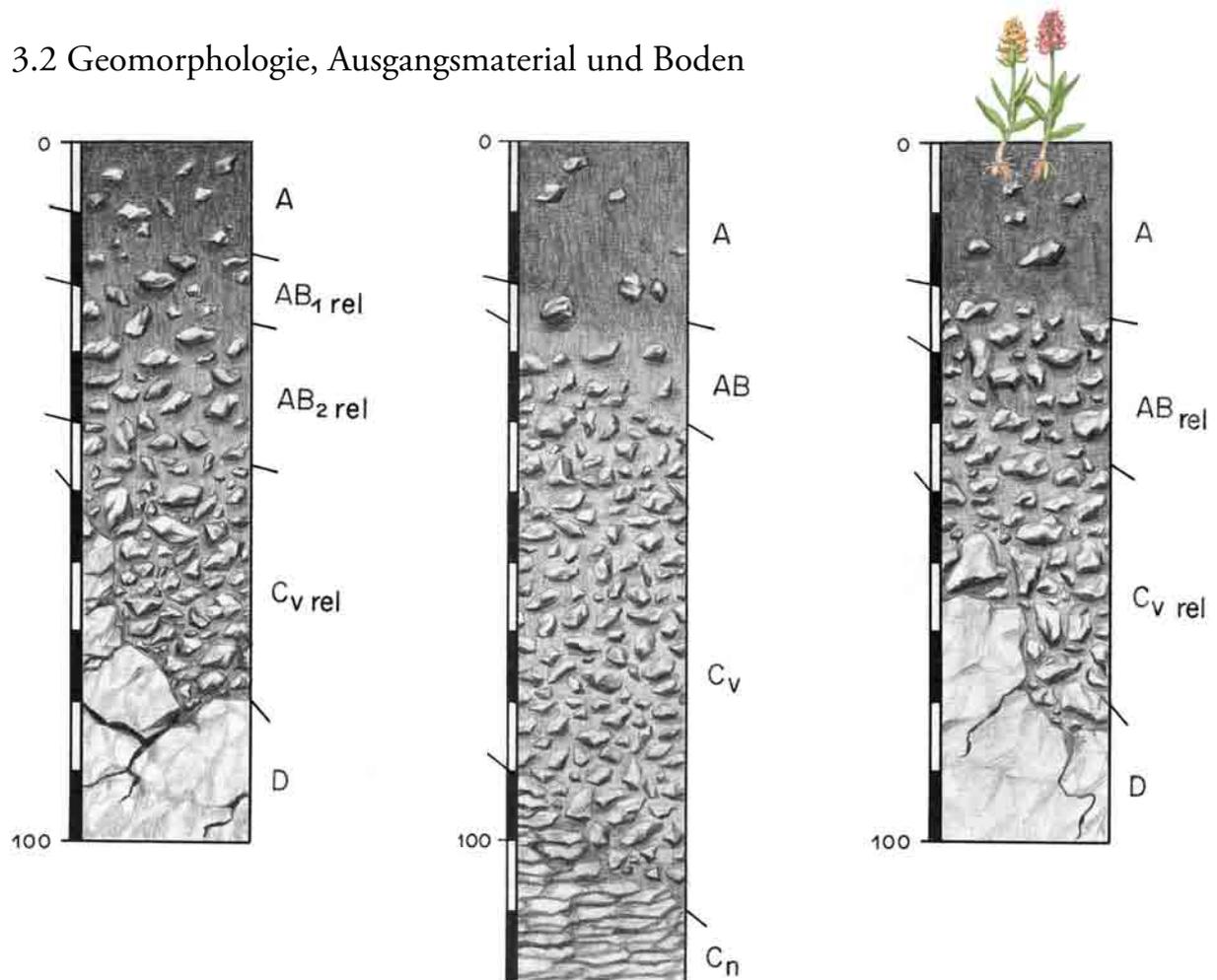


Abb. 3 Bodenprofile der Untersuchungsflächen

Während die Teilpopulationsflächen bei Groisbach durch den Bodentyp Felsbraunerde charakterisiert sind (li.), weisen die Teilpopulationsflächen im Glashüttental den Bodentyp Braunlehm auf (Mi., re.). A-D kennzeichnen verschiedene Bodenhorizonte vom obersten Mineralboden bis zum Ausgangsmaterial.

DIE UNTERSUCHTEN FLÄCHEN im Bezirk Baden liegen im östlichen Alpenvorland, geologisch betrachtet an der Grenze der Flyschzone des Wienerwaldes zu den Nördlichen Kalkalpen. Die Landschaft ist geprägt von einem Nebeneinander kleinerer Bergstöcke mit Felswänden aus Kalk- und Dolomitgestein und bewaldeten, sanftwelligen Hügelformationen in einer Höhenausdehnung von 300 bis 700 m ü. NN aus weichen, sandigen und mergeligen Gesteinen (vgl. Krenmayr 1999).

Die auf dem Höhenrücken bei Groisbach gelegenen Untersuchungsflächen weisen mächtigen Fleckenmergelkalk, einen kalkalpenfremden Schürfling aus der Lias-Dogger-Zeit (entstanden vor 180 Mio. J.) als Ausgangsmaterial (Gesteinsuntergrund) auf (Schnabel 2002).

Der einer intensiven silikatisch-karbonatischen Verwitterung ausgesetzte rezente Boden ist durch den stark humosen, kalkarmen Bodentyp Felsbraunerde (Cambisol) charakterisiert. Der oberste, flachgründige Mineralbodenhorizont mit gleitendem Übergang zum verbraunten Verwitterungshorizont ist durch die Bodenart lehmiger Schluff mit geringem bis hohem Skelettanteil gekennzeichnet. Mit zunehmender Profiltiefe erhöht sich der Anteil eckig-kantiger Gesteinsbruchstücke (Steine, Grus). Der feste, unverwitterte Teil des Ausgangsmaterials ist in 120 cm Tiefe erreicht (BFW 2006, Abb. 3).

Die Untersuchungsflächen im Glashüttental liegen direkt an der Grenze der Flysch- und Kalkzone großteils auf Tonmergel, Sandstein und Kalk der Lunzer Decke (Kalkzone), welche orogenetisch in das Mesozoikum (vor über 200 Mio. J.) einzuordnen ist (Schnabel 2002; Geologische Karte <http://www.wienerwald-online.at/index.htm?geologie/htm/geolform02.htm>). Der nicht rezente, sondern unter früheren geologischen Epochen entstandene Boden befindet sich nun als Reliktboden (stark humoser, pH-neutraler Bodentyp Braunlehm) an der Erdoberfläche und unterliegt nunmehr einer Bodenentwicklung, die den heutigen Bedingungen entspricht (vgl. Schachtschabel et al. 1998; BFW 2006). Die oberen, kalkarmen, mittelgründigen Horizonte sind durch die Bodenart toniger Lehm mit mäßig bis hohem Grus- und Steinanteil gekennzeichnet (BFW 2006, Abb. 3).

3.3 Klima

VON SUBKONTINENTALEN BEDINGUNGEN sind die Untersuchungsflächen inmitten des Biosphärenparks Wienerwald makroklimatisch gekennzeichnet. Kalte, schneereiche Perioden in den Wintermonaten wechseln mit warmen, trockenen Wochen in der Sommerzeit. Die Tagesdurchschnittstemperaturen der vergangenen Dekaden liegen zwischen -5°C im Jänner und 17°C im Juli, im Jahresmittel bei etwa 8°C (Biosphärenpark Wienerwald Management, http://www.biosphaerenpark-wienerwald.org/cms/cat_na_clima_de/index.php).

Die Niederschlagssummen belaufen sich auf 900 l/m^3 , wobei im Untersuchungsjahr 2006 eine bis August um 40 % erhöhte Feuchtigkeit gegenüber dem annualen Durchschnitt verzeichnet wurde (Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik, <http://www.zamg.ac.at/>).

Die durch eine Hangneigung von 15° gekennzeichnete nord-exponierte Untersuchungsfläche bei Groisbach (NHG) weist im Gegensatz zur am Hangrücken diametral geneigten süd-exponierten Fläche (SHG) eine um 35 % geringere, kalkulatorisch ermittelte Strahlungsleistung der Sonne auf (Tab. 2). Dieser entscheidende Faktor in der Beschreibung des Meso- und Mikroklimas prägt den Beginn und die Dauer der Vegetationszeit sowie die Artzusammensetzung.

	Kürzel	Hangneigung	Sonneneinfallswinkel	Sonnenbestrahlungsstärke
1	NHG	15,39°	40,61°	876 W/m ²
2	SHG	15,00°	71,00°	1352 W/m ²

Tab. 2 Strahlungsleitung der Sonne

Die Sonnenbestrahlungsstärke, welche durch die Solarkonstante, die Hangneigung und den Sonneneinfallswinkel um die Mittagszeit zur Vollblüte von *D. sambucina* am 15.05. kalkulatorisch ermittelt wurde, zeigt signifikante Unterschiede auf den Teilpopulationsflächen NHG und SHG. Ein Programm zur Bestimmung des Sonneneinfallswinkels ist online verfügbar:

<http://www.zentral-dietikon.ch/zentral/math/einfallswinkel/winkelopt.html>

4 DACTYLORHIZA SAMBUCINA

4.1 Biologie von *Dactylorhiza sambucina*

DIE ZAHLREICHEN SAMEN, die *Dactylorhiza sambucina* in einer Kapsel bildet, besitzen praktisch kein Nährgewebe sondern nur einen kleinen, durchsichtigen, kugelförmigen Embryo, der von einer transparenten inneren (Carapace) und braun gefärbten äusseren Samenschale (Testa) umgeben ist (vgl. Kutschera et al. 1982; Ederer 2005).

Während der Keimung entwickelt sich dieser wenigzellige Embryo zu einem heterotrophen Protokorm, einem undifferenzierten Keimlingsstadium. Erst durch das zelluläre Eindringen von Pilzhyphen wird das Protokorm, und später die gebildeten Wurzelrindenzellen (Cortex) von endotrophen Mykorrhizapilzen infiziert und weiteres Wachstum ermöglicht. Ein bis zwei Tage nach Pilzinfektion kollabieren die eingedrungenen Hyphen (Pelotone) und werden im Inneren der infizierten Zellen aufgelöst. Die freigesetzten Nähr- und Mineralstoffe (Kohlenhydrate, Proteine, Phosphate und Vitamine) werden von *D. sambucina* für den eigenen Stoffwechsel verdaut (Tolypophagie; vgl. Kasper 2003; Ederer 2005).

MIT ZUNEHMENDER ENTWICKLUNGSREIFE ändert sich die Nährstoffaufnahme (McKendrick 1996b), der Bedarf an Kohlenhydraten wird mittels einsetzender Fotosynthese zunehmend eigenständig gedeckt; dennoch wird die symbiontische Beziehung fakultativ aufrecht erhalten (vgl. Ederer 2005). Hadley & Pegg (1989) geben an, dass der Mykorrhizapilz insbesondere im Adultstadium als Phosphorquelle zur Stressabwehr genutzt wird. Er fungiert auch als Quelle organischen Stickstoffs (Burgeff 1954) und als Vitaminlieferant (Hijner & Ardith 1973).

Bis zu diesem ontogenetischen Stadium ist für die Entwicklung der Jungpflanze ein Kräftegleichgewicht zwischen Protokorm und Pilzhyphen vonnöten, denn es gilt ein Überhandnehmen des Pilzes im Protokorm als auch eine übersteigerte Pilzabwehr innerhalb der Pflanze (bedingender Verlust der Nährstoffversorgung) zu verhindern (vgl. Kasper 2003).

In Abhängigkeit der Qualität der symbiontischen Wirkung kann *D. sambucina* vermutlich mit verschiedenen Mykorrhizapilzen, beispielsweise den Arten *Tulasnella calospora*, *Ceratobasidium cornigerum* und *Thanatephorus cucumeris* zusammenleben, da diese Pilze in Wechselwirkung mit den edaphischen Gegebenheiten unterschiedliche lokale Nährstoffoptima zeigen (Marchisio et al. 1985; Dijk & Eck 1995; Kasper 2003). Van der Heijden et al. (1998) führen an, dass die Diversität arbuskulärer Mykorrhizapilze mit der Pflanzendiversität positiv korreliert ist, da sie das potentielle Verbreitungsgebiet einer Art ausweiten.

HOHE ANFORDERUNGEN von *D. sambucina* an die Standortbedingungen und ihre ökologische Strategie (nach Grime 1977) begründen die geringe Überlebensquote der Embryonen; nur etwa jeder 500 000ste Same entwickelt sich *in situ* zu einem adult-generativen Pflanzenindividuum in einer stabilen Population (Tab. 4). Als kausale Faktoren nennt Dijk (1988) Witterungseinflüsse, Zeitpunkt der Aussamung, Nährstoffversorgung zum Keimzeitpunkt und Hemmung der Keimung durch mineralischen Stickstoff.

Generell gilt jedoch der Mangel an geeigneten Standorten als limitierender Faktor für die Verbreitung der Art. Magere Böden sind die Voraussetzung für ein erfolgreiches symbiontisches Wechselspiel, da bereits ein geringer Gehalt an Ammonium und Nitrat die Protokormentwicklung beeinträchtigt (Beyrle et al. 1985; Dijk et al. 1997).

Nach einer dreijährigen Entwicklungszeit unter günstigen edaphischen Bedingungen ist das Protokorm als verdickte, sprossbürtige Wurzel an einem Grundspross ausdifferenziert, welche als unterirdisches Speicherorgan (Wurzelknolle) genügend Nährstoffe für die Induktion einer erstmaligen Infloreszenzbildung liefert (vgl. Harbeck 1968; Karrer & Kästner 1995). Das homorhize Wurzelsystem besteht aus drei bis acht kurzen und dicken, sprossbürtigen Wurzeln an der Basis des Innovationstrieb und meist zwei bis sechs knollenbürtigen, fingerförmigen Wurzeln an der Wurzelknollenbasis. Der Tiefgang der jährlich neu gebildeten Wurzeln beträgt nur wenige Zentimeter.



Abb. 4 Wurzelknollen von *Dactylorhiza sambucina*

Zwei Wurzelknollen mit Innovationstrieb, spross- und knollenbürtigen Wurzeln auf einer Populationsfläche bei Groisbach (NÖ) in verschiedenen Seitenansichten (18.09.2007). Die etwa dreijährige, 2 cm lange Knolle links zeigt an der Basis erst kürzlich entwickelte knollenbürtige Wurzeln.

BEREITS IM SOMMER wird ein Innovationstrieb dicht unter der Bodenoberfläche gebildet und die meristematische Anlage der Infloreszenzen unter Abwägung der Nährstoffressourcen und exogenen Faktoren determiniert (vgl. Goh et al. 1982; Abb. 4). Bis zu drei oder vier Jahre intermittiert *D. sambucina* unterirdisch oder tritt nur in vegetativer Ausprägung oberirdisch in Erscheinung (Tamm 1972). In Abhängigkeit ihres Altersstadiums, der Konkurrenzbedingungen durch Artgenossen und der exogenen Bedingungen des Vorjahres sind 20-50 % aller reproduktionsfähigen Individuen im Folgejahr dormant oder vegetativ (vgl. Balzer 2000). Generative Individuen hohen Alters finden sich vorwiegend auf Arealen geringer Individuendichte und blühen mit einer höheren Wahrscheinlichkeit im Folgejahr als unter hoher innerartlichen Konkurrenz. Junge generative Individuen neigen in den Folgejahren eher zur Dormanz oder zu vegetativem Wuchs und finden sich vorwiegend auf Arealen hoher Individuendichte (Balzer 2000).

UNTER KONSISTENTEN EXOGENEN FAKTOREN zeigt *D. sambucina* vermutlich eine höhere C-Kompetenz (*Competitive strategy* nach Grime 1977) und Wachstumseffizienz auf Böden, die bereits von Artgenossen okkupiert und damit rhizosphärisch beeinflusst wurden. Eine solche Eigenschaft hat grundlegende Auswirkungen auf die Stabilität von Ökosystemen (vgl. Bezemer et al. 2006).

D. sambucina entwickelt zwei bis acht oberirdische, wechselständige, ganzrandige Blattorgane und etwa drei reprimierte unterirdische, die sich mangels Lichteinfluss nicht weiter entwickeln.

DIE NÄHRELEMENTGEHALTE an Kalium, Phosphat, Kalzium und Magnesium in den Blattgeweben betragen jeweils etwa 2 mg / 100 g Trockenmasse (Balzer 2000). Nur die Kaliumgehalte können stark variieren, da sie eine signifikante Abhängigkeit von edaphischen Gegebenheiten zeigen (Balzer 2000).

Häufig gewinnen mit zunehmendem Alter der Pflanze die eilanzettlichen Blattorgane an Breite. Der Hauptspross zeigt gegen den Grund eine Stauchung, die Internodienlänge nimmt gegen die Spitze zu und endet in einer Infloreszenz (Halbrosetten-Wurzelknollenstaude nach Karrer & Kästner 1995).



Abb. 5 Gelbe und rote Morphe von *Dactylorhiza sambucina*

Blattorgane und von Deckblättern geschützte Blüten während der Austriebsphase auf einer Hutweide am Hocheck in NÖ (19.04.2006). Häufig öffnen sich die Blüten bereits während der Blattentfaltung.

WÄHREND DER HAUPTAUSTRIEBSPHASE Ende Erstfrühling führt explosionsartiges Streckungswachstum zu einem zeitgleichen Herausschieben der Blattorgane und des Blütenstands aus dem Substrat (Abb. 5).

DIE BLÜTENHÜLLBLÄTTER als Teil der Infloreszenz sind in zahlreichen Farbschattierungen von hellgelb über lachsrosa bis violettrot ausgeprägt, am Grund jedoch häufig gelb gefärbt (Abb. 6). Gelegentlich wurden, durch das Fehlen von Farbstoffen, weiß erscheinende Morphen gesichtet (Bauer 2005). Die durch die resupinierte Blüte nach unten zeigende Lippe (Labellum) ist ± gepunktet, rundlich und leicht dreilappig. Der kegelig-walzförmige, nektarfreie Sporn ist deutlich abwärts gebogen und übertrifft die Länge des Fruchtknotens (Ovars; Fischer et al. 2005). Der ährige, gedrungene, brakteeose Blütenstand ist zumeist dichtblütig und besitzt auf den

Untersuchungsflächen im Jahr 2006 zwischen zwei und 29 synözische und homogame Blüten (vgl. Tab. 4). Die Deckblätter sind krautig und ebenfalls mit Farbstoffen versehen.



Abb. 6 Der Blütenfarbenpolymorphismus von *Dactylorhiza sambucina*

Gelbe, rote und in Bildmitte intermediäre lachsrosa Morphe unterschiedlicher Populationen in Österreich (li., Mi.) und Italien (re.). Weiß erscheinende, orangefarbene und bläulich gefärbte Blütenstände sind dagegen sehr rar.

DIE ANTHESE erstreckte sich auf den Untersuchungsflächen im Jahr 2006 zwischen 22. April und Ende Mai. Im Jahr 2007 war dieser Zeitraum durch erhöhte Trockeneinwirkung im Mai um etwa eine Woche verkürzt. Zum Zeitpunkt der Samenreife einen Monat nach der fakultativ xenogamen Bestäubung durch Hymenopteren werden die verbliebenen Nährstoffe in den Blattorganen in die vegetativ neu gebildete Wurzelknolle transferiert. Diese insbesondere bei adult-generativen Individuen jährlich neu gebildete Knolle ersetzt häufig die nun absterbende Vorjahrsknolle. Eine vegetative Vermehrung durch eine Innovationsknospe mit Wurzelknolle ist demnach als von geringer Bedeutung einzuschätzen (vgl. Tamm 1972; Dijk et al. 1997).

Die Bestäubung, die Übertragung der Massulae auf das Stigma als Ausprägung der generativen Vermehrung, erfolgt obligat biotisch durch polylektische Hymenopteren wie *Bombus lapidarius*, *B. lucorum*, *B. soroeensis*, *B. terrestris*, *B. sylvarium*, *Psithyrus vestalis*, *P. barbutellus*, *Apis sp.* und *Osmia sp.* (Nilsson 1980; Kropf & Renner 2005).

Als Transportmedium für das männliche Erbgut produziert *D. sambucina* pro Blüte zwei sektionale Pollinien, die sich jeweils aus einer Klebscheibe (Viscidium) und auf einem starren Stielchen (Caudicula) sitzenden Pollenpaketen (Massulae) zusammensetzen. Bei einem Blütenbesuch haftet das Pollinium über das Viscidium am Kopf (Caput) des Bestäubers wie eine Antenne an (Abb. 7). Nach etwa 40 Sekunden werden die Caudiculae schlaff und elastisch (*pollination bending*, vgl. Darwin 1877; Johnson et al. 2004; Kropf & Renner 2008), wodurch die Massulae optimal für eine erfolgreiche Bestäubung positioniert werden. Diese bestäubungsbiologische Verzögerung verhindert eine Selbstbefruchtung und fördert den genetischen Austausch zwischen Individuen, da erst nach Ablauf dieser Zeitspanne der Bestäuber die exportierende Pflanze verlassen hat und weit entfernte Blüten zur unbewussten Deposition aufsucht (Johnson et al. 2004; siehe aber Kropf & Renner 2008).



Abb. 7 Bestäubung von *Dactylorhiza sambucina*
Sektile Pollinarien (P) haften dem Kopf des Bestäubers an. Mehrere
Pollenpakete werden infolge des Blütenbesuchs auf der klebrigen
Narbe (N) deponiert.

EIN SEKTILES POLLINIUM ermöglicht die Deposition von Pollen auf bis zu etwa vier klebrigen Narben (Stigmae), da nur einzelne Massulae durch den starken Klebstoff Elastoviscin fest miteinander verwoben sind, und die Klebeverbindungen zwischen den Pollenpacketeinheiten untereinander bzw. dem Stigma schwächer sind als jene innerhalb dieser Einheiten bzw. zwischen Viscidium und Bestäuber (vgl. Svojtka 2005).

Die nach einer erfolgreichen Fruktifikation entwickelten Samen (Abb. 8) werden anemochorisch oder ombrochorisch verbreitet. Seltener erfolgen aufgrund gestalterisch-ästhetischer Überlegungen anthropochorisch bedingte Ansaubungen auf Naturstandorten oder in Gärten. Der Marktwert eines schwächtigen, adulten Individuums, das einer naturschutzbehördlich genehmigten Züchtung entspringt, wird gegenwärtig mit rund 23 EUR dotiert (Raritätenbörse des HBV, pers. Beob. 2007).

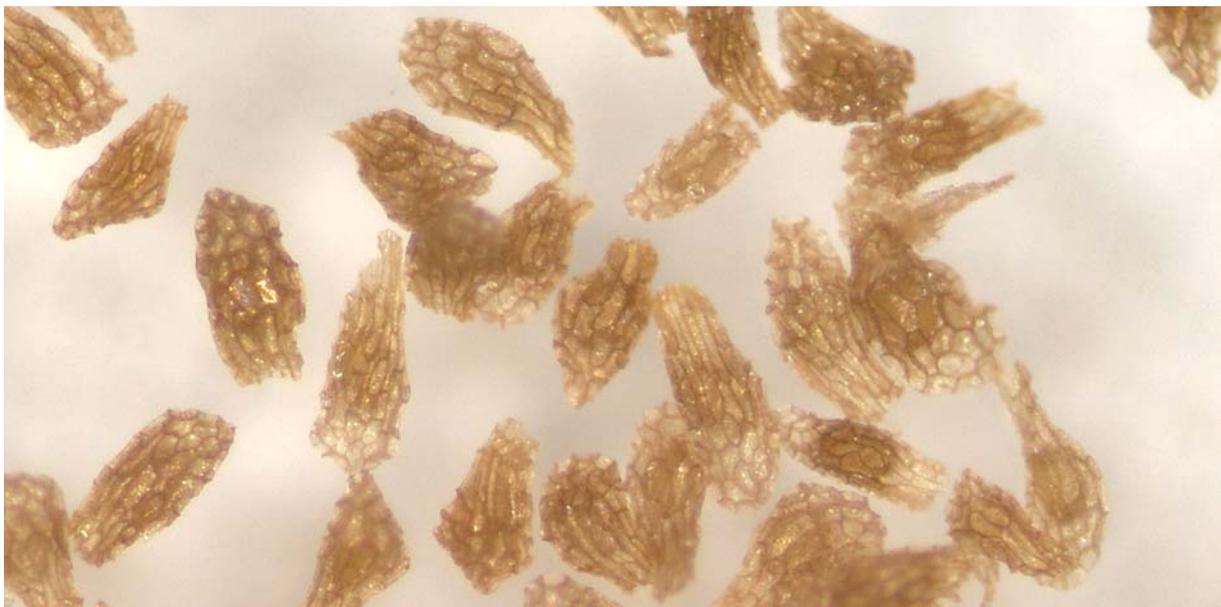


Abb. 8 Die Samen von *Dactylorhiza sambucina*

Tausende Samen mit einer Einzelmasse von 1 µg werden pro Kapsel gebildet. Der durchsichtige, kugelförmige Embryo ist innerhalb der braun gefärbten Samenschale erkennbar.

DURCH DIE KURZE KEIMHEMMUNG (Dormanz) und den hohen Anspruch an die Keimbedingungen sind die Samen dem transienten Diasporenbank-Typ I (nach Deevey 1947) zugeordnet. *In situ* verweilen sie daher weniger als eine Vegetationsperiode im Boden (vgl. Batty et al. 2000).

Nach einer hohen, früh auftretenden Mortalität während des Samen- und Juvenilstadiums zeigen die überlebenden Individuen eine hohe Lebenserwartung von 20 bis 30 Jahren (Tamm 1972) auf Magerstandorten vornämlich der pflanzensoziologischen Klassen *Koelerio-Corynephoretea*, *Festuco-Brometea*, *Molinio-Arrhenatheretea*, *Nardo-Callunetea* und *Trifolio-Geranietea sanguinei* (vgl. Klotz et al. 2002).

4.2 Bisherige Untersuchungen zum Polymorphismus bei *D. sambucina*

DURCH EINE KÜNSTLICHE ANORDNUNG von 500 Individuen der Art *D. sambucina* mit einem randomisierten Farbmorphenverhältnis innerhalb zehn verschiedener Patches wiesen Gigord et al. (2001) nach, dass rare Morphen aus diesen Patches von Bestäubern relativ häufiger angefliegen werden und somit einen Reproduktionsvorteil gegenüber den farblich überwiegenden Morphen haben. Dieser als negative, frequenzabhängige Selektion (NFS) bezeichnete Mechanismus wird von Gigord et al. (2001) als Erklärung für das innerartliche Aufrechterhalten des Polymorphismus' herangezogen.

Interessanterweise beträgt das optimale Morphenverhältnis nicht 1:1 sondern führt (im Untersuchungsgebiet der südfranzösischen Cevennen-Gebirgsregion) zu einer idealen Präsenz von 69 % gelben und 31 % roten Morphen. Gigord et al. (2001) sehen dieses Verhältnis im Verhalten des Bestäubers begründet, nicht nur nach einem hinsichtlich des Nektargehalts erfolglosen Blütenbesuch seine Nahrung bei einer farblich differierten Blüte zu suchen, sondern auch generell die gelbe Farbe durch eine angeborene Neigung der roten vorzuziehen. Diese Präferenz wird jedoch von Spaethe et al. (2001) mit der Begründung relativiert, gelbe Morphen seien durch einen um etwa ein Drittel geringeren Kontrastgehalt gegenüber dem Hintergrund von Hummeln visuell schlechter detektierbar. Vielmehr könnte durch das Überwiegen der gelben Morphe der optische Impakt der roten Morphe langfristig kompensiert werden.

Nilsson (1980) vermutet, dass *D. sambucina* hauptsächlich von unerfahrenen Hymenopteren bestäubt, von erfahrenen dagegen gemieden wird. Neben anderen Faktoren kennzeichnet dies den abnehmenden Reproduktionserfolg während der Anthese, weil die Bestäuber im Laufe der Zeit lernen, die Pflanze zu meiden (Vogel 1993) – jedoch nur zu einem gewissen Grad (vgl. Kropf & Renner 2005), da auch nektarproduzierende Blüten nach einem (kürzlich) erfolgten Besuch nektarlos sein können (Percival 1965) und Bestäuber generell ausbleibende Stimuli (dh. Nektarabsenz) langsamer verarbeiten als positive (wohlschmeckende Nahrung) oder negative (zB Bitterstoffe in der Nahrung; vgl. Menzel & Greggers 1992; Chittka et al. 2003).

Eine zunehmende Farbvariabilität in den Lockorganen prolongiert zudem den Lernerfolg der Bestäuber, da es ihnen aufgrund der Vielfalt der optischen Reize schwieriger fällt, die Art als solche auszuschließen (Pettersson & Nilsson 1983).

EINEN ANDEREN ANSATZ verfolgen Jersáková et al. (2006) und vermuten im Überhang roter Morphen ($67\% \pm 13,5$ SD) in 22 tschechischen Populationen ($n = 3\,421$ Individuen; Tab. 3) die um den Faktor 2,64 experimentell bestätigte erhöhte Samenmasse und die um den Faktor 1,19 erhöhte Samenvitalität bei roten gegenüber gelben Morphen als Ursache für das diametrale Verhältnis der Morphenfrequenz gegenüber jenem französischer Populationen (vgl. Gigord et al. 2001). Ferner zeigen die Samen nach künstlicher, intramorpher Bestäubung bei roten Morphen nach drei Monaten einen Keimerfolg (0,4 %), der bei gelben Morphen ausbleibt (Jersáková et al. 2006).

Pellegrino et al. (2005a) stellten nach der Untersuchung von drei Populationen ($n = 2\,724$ Individuen; Tab. 3) in Italien im Jahr 2002 fest, dass mit zunehmenden männlichen (entfernte Pollinarien) und weiblichen Reproduktionserfolg (gebildete Kapseln) der gelben Morphe der Prozentsatz roter Morphen abnimmt. Diese Beobachtung natürlicher Begebenheiten widerspricht dem Konzept der negativen, frequenzabhängigen Selektion, wie es bei Gigord et al. (2001) unter teilweise künstlichen Bedingungen postuliert wurde. Eine nähere Erklärung für den mangelnden Reproduktionserfolg der raren Morphe liefern Pellegrino et al. (2005a) nicht. Vielmehr sehen er

und seine Arbeitsgruppe die dominante Farbe der nektarbietenden Begleitarten als ausschlaggebend für die Präferenz der nektarsuchenden Hymenopteren, eine Vermutung, die bereits Nilsson (1980) für Populationen mit einer Dominanz roter Morphen in Schweden geäußert hat. Demnach sei die große Variabilität des Morphenverhältnisses auf das Bestäuberverhalten und die Bestäuberart zurückzuführen.

Zahlreiche Studien geben jedoch zu bedenken, dass das Verhalten der Bestäuberarten von Jahr zu Jahr, zwischen Populationsflächen und zwischen Individuen (Hummelköniginnen, -drohnen und -arbeiterinnen) signifikant fluktuiert (Teräs 1985; Gumbert 2000).

IN DER WISSENSCHAFTSDISKUSSION herrscht mittlerweile grundsätzlicher Konsens, dass die spezifische phänotypische Attraktivität der Pflanze für Bestäuber nicht der alleinige ausschlaggebende Faktor für die Bildung bzw. das Aufrechterhalten eines bestimmten Verhältnisses von Farbmorphen ist (Gómez 2000; Frey 2004). Dieser Faktor gilt aber als mitbestimmend, insbesondere in Bezug auf den männlichen Reproduktionserfolg, der im südeuropäischen Raum bei gelben Morphen signifikant höher liegt als bei roten, da Hummeln beispielsweise in Süditalien dazu neigen, vornämlich gelbe Morphen anzufliegen (Pellegrino et al. 2005a).

Eine weitere mögliche Ursache im Vorherrschen eines Morphotypus' sehen Pellegrino et al. (2005b) in der Einflussnahme jedes einzelnen generativen Pflanzenindividuums durch sexuelle Selektion (*fecundity selection*; Lyons et al. 1989). Demnach besteht eine Assoziation zwischen Genen der Blütenfarbstoffsynthese und jenen der Fruchtbarkeitsregulation (Pellegrino et al. 2005b). In einer reproduktionsbiologischen Studie über vier Populationen im italienischen Kalabrien in den Jahren 2002 bis 2004 zeigen Pellegrino et al. (2005b), dass intramorphe Kreuzbestäubungen gleichermaßen bei roten und gelben Morphen einen hohen Reproduktionserfolg durch die Bildung eines nahezu optimalen Prozentsatzes vitaler Samen (92 %) aufweisen, während seltene lachsrosa Morphen einen mit 40 % vergleichsweise geringen Grad vitaler Samen nach erfolgter Bestäubung ausbilden.

Konsequenterweise führt die Prevalenz eines Morphotypus' durch die entsprechende höhere Zahl produzierter Samen aus intramorphen Bestäubungen mit hohem Vitalitätsgrad unter natürlichen Bedingungen zu einem Aufrechterhalten oder weiterem Ansteigen der vorherrschenden Blütenfarbe. Diese demographische Populationsentwicklungsrichtung steht wiederum in Opposition zum Konzept der negativen, frequenzabhängigen Selektion, wonach der zahlenmäßig unterlegene Phänotypus höheren Reproduktionserfolg genießt.

BEI KEIMLINGSUNTERSUCHUNGEN von *D. sambucina* zeigen Juillet et al. (2006), dass die Nachkommenschaft aus intramorphen und intermorphen Kreuzbestäubungen zwischen gelben und roten Morphen eine konsistente Keimrate (85 % nach 130 Tagen in der Wachstumskammer) sowie Überlebensrate (30 % nach einjähriger Aufzucht im Glashaus) aufweisen. Eine marginal signifikant niedrigere Überlebensrate ist jedoch bei den roten Morphen zu verzeichnen – ein möglicher Hinweis auf den Überhang gelber Morphen in einer Population im Schweizer Kanton Wallis, von wo die Elterngeneration für die angesprochenen Versuche entstammt.

Eine deutliche Reduktion der Überlebensrate (8 % Überlebensrate nach einjähriger Aufzucht im Glashaus) weisen selbstbestäubte Individuen gegenüber fremdbestäubten Artgenossen auf und indizieren damit eine ausgesprochene Inzuchtdepression bei *D. sambucina* (vgl. Nilsson 1980; Norderhaug 1995; Jersáková et al. 2006).

BEI EXPERIMENTELLEN FELDSTUDIEN in der südfranzösischen Cevennen-Gebirgsregion mit gelben Morphen von *D. sambucina* und der nektarbietenden Begleitart *Muscari neglectum* haben Internicola et al. (2006) nachgewiesen, dass mit zunehmender Dichte von *M. neglectum* der weibliche Reproduktionserfolg von *D. sambucina* sinkt, bei geringer Begleitartendichte dagegen ein relativ hoher weiblicher Reproduktionserfolg festzustellen ist. Die schweizer Arbeitsgruppe um A. I. Internicola begründet das Phänomen damit, dass eine hohe Dichte nektarbietender Begleitarten die Bestäuber erst nach einem Lernprozess dazu bewegt, *D. sambucina* zu meiden und schließlich nur die Nektarpflanzen anzufliegen. Bei dieser unergiebigem Interpretation des Untersuchungsergebnisses verweisen Internicola et al. (2006) auf weitere zu tätige Experimente, um die kausalen Prozesse genauer zu verstehen.

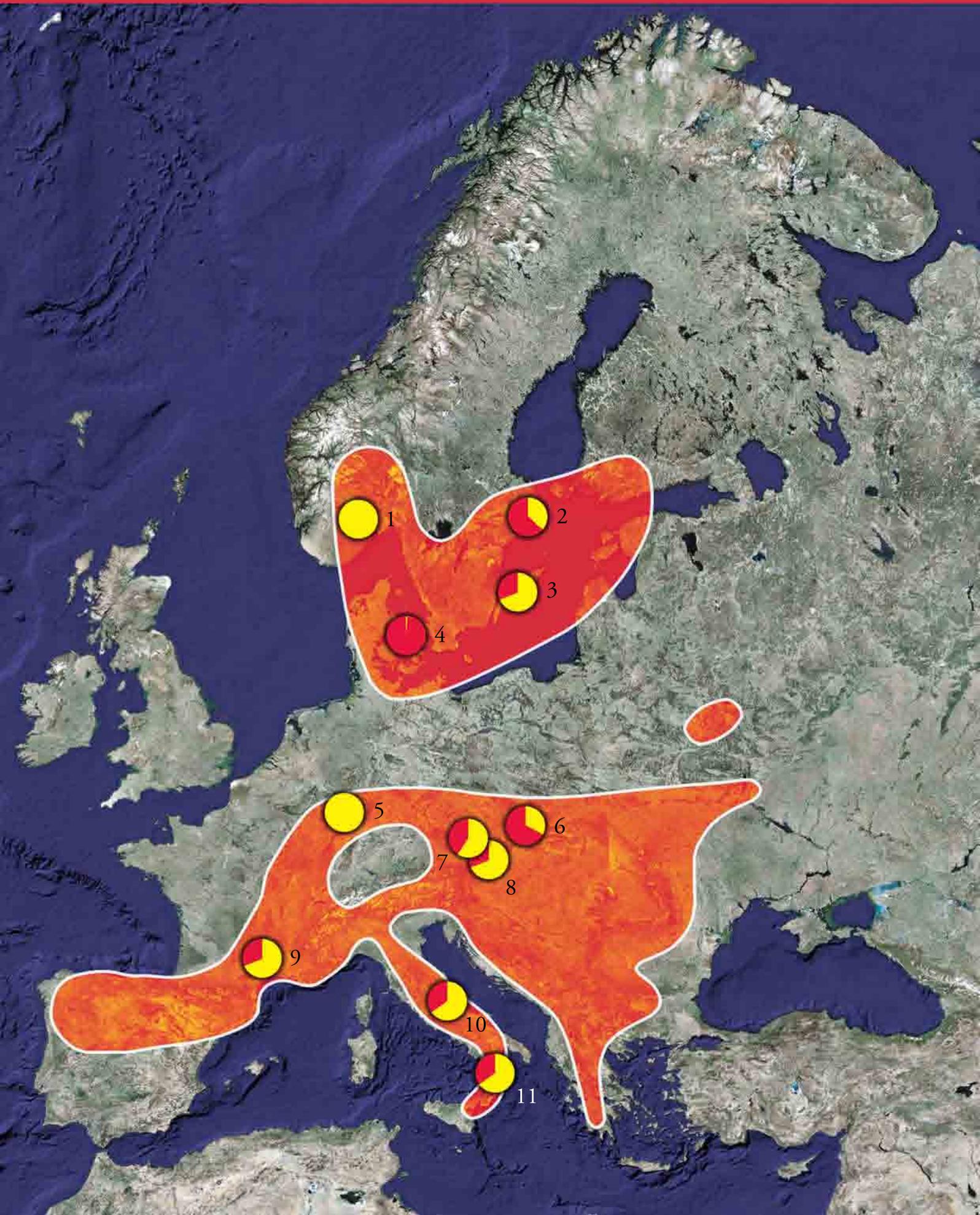
Tab. 3 Morphenverhältnis exemplarischer europäischer Populationen

Das Verhältnis gelber zu roter generativer Individuen (Morphenverhältnis) europäischer, in Abb. 9 geografisch verzeichneter Populationen oder Metapopulationen im Vergleich: das Morphenverhältnis ungestörter polychromer Populationen beträgt typischerweise 2:1.

Daten über die Populationen 2, 3, 4 und 10 sind aus Abb. 10 abgeleitet.

	Staat	Region	Morphenverhältnis	n Individuen	n Populationen
1	Norwegen	Telemark	100:0	-	-
	(http://www.nhm.uio.no/botanisk/fylkesblomster/telemark.html)				
2	Schweden	Ljusterö	36:64	>266	1
	(http://www.rolfsbild.se/Blommor/Adamocheva/000523-05%20adam%20och%20eva.html) (Abb. 7 li. o.)				
3	Schweden	Stora Karlsö	63:37	>176	1
	(http://www.natureeyes.dk/fotoarkiv_artsliste_sog.asp?sogefelt=dactylorhiza%20sambucina&sg_kat=alle&side=0) (Abb. 7 Mi. li.)				
4	Dänemark	Bjergene	6:94	>127	1
	(http://www.dk-orkideer.dk/arter/Dactylorhiza%20sambucina/Dactylorhiza%20sambucina.html) (Abb. 7 Mi. re.)				
5	Deutschland	Rheinland-Pfalz	100:0	2867	15
	Kropf (2008)				
6	Tschechien	Beskiden	33:67	3421	22
	Jersáková et al. (2006)				
7	Österreich	Waldviertel	55:45	5851	5
	Kropf & Kriechbaum (2009)				
8	Österreich	Wienerwald	69:31	1084	2
	GHT, NHG, SHG				
9	Frankreich	Cevennen	69:31	-	20
	Smithson et al. (2007)				
10	Italien	Campo Imperatore	68:32	>188	1
	(http://www.naturamediterraneo.com/forum/topic.asp?TOPIC_ID=5285) (Abb. 7 re. o.)				
11	Italien	Kalabrien	66:34	2724	3
	Pellegrino et al. (2005a)				

Abb. 9 Verbreitungsareal und Morphenverhältnis von *Dactylorhiza sambucina*
Kreisdiagramme kennzeichnen das Verhältnis gelber und roter Morphen auf Metapopulations-
flächen innerhalb des europäischen Verbreitungsareals. Nähere Erläuterungen liefert Tab. 1.



ZAHLREICHE BEISPIELE, unter anderen aus Norwegen und Deutschland belegen (Tab. 3), dass für das Überleben einer Population die Existenz des Blütenfarbenpolymorphismus', zumindest unter spezifischen exogenen Bedingungen, nicht entscheidend ist (vgl. Smithson & Macnair 1997).

Vielmehr zeigen monochrome Populationen im deutschen Rheinland-Pfalz neben einer typischen Bestäuberfauna einen mit 19 % durchschnittlichen weiblichen Reproduktionserfolg im europäischen Populationsvergleich (Kropf & Renner 2005); der Reproduktionserfolg ist demnach gegenüber polychromen Populationen nicht in signifikant erhöhtem Maße bestäuberlimitiert.

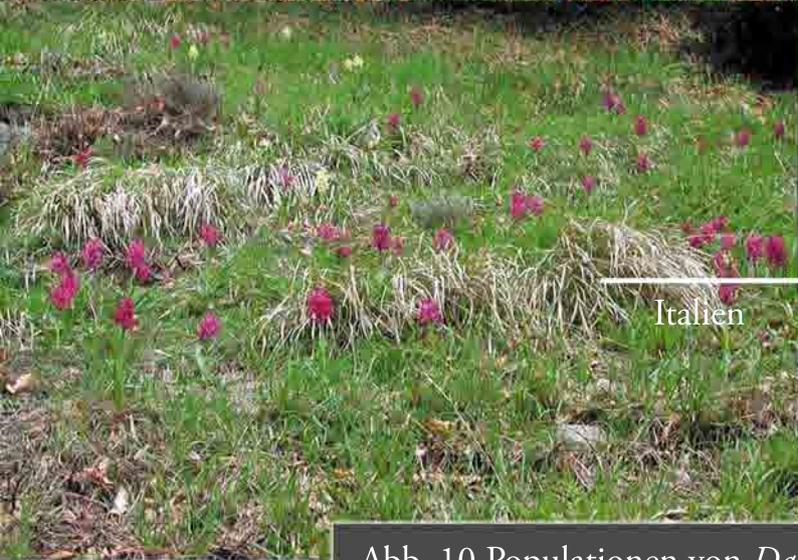
Dennoch sei erwähnt, dass mit zunehmender phänotypischen Plastizität und Diversität im Sinne des Polychromismus' der Blüten das Überleben der Individuen und die Fitness der Population gesamtheitlich im Steigen begriffen ist, da vielfältige Ausgangsmaterialien und -formen einen höheren adaptiven Grad an sich zukünftig ändernde Umweltverhältnisse bieten können (vgl. Frankham et al. 2002).



Schweden



Italien

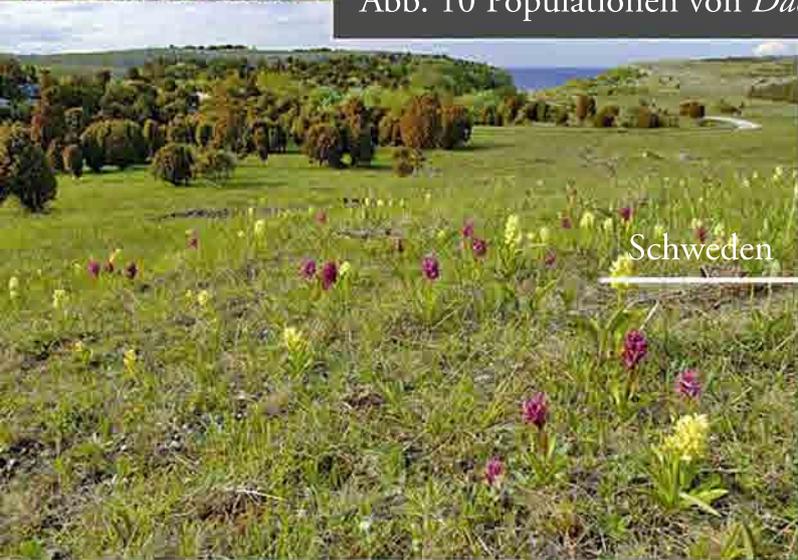


Italien

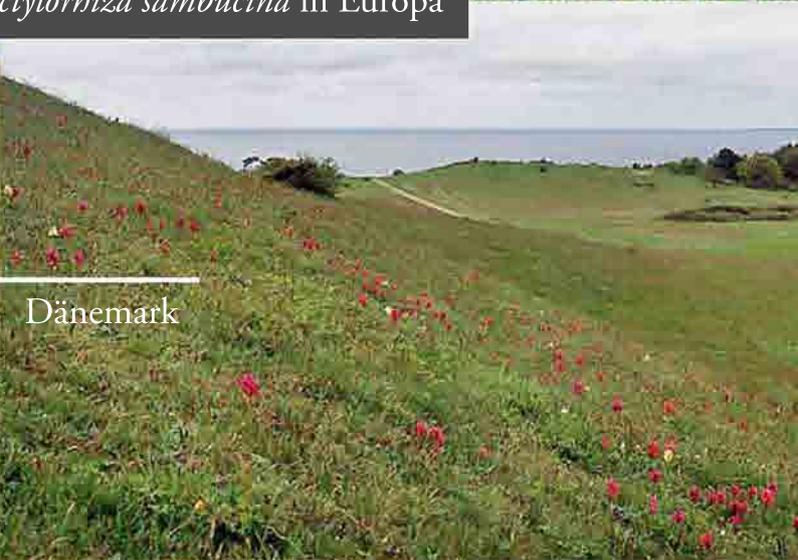


Frankreich

Abb. 10 Populationen von *Dactylorhiza sambucina* in Europa



Schweden



Dänemark



Österreich



Schweden

5 MATERIAL UND EXPERIMENTELLE METHODEN

5.1 Populationsstruktur

5.1.1 Erhebung allgemeiner Populationsparameter

AUF DEN UNTERSUCHUNGSFLÄCHEN werden allgemeine Daten zu der Populationsstruktur von *D. sambucina* erhoben und ausgewertet. Eine Population ist eine Ansammlung von Individuen, die zur selben Art gehören und innerhalb eines begrenzten Areals verteilt sind. Teilpopulationsflächen implizieren eine räumliche Nähe einzelner begrenzter Areale mit bedingtem Genfluss durch Pollentransfer und Samenausbreitung, wie dies für die untersuchten Areale bei Glashütten und Groisbach kennzeichnend sein dürfte.

Da Populationen und Teilpopulationen weder genetisch noch räumlich homogen sind, tragen die ermittelten Daten zum Verständnis bei, wie sich verschiedene Individuen bzw. Morphen gegenseitig beeinflussen und unter welchen Umständen sie sich in Abhängigkeit von exogenen und endogenen Faktoren im Laufe der Zeit ändern.

Erhoben werden ua. die Abundanz, das Morphenverhältnis, die durchschnittliche Pflanzenhöhe, Blütenanzahl, Blütenstandsänge, sowie der männliche und weibliche Reproduktionserfolg durch die ermittelte Quote exportierter Pollinarien bzw. gebildeter Kapseln.

5.1.2 Verteilungsmuster der Individuen

UM AUSSAGEN ZUR VERTEILUNGSWEISE von *D. sambucina* auf den Populationsflächen tätigen zu können, wird der Abstand der Individuen zueinander mittels Maßband zentimetergenau vermessen und die Morphen in Abhängigkeit ihrer Farbausprägung durch eine gelbe oder rote Markierung in einer Grundrissdarstellung verzeichnet.

5.2 Begleitflora von *D. sambucina*

MITHILFE DER EXKURSIONSFLORA für Österreich (Fischer et al. 2005) erfolgt eine möglichst vollständige Erfassung und Bestimmung aller Pflanzenarten, mit besonderem Augenmerk auf nektarbietende Begleitarten von *D. sambucina* auf den Teilpopulationsflächen des NHG und SHG. Zur Beschreibung des Pflanzenbestandes werden pflanzensoziologische Kriterien (Abundanz, Verteilungsweise, Lebensform, etc.) berücksichtigt. Zu ermittelnde Charakterarten (dh. gesellschaftstreue Arten mit enger Standortsamplitude) dienen als Grundlage für eine tendenzielle pflanzengesellschaftliche Ausweisung einer Teilpopulationsfläche, obgleich eine umfassende, exakte pflanzensoziologische Zuordnung (Braun-Blanquet 1964; Oberdorfer 1993) von dieser Erhebung nicht zu erwarten ist.

5.3 Pedologische Untersuchungen

5.3.1 Pedologischer Populationsflächenvergleich



Abb. 11 Felsbraunerde

Mittels eines Siebs werden Bodenproben aus den Untersuchungsflächen in Grobmaterial und Feinerde getrennt, um pedologische Analysen zur chemischen und physikalischen Eigenschaft des Substrats durchzuführen.

ZUR UNTERSUCHUNG, ob Bodenparameter die Ursache für die Farbausprägung sind, werden in der Nähe von gelben und roten Morphen Bodenproben entnommen.

Hierfür wird an fünf gleichmäßig verteilten Punkten auf dem Umkreis ($r = 10$ cm) eines Individuums Substrat in einer Horizonttiefe zwischen zwei und 10 cm entnommen und in einem Plastiksack vermengt. Dieser Vorgang wird pro Teilpopulationsfläche bei jeweils einer gelben und roten Morphe durchgeführt, insgesamt neun Mal, da auf einer Fläche nur rote Morphen Infloreszenzen ausbildeten.

Im Waschlabor des Instituts für Botanik wurden die Bodenproben nach einer Trocknung bei Raumtemperatur mittels eines Siebs mit einer Maschenweite von 2 mm in Feinerde und Grobmaterial getrennt (Abb. 11). Die erforderliche Masse an Feinerde beträgt 200 g und wird für die pedologische Analyse zur Bodenkörnung, Bodenacidität, C/N-Verhältnis und zum Gehalt an den Makronährelementen Kalzium, Magnesium, Kalium, Phosphor herangezogen, welche an universitären Einrichtungen in Wittingau und Budweis (Tschechien) durchgeführt werden soll.

Die Bodenkörnung und die durch die Lagerung dieser Körner gegebene Porosität sind die Voraussetzung dafür, dass in einem Bodenvolumen Platz für Wasser und Luft sowie für Wurzeln und Bodentiere vorhanden ist (Schachtschabel et al. 1998).

Der pH-Wert des Bodens kennzeichnet seine Kationenaustauschkapazität und steht mit vielen Eigenschaften des Bodens, etwa der Nährstoffverfügbarkeit für Pflanzen, in enger Beziehung. Mit steigendem pH-Wert, bedingt durch steigende Kationenaufnahme (basische Ernährung durch zB. Ammonium) nimmt die Mikroorganismenaktivität zu, Huminstoffe werden verstärkt abgebaut, Stickstoff freigesetzt und die Phosphatkonzentration nimmt ab. Mit sinkendem pH-Wert und demnach steigender Anionenaufnahme (saure Ernährung durch zB. Nitrat) können toxische Wirkungen von Aluminium und Mangan ausgelöst werden und der Grad der Nährstoffauswaschung nimmt zu (Schachtschabel et al. 1998).

5.3.2 Ermittlung der Wasserkapazität in der Rhizosphäre

NACH EINEM KONZEPT von J. Jersáková, Budweis, pers. Mitt. (2006) erfolgt die Bodenentnahme durch Eisenhülsen mit einem Durchmesser von 5 cm. Nach kleinflächiger Abtragung der Humusschicht werden diese mit Hilfe eines Hülsenbohrers 10 cm tief durch Körperkraft in den skelettarmen Bodenhorizont gerammt. Nach Entnahme der Eisenhülse befindet sich in dessen Hohlraum ca. 80 cm³ Substrat. Der Vorgang wird pro Teilpopulationsfläche jeweils fünfmal in 15 cm Entfernung von gelben und roten Morphen durchgeführt. Die Hülsen samt Inhalt werden separat in Plastiksäcken verpackt und in das Waschlabor des Instituts für Botanik gebracht.

Nach Ermittlung der Masse des wassergesättigten Substrats in der Eisenhülse wird die Probe auf ein vierlagiges Filterpapier gestellt und mit einer Petrischale als Verdunstungsschutz abgedeckt (Abb. 12). Das Filterpapier entzieht dem Substrat Feuchtigkeit. Gemessen wird dieser Masseverlust (Sickerwasser) nach 30 min, 2 h und 24 h unter trockenen, raumklimatischen Bedingungen und nach einer vollständigen Trocknung im Trockenschrank bei 105°C. Die zu ermittelnde Wasserkapazität wird in Masseprozent ausgedrückt und setzt die Trockenmasse des Bodens mit der aufgenommenen Wassermasse in Beziehung. Der in Richtung auf ein ausgeglichenes hydraulisches Potential hinlaufende Masseverlust wird durch eine Zeitkurve dargestellt und ist durch ein spezifisches Adhäsionspotential der Bodenkörnung gekennzeichnet.



Abb. 12 Ermittlung der Wasserkapazität

Der Masseverlust der wassergesättigten Erde in den Eisenhülsen wird innerhalb einer definierten Zeitperiode mehrmals gemessen, um die Wasserkapazität der Rhizosphäre zu ermitteln.

5.4 Bestäubungsexperimente

5.4.1 Kreuzbestäubung



Abb. 13 Blütenbestäubung

Ein der Zahnstocherspitze anhaftendes sektionales Pollinium wird zur Narbe geführt. Diese manuell durchgeführte Handlung imitiert den natürlichen Pollentransfer durch Hymenopteren.

ZUM ZEITPUNKT der Vollblüte werden pro Teilpopulationsfläche jeweils 10 gelbe und 10 rote Morphen nach folgenden Kriterien ausgewählt:

- die Individuen müssen einen augenscheinlich gesunden, kräftigen Eindruck hinterlassen,
- sie dürfen erst vor wenigen Stunden bis Tagen ihre Blüten geöffnet haben.
- Die Blüten müssen unberührt und sauber,
- und mindestens 7 an der Zahl sein.

IM ANSCHLUSS an diese Auswahl wird die Bestäubung der Blüten durch Hymenopteren imitiert. In einem Abstand von etwa 30 m zu den Empfängerpflanzen werden Pollinarien von gelben und roten Morphen mittels Zahnstocher entnommen.

Die Klebscheibe des Polliniums haftet der Zahnstocherspitze an (Abb. 13). Pro gelber (G) und roter (R) Empfängerpflanze werden in alternierender Reihenfolge drei Blüten mit Massulae roter Spendermorphen bestäubt (G^R , R^R), drei Blüten mit Massulae gelber Spendermorphen (G^G , R^G) und eine Blüte wird durch Eigenpollen befruchtet (Abb. 14). Die Selbstbestäubung erfolgt abwechselnd autogam (die Narbe wird von Pollen derselben Blüte bestäubt; G^{AG} , R^{AG}) und geitonogam (die Narbe wird von Pollen aus einer anderen Blüte derselben Pflanze bestäubt; G^{GG} , R^{GG}).

Nach diesen manuellen, künstlichen Bestäubungen werden die Blüten zum Schutz vor nachträglicher natürlicher Bestäubung mit Netzen aus Tüll abgedeckt, zumal die Wahrscheinlichkeit einer solchen als sehr niedrig anzusetzen ist. Nach erfolgreicher Befruchtung können im optimalen Fall somit 7 Blüten mal 20 Individuen ist gleich 140 Kapseln pro Teilpopulationsfläche für weiterführende Untersuchungen geerntet werden. Auf einem

Datenblatt wird die Position der bestäubten Blüte auf der Infloreszenz numerisch festgehalten, sowie die entsprechende Art der Kreuz- oder Selbstbestäubung.

NACH EINSETZEN DER SAMENREIFE (erkennbar an der Braunfärbung der Kapseln) werden die Kapseln entnommen, diese einzeln in luftdurchlässigen Papiersäckchen verpackt und mit einer Identifikationsnummer versehen. Bei 6°C werden diese Kapseln im Labor kühl, dunkel und trocken gelagert.

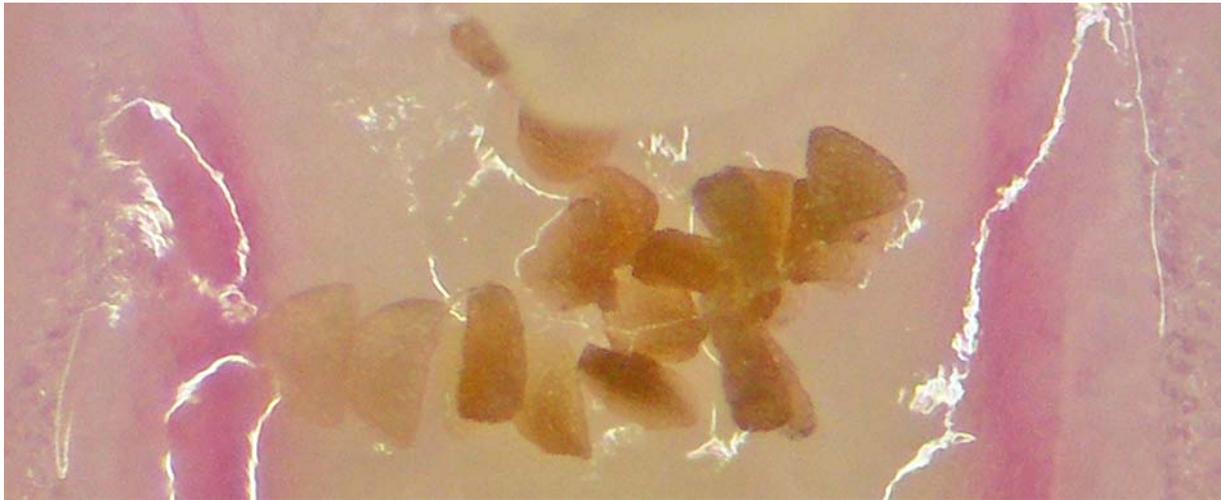


Abb. 14 Pollendeposition

Mehrere Massulae haften der klebrigen Stigma einer roten Morphe an. Das nun einsetzende Pollenschlauchwachstum führt zur Befruchtung tausender Samenanlagen im Fruchtknoten.

5.4.2 Samenmassenanalyse

NACH ENTFERNUNG von Resten der Blütenhülle an der Spitze der Kapsel mit einem Seziermesser wird auf der Analysenwaage Sartorius Competence CP224S (Ablese-Genauigkeit 0,1 mg) die Trockenmasse der Kapsel bestimmt. Vorsichtig werden die Kapseln geöffnet und die Samen extrahiert (Abb. 15). An der Kapselwand anhaftende Samen werden mit einer Präpariernadel entnommen.

Auf der Waage wird die Samenmasse in 10^{-4} g bestimmt. Anschließend werden die Samen in kleinen Umschlägen bei 6°C kühl, trocken und dunkel für die Vitalitätsanalyse zwischengelagert. Die Messwerte aus der Samenmasse werden hinsichtlich der Farbausprägung der Spender- und Empfängerpflanze verglichen.



Abb. 15 Entnahme der Samen

Die Samen innerhalb einer Kapsel werden entnommen, um ihre Masse auf einer Analysenwaage zu bestimmen.

5.4.3 Vitalitätsanalyse

DIE SAMEN aller auf den Untersuchungsflächen 2006 und 2007 entnommenen reifen Kapseln werden nach ihrer Massenermittlung für die Vitalitätsanalyse auf Labortischen bereitgelegt. Etwa ein Viertel der in einer Kapsel befindlichen Samenmenge wird auf ein Präzisionsgewebe gleichmäßig gestreut, das anschließend in einem Diarahmen eingeklemmt wird (Abb. 16).

Die Diarahmen werden mit Permanentmarker entsprechend der zugeordneten Kapselnummer beschriftet, der Schriftzug wird zum Schutz vor chemischer Einflußnahme mit einem transparenten Klebestreifen abgeklebt. In verschließbaren Glasgefäßen werden anschließend die Diarahmen aneinandergereiht und mit einer Kalziumhypochloritlösung übergossen, welche 12 Stunden einwirkt. In Anlehnung an ein Konzept von Van Waes et al. (1986), adaptiert von J. Jersáková, Budweis, pers. Mitt. (2006) werden für die Lösung Aqua dest., Kalziumhypochlorit CaCl_2O_2 und Tween 80 im Verhältnis 289:10:1 gemischt. Kalziumhypochlorit (Hersteller: Roth GmbH, Karlsruhe, Art. 5164.1) ermöglicht durch allmähliches Zersetzen des Suberins in den Integumenten das Eindringen der Lösung durch die äußere und innere Samenschale bis in die Membranen der Embryonalzellen.

Tween 80 (Hersteller: Roth GmbH, Karlsruhe, Art. 9139.1) ist ein Benetzungsmittel.

WIRD DIE DAUER der Einwirkung der Lösung um mehrere Stunden überschritten, findet eine Zerstörung der Embryonalzellen statt. Eine 12-stündige Reaktion ist die von Van Waes et al. (1986) für *D. sambucina* experimentell bestätigte optimale Dauer, um den maximalen Prozentsatz gefärbter Embryos nach Durchführung der Vitalitätsanalyse zu erhalten.

Nach diesen 12 Stunden sind die in den Diarahmen eingeklemmten Samen säuberlich unter Trinkwasser zu spülen, ehe sie 24 Stunden in diesem verweilen.

Danach werden die Samen 24 Stunden lang im Wärmeschrank (Produktname: Heraeus, Kendro Laboratory Products) bei 30°C einer Lösung aus 2,3,5-Triphenyltetrazoliumchlorid $\text{C}_{19}\text{H}_{15}\text{N}_4\text{Cl}$ (Hersteller: Sigma-Aldrich Chemie GmbH, München) und Aqua dest. im Mischungsverhältnis 1:99 ausgesetzt; der pH-Wert der Lösung wird mittels weniger Tropfen einmolarer Natronlauge auf den Wert 7 adjustiert.

Tetrazoliumchlorid (TTC) ist ein im oxidierten Zustand farbloser, in Wasser löslicher kristalliner Feststoff, der durch eine Redox-Reaktion einen roten Farbumschlag erfährt und somit als biochemischer Indikator fungiert. Enzyme (Dehydrogenasen) in den Embryonalzellen reduzieren TTC unter Aufnahme von zwei Elektronen und einem Proton zum wasserunlöslichen roten Farbstoff 1,3,5-Triphenylformazan. Membrane vitaler Embryonalzellen werden daher rot gefärbt, Embryos mit dysfunktionaler Atmungskette bleiben farblos (Rich et al. 2001).

Nach Ablauf der 24-stündigen Reaktion werden die Samen in den Präzisionsgeweben wiederum sorgfältig unter Trinkwasser gespült.

Anschließend werden die Diarahmen auf saugfähiges Papier gelegt, um den Trocknungsprozess zu beschleunigen. Nach Öffnen der Diarahmen werden die durch Kohäsionskräfte dem Präzisionsgewebe anhaftenden Samen auf eine mit Vaseline bestrichene Petrischale gedrückt, wodurch sich die Samen von dem Gewebe lösen. Nun werden etwa 250 Samen pro Kapsel innerhalb von 48 h ausgezählt und hinsichtlich ihrer Färbung den Kategorien Rot, Gelb-Rot, Gelb, Farblos und Verkümmert zugeordnet. Rot und gelb-rot gefärbte Embryos werden als vital (Abb. 17), die übrigen als nicht vital gewertet (vgl. Van Waes et al. 1986). Zwecks vereinfachter Auszählung der Samen unter dem Zoom-Stereomikroskop Zeiss Stemi 2 000 (6,5x-50x) wird die

aufgetragene Vaseline mit einer Präpariernadel durch Längs- und Querrillen und damit in übersichtliche Bereiche unterteilt.

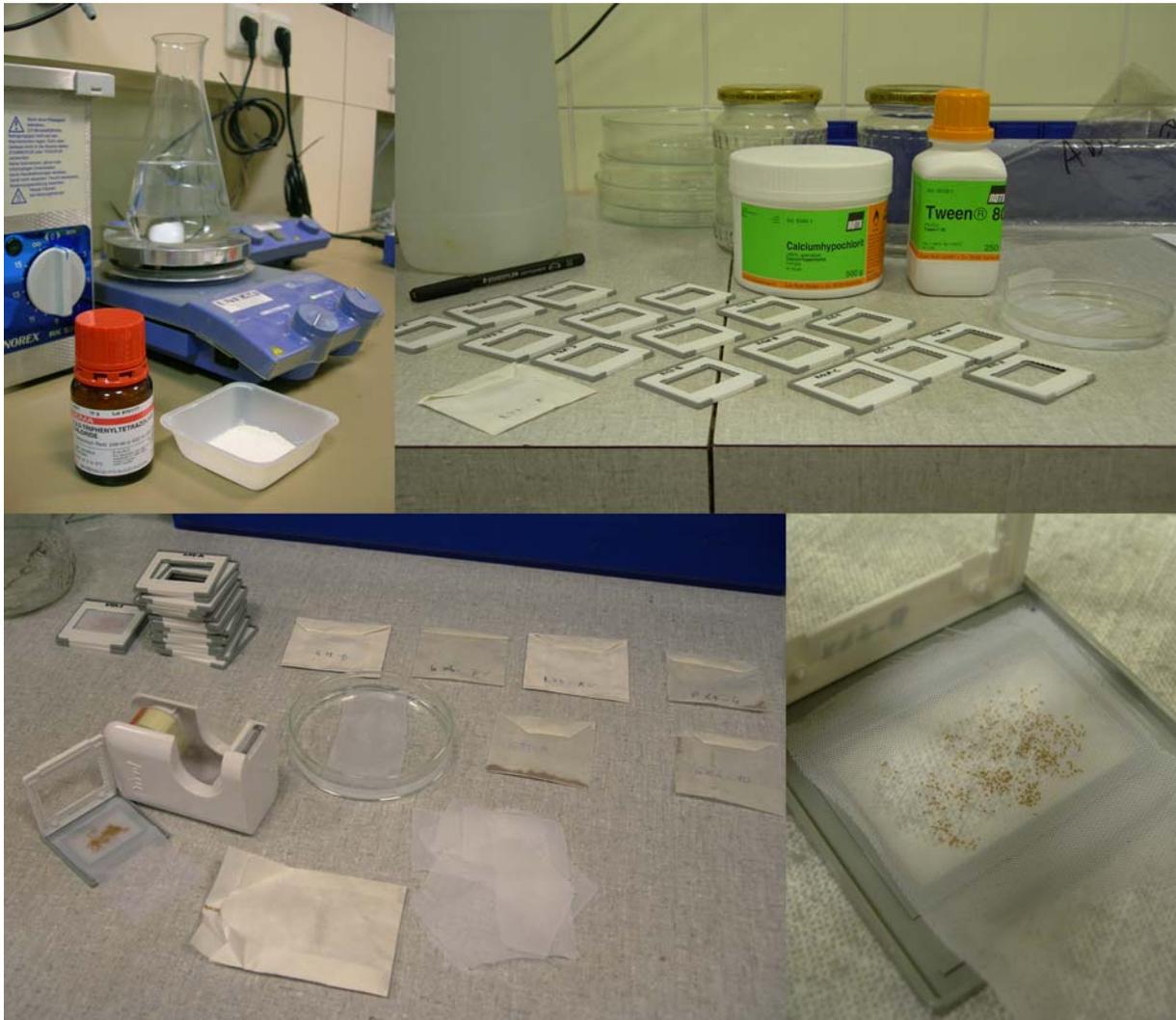


Abb. 16 Vitalitätsanalyse

Die Samen werden auf ein Präzisionsgewebe gestreut, das in einen Diarahmen eingeklemmt wird. Anschließend werden die Samen in den Diarahmen zur Ermittlung der Vitalität verschiedenen chemischen Lösungen ausgesetzt.



Abb. 17 Lichtmikroskopische Aufnahme eines Samens von *Dactylorhiza sambucina*

Nach Durchführung der Vitalitätsanalyse rot gefärbter Embryo innerhalb der äusseren Samenschale. An der Ansatzstelle des Samens befindet sich eine Sollbruchstelle (Öffnung re.), an welcher der Same von der Kapselwand nach dem Zeitpunkt der Reife gelöst wird (Forschungsmikroskop Leica DM4000 M).

5.4.4 Vergleich von Samenvitalität und Bodenparametern

IN EINER JEWEILIGEN ENTFERNUNG von 15 cm von zehn gelben und zehn roten Morphen pro Teilpopulationsfläche wird in einer Horizonttiefe zwischen zwei und 10 cm Substrat entnommen, um eine Korrelation zur Samenvitalität der Morphen herstellen zu können. Das entnommene Substrat wird wiederum mittels Sieb mit einer Maschenweite von 2 mm in mind. 100 g Feinerde und Grobmaterial getrennt.

5.5 Pollenausbreitung

5.5.1 Pollenbewegungen innerhalb der Populationsfläche

ZUR UNTERSUCHUNG der Pollenbewegungen zwischen den Individuen werden bei 25 gelben und 25 roten Morphen die Massulae der fünf untersten, unberührten und kürzlich geöffneten Blüten mit einem synthetischen Farbstoff versehen. Auf der Populationsfläche werden fünf gleichmäßig verteilte Patches mit jeweils fünf gelben und roten Morphen und ähnlicher Begleitartendichte ausgewählt. Die farblich markierten Massulae der insgesamt 50 Individuen fungieren als Spendeinheit für den Pollentransport. Blauer Farbstoff (Gentian Violet, antiseptisch) wird mittels Hamilton Mikroliterpipetten auf Massulae gelber Morphen aufgetragen, roter Farbstoff (Rhodamin B, fluoreszierend) auf rote Morphen. Hierbei ist zu beachten, dass die Massulae möglichst vollständig mit Farbstoff überzogen werden, was nicht immer leicht gelingt.

Innerhalb der nächsten 12 Tage werden unter Zurhilfenahme einer Lupe (20 x) alle generativen *D. sambucina* und Begleitarten in näherer Umgebung von etwa 10 m der farblich markierten Individuen auf den Export oder die Deposition von gefärbten Massulae überprüft. Diese Untersuchung liefert Hinweise auf den Reproduktionserfolg und das Bestäuberverhalten. Im Anschluss an diese Untersuchung werden jeweils 20 rot und blau gefärbte Massulae hinsichtlich des Benetzungsgrades mit Farbstoff unter dem Mikroskop geprüft und ein entsprechender Korrekturfaktor für den Export und die Deposition errechnet.

5.5.2 Bestäuberverhalten

ZUR ERMITTLUNG der Besuchsequenz (Häufigkeit und Reihenfolge des Anfliegens von Blüten, aufgeschlüsselt nach Hymenopteren-Arten, Pflanzenarten und Morphen) werden die Flugrouten der Bestäuber von *D. sambucina* und ihrer nektarbietenden Begleitarten auf den Populationsflächen exemplarisch beobachtet und diskutiert.

5.6 Ermittlung des Blütenfarbstoffes

ZUM NACHWEIS der Pigmentklassen Karotinoide, Anthocyane und Betalaine in der Infloreszenz von *D. sambucina* wird Pflanzengewebe verschiedenen chemischen Reaktionen ausgesetzt. Das Gewebe wird zunächst in Petroläther zur Elution der Farbstoffe in einer Petrischale mit einem Skalpell zerkleinert, überschüssiges Petroläther wird abgeschüttet und verdunsten gelassen.

Wenige Tropfen konzentrierter Schwefelsäure H_2SO_4 werden mit dem Gewebe vermengt. Anschließend wird unter dem Zoom-Stereomikroskop untersucht, ob ein Farbumschlag von Gelb und Rot zu Blau stattfindet, eine Reaktion, die auf Karotinoide schließen lässt (vgl. Vogel 1949).

Zum chemischen Nachweis von Anthocyanen und Betalainen wird Blütengewebe unter der Abzugshaube im Labor wenige Sekunden lang mittels Pinzette in Ammoniumdampf NH_3 gehalten. Ein Farbumschlag von Lichtgelb zu Sattgelb, von Violett/Rot zu Grün oder Blau ist durch Anthocyane bedingt, ein Farbumschlag von Violett oder Rot zu Braun durch Betalaine (vgl. Hoffmann & Hoffmann-Tsay 1994).

NEBEN DIESER ANALYSE von Farbstoffen hinsichtlich ihrer Zugehörigkeit zu unterschiedlichen Pigmentklassen können diese auch nach cytologischen Kriterien differenziert werden und in chymochrome, plasmochrome und membranochrome Farbstoffe untergliedert werden (Heß 1991).

Zum Nachweis erfolgt ein dünner Gewebsschnitt mit einer Breite von etwa 0,2 mm durch das Labellum, welcher unter dem Mikroskop Nikon Eclipse E600 zur Lokalisierung des Farbstoffes innerhalb der Gewebsstruktur dient. Chymochrome Farbstoffe sind im Zellsaft der Vakuole gelöst, plasmochrome Farbstoffe finden sich in den Plastiden und membranochrome Farbstoffe imprägnieren die Zellwände (Heß 1991).

6 ERGEBNISSE

6.1 Populationsstruktur

6.1.1 Erhebung allgemeiner Populationsparameter

GEZÄHLT WURDEN im Jahr 2006 auf dem NHG 461 Individuen gelber und 247 Individuen roter Farbausprägung mit einem Morphenverhältnis von etwa 2:1. Auf dem SHG wurden 283 gelbe und 76 rote und damit ein Verhältnis von 4:1 dokumentiert. Unter Berücksichtigung juveniler Altersstadien, dormanter und vegetativer Individuen beträgt die geschätzte Individuenzahl 1 100 auf dem NHG gegenüber 500 auf dem SHG (Tab. 4).

AUF DEN DREI TEILPOPULATIONSFLÄCHEN des GHT konnten insgesamt drei gelbe und neun rote generative Individuen erfasst werden. Im Jahr 1993 herrschte dort noch ein ausgeglichenes Morphenverhältnis mit mehreren hundert generativen Individuen (Armerding 2004 & pers. Mitt. 2006).

DIE DURCHSCHNITTliche PFLANZENHÖHE (oberirdische Sprossachsenlänge) eines Individuums zur Vollblüte ist mit der mittleren Höhe ihres umgebenden Bewuchses im Umkreis von 1 m (NHG: 5,9 cm; SHG: 13,7 cm; GHT: 11,3 cm) positiv korreliert und überragt diesen auf den Untersuchungsflächen um $7 \text{ cm} \pm 2,6 \text{ SD}$ (Tab. 4).

Die Individuengröße kann am NHG mit $13,2 \text{ cm} \pm 3,1 \text{ SD}$, am SHG mit $23,1 \text{ cm} \pm 4,5 \text{ SD}$ und im GHT mit $15,6 \pm 3,7 \text{ SD}$ erfasst werden.

Die durchschnittliche Blütenanzahl der Individuen beträgt am NHG $10,6 \pm 4,2 \text{ SD}$, am SHG $12,5 \pm 4,4 \text{ SD}$ und im GHT $17,8 \pm 7,5 \text{ SD}$. Die absolute Infloreszenzlänge wird am NHG mit $4,6 \text{ cm} \pm 1,4 \text{ SD}$, am SHG mit $6,3 \text{ cm} \pm 3,7 \text{ SD}$ und im GHT mit $5,7 \text{ cm} \pm 1,4 \text{ SD}$ bemessen (Tab. 4).

AUF DEM NHG erstreckt sich die Teilpopulationsfläche über ein Areal von $10\,465 \text{ m}^2$, auf dem SHG über $3\,986 \text{ m}^2$.

Die Abundanz aller generativen Morphen beträgt auf dem NHG 0,068, am SHG 0,090 Individuen pro m^2 . Interessanterweise ist die Abundanz roter generativer Morphen auf dem NHG mit 0,024 und dem SHG mit 0,019 Individuen pro m^2 nahezu ausgeglichen, während gelbe generative Morphen auf dem SHG eine mit 0,071 deutlich höhere Abundanz aufweisen als auf dem NHG mit 0,044 Individuen pro m^2 . Unter Berücksichtigung der Teilpopulationsflächen des GHT ist feststellbar, dass der Prozentsatz gelber Morphen mit zunehmender Abundanz generativer Individuen und zunehmender durchschnittlicher Pflanzenhöhe tendentiell im Steigen begriffen ist.

6.1.2 Verteilungsmuster der Individuen

ALS DATENGRUNDLAGE fungieren die in den Abb. 18-22 kartografisch verzeichneten gelben und roten generativen Individuen, um die Verteilungsweise und die Populationsgröße mit den in den Folgejahren zu tätigen Erhebungen zu einem aussagekräftigeren Gesamtbild unter Berücksichtigung der zeitlichen Komponente zu vereinigen. Erst nach der Analyse der

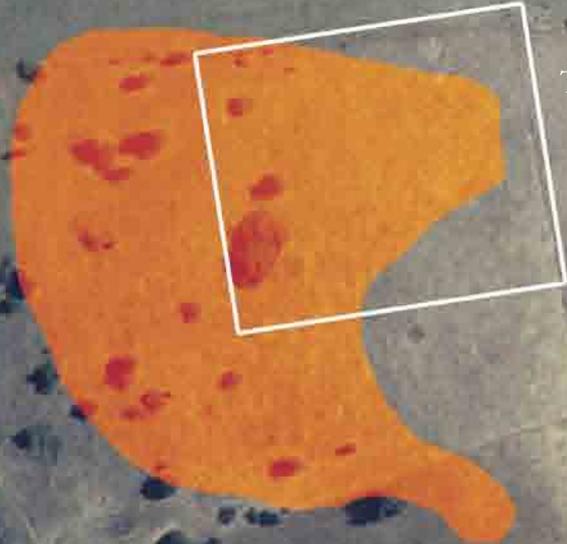
Populationsfläche über einen vollständig vollzogenen Generationswechsel nach einer Zeitspanne von mind. 25 Jahren (vgl. Tamm 1972) sind exakte Aussagen zu der Stetigkeit und Relevanz der chromatischen Ausprägung der Population bei Groisbach zu erwarten.

Tab. 4 Erhebung allgemeiner Populationsparameter (des Jahres 2006)

Übersicht über die Populationsgröße, Individuengröße, männlicher und weiblicher Reproduktionserfolg und für Bestäuber als Nahrung fungierende nektarbietende Begleitarten zur Vollblüte. Die geschätzte Samenzahl, die zur Etablierung eines adult-generativen Individuums nötig ist, errechnet sich aus dem Produkt der jährlich produzierter Samen (3,3 Kapseln pro Individuum mal 12 000 gebildeten Samen pro Kapsel; pers. Zählung und Hochrechnung) und der Summe der Jahre generativer Ausprägung einer Morphe während ihres Lebenszyklus' – etwa 14 Jahre unter Berücksichtigung des Lebensalters nach Tamm (1972) und der Jahreszahl dormanter oder vegetativer Ausprägung nach Balzer (2000).

Untersuchungsort	NHG [n]	SHG [n]	GHT [n]
Individuenzahl, mind. 3 Jahre alt (geschätzt)	1100	500	20-200
generative Individuenzahl	712	360	12
Anzahl gelber Morphen	461 (64,7%)	283 (78,6%)	3 (25%)
Anzahl roter Morphen	247 (35,3%)	76 (21,4%)	9 (75%)
Anzahl lachsroter Morphen	4	1	0
Durchschn. Pflanzenhöhe zur Vollblüte (cm)	13,2±3,1SD [24]	23,1±4,5SD [19]	15,6±3,7SD [10]
Durchschn. Höhe gelber Morphen (cm)	14,1±3,4SD [14]	22,1±3,9SD [13]	14,3±2,1SD [3]
Durchschn. Höhe roter Morphen (cm)	11,5±2,0SD [10]	27,0±3,9SD [6]	16,1±4,3SD [7]
Durchschn. Blütenanzahl pro Individuum	10,6±4,2SD [77]	12,5±4,4SD [19]	17,8±7,5SD [12]
Durchschn. gelbe Blütenanzahl pro Individuum	11,2±4,4SD [46]	12,2±4,3SD [13]	25,0±3,6SD [3]
Durchschn. rote Blütenanzahl pro Individuum	9,6±4,0SD [31]	13,7±5,0SD [6]	15,3±6,9SD [9]
Durchschn. Blütenstandslänge (cm)	4,6±1,4SD [24]	6,3±1,7SD [19]	5,7±1,4SD [10]
Durchschn. B. gelber Morphen (cm)	5,0±1,5SD [14]	6,0±1,6SD [13]	6,0±0,9SD [3]
Durchschn. B. roter Morphen (cm)	3,8±1,0SD [10]	7,1±1,8SD [6]	5,6±1,6SD [7]
Weiblicher Reproduktionserfolg (100% = Blütenanzahl)	3,3 (31,2%) [29]	3,4 (27,3%) [16]	-
W. R. bei gelben Morphen	3,2 (28,7%) [12]	3,4 (28,1%) [9]	-
W. R. bei roten Morphen	3,5 (35,8%) [17]	3,4 (24,5%) [7]	-
Männlicher Reproduktionserfolg (100% = Blütenanzahl)	33,7% [46]	55,0% [16]	-
M. R. gelber Morphen	36,7% [24]	58,8% [9]	-
M. R. roter Morphen	28,1% [22]	40,8% [7]	-
Krautschichthöhe im Umkreis von 1m einer Morphe zu Beginn der Vollblütezeit (cm)	5,9 [68]	13,7 [19]	11,3 [12]
Durchschn. Entfernung einer Morphe zu den fünf nächsten Nektarpflanzen (cm)	155 [12]	20 [8]	-
Teilpopulationsflächengröße	10465m ²	3986m ²	
Abundanz mind. 3 Jahre alter Individuen (geschätzt)	0,105 I./m ²	0,125 I./m ²	
Abundanz generativer Individuen	0,068 I./m ²	0,090 I./m ²	
Abundanz gelber generativer Morphen	0,044 I./m ²	0,071 I./m ²	
Abundanz roter generativer Morphen	0,024 I./m ²	0,019 I./m ²	
Durchschnittliches Alter der reproduktionsfähigen Individuen (geschätzt)	8 Jahre	12 Jahre	
Gesamtzahl 2006 produzierter Samen (geschätzt)	22 Mio.	12 Mio.	
Nektarbietende Begleitarten (Auswahl)	<i>Primula veris</i> <i>Primula vulgaris</i> <i>Viola sp.</i> <i>Taraxacum sp.</i> <i>Muscari neglectum</i>	<i>Chamaecytisus hirsutus</i> <i>Genista pilosa</i> <i>Viola sp.</i> <i>Primula sp.</i> <i>Helianthemum nummularium</i> <i>Muscari neglectum</i>	

Abb. 18 Übersichtskarte der Teilpopulationsflächen auf dem Höhenrücken bei Groisbach



Teilpopulationsflächenausschnitt
für die in Abb. 20 dargestellte
Verteilungsweise gelber und roter
Morphen auf dem NHG

Teilpopulationsflächenausschnitt
für die in Abb. 19 dargestellte
Verteilungsweise gelber und roter
Morphen auf dem SHG



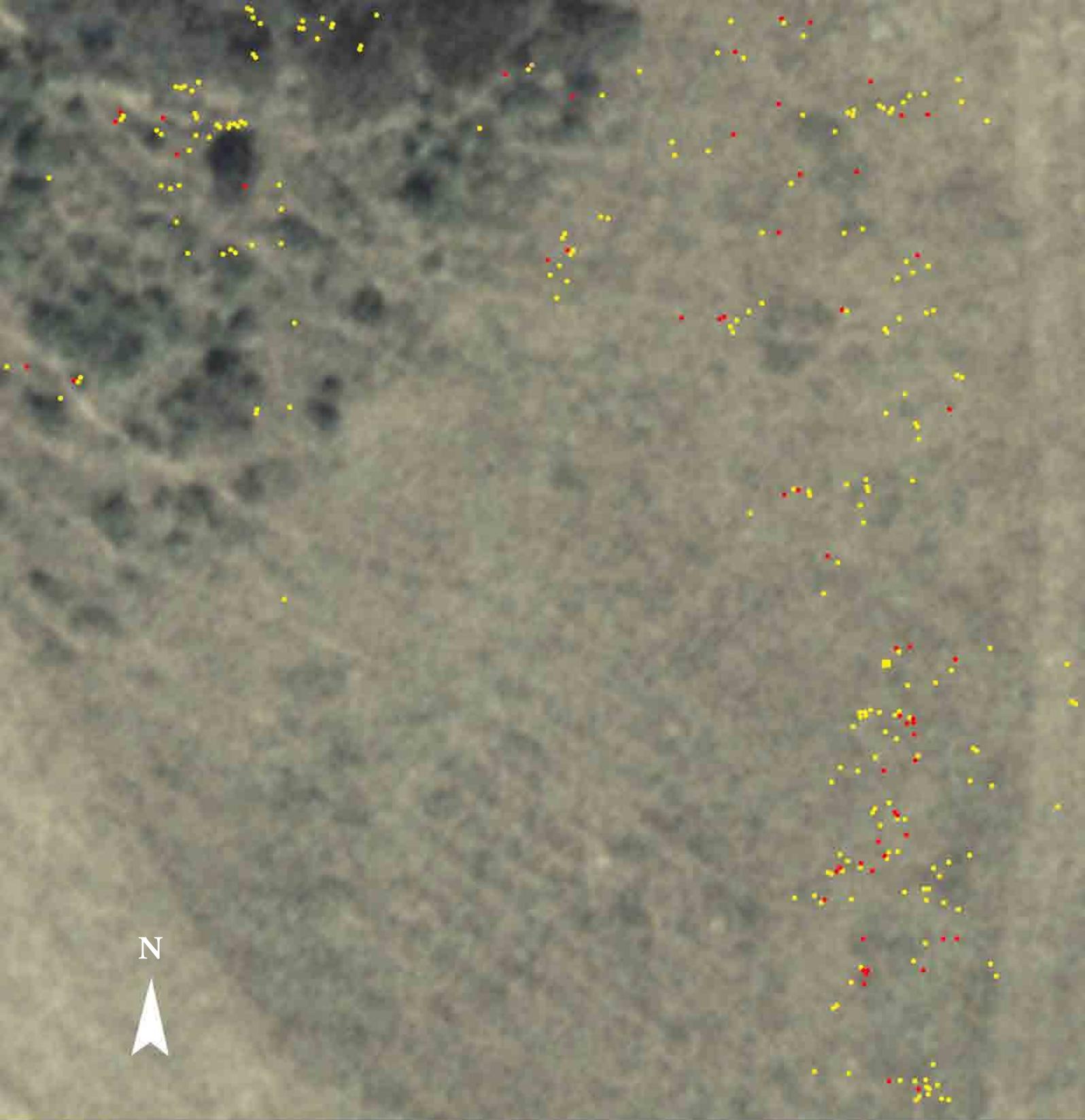


Abb. 19 Verteilungsmuster der Individuen im Jahr 2006
Grundrissdarstellung der Verteilungsweise gelber und roter Morphen auf einem Ausschnitt der Teilpopulationsfläche des SHG.
1 cm $\hat{=}$ 270 cm (Kartenausschnitt 56,7 m x 59,1 m)



Vergößerter Ausschnitt der Abb. 21 und 22
zur Gegenüberstellung generativer Individuen
der Jahre 2006 und 2007

Abb. 20 Verteilungsmuster der generativen Individuen im Jahr 2006
Grundrissdarstellung der Verteilungsweise gelber und roter Morphen auf einem Ausschnitt der
Teilpopulationsfläche des NHG.
1 cm $\hat{=}$ 270 cm (Kartenausschnitt 56,7 m x 64,4 m)



Abb. 21 Verteilungsmuster der generativen Individuen im Jahr 2006 (vgl. Abb. 22)
Grundrissdarstellung der Verteilungsweise 63 gelber und 38 roter Morphen auf einem Ausschnitt der Teilpopulationsfläche des NHG.
1 cm $\hat{=}$ 63 cm (Kartenausschnitt 18,6 m x 8,7 m)



Abb. 22 Verteilungsmuster der generativen Individuen im Jahr 2007 (vgl. Abb. 21)
Grundrissdarstellung der Verteilungsweise 41 gelber und 28 roter Morphen auf einem Ausschnitt der Teilpopulationsfläche des NHG.
1 cm $\hat{=}$ 63 cm (Kartenausschnitt 18,6 m x 8,7 m)

6.2 Begleitflora von *D. sambucina*

AUF DEN TEILPOPULATIONSFLÄCHEN des NHG und SHG konnten über 122 Pflanzenarten dokumentiert werden, 25 sind davon aus naturschutzfachlicher Sicht als gefährdet oder stark gefährdet einzustufen. Neben *D. sambucina* finden sich auf den Untersuchungsflächen noch zahlreiche andere Orchideen, wie *Anacamptis morio*, *Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza maculata*, *Listera ovata* und *Spiranthes spiralis*. Im Anhang der Diplomarbeit sind in Tabellen alle vergesellschafteten Arten aufgelistet. Arten außerhalb der Teilpopulationsflächen wurden nicht erfasst.

6.3 Pedologische Untersuchungen

6.3.1 Pedologischer Populationsflächenvergleich

DIE AUSWERTUNGEN der neun Bodenproben aus den Teilpopulationsflächen durch pedologische Analysen in Tschechien liefern keine signifikante Beziehung zwischen Morphotypus und Bodenparametern; ein Ergebnis, das durch parallel durchgeführte Untersuchungen zu italienischen, französischen und tschechischen Populationen gestützt wird (J. Jersáková, pers. Mitt. 2007).

6.3.2 Ermittlung der Wasserkapazität in der Rhizosphäre

DIE TEILPOPULATIONSFLÄCHEN des NHG und SHG zeigen deutliche Unterschiede in der Wasserkapazität. Während die Rhizosphäre des SHG eine Wassermasse aufnehmen kann, die 50,74 % ihrer Trockenmasse entspricht, sind es auf dem NHG nur 41,97 % (Tab. 5). Monochrom gelb blühende Populationen bei Frei-Laubersheim (Rheinland-Pfalz) liefern mit 48,22 % einen vergleichbar hohen Wert wie jenen des SHG. Die Rhizosphäre von Populationen bei Retz (NÖ) weist dagegen eine geringere Wasserkapazität von 41,56 % auf (M. Kropf, pers. Mitt. 2007).

Der Wassermasseverlust des entnommenen Substrats beträgt auf dem SHG nach 24-stündiger Lagerung bei raumklimatischen Bedingungen 39 % (17,96 g), auf dem NHG ist dieser Verlustwert mit 20 % (9,20 g) nur etwa halb so hoch ausgeprägt. Wegen der auf dem SHG um 21 % erhöhten maximalen Wasserkapazität zeigt das Substrat des SHG nach 24 Stunden eine um 25 % verminderte absolute Wassermasse im Bodenkörper des A-Horizonts gegenüber dem NHG, da das Adhäsionspotential der Bodenkörnung durch größere Aggregate und Hohlräume vermindert ist (vgl. Schachtschabel et al. 1998).

Der Wasserhaushalt ist auf dem SHG somit deutlich höheren Fluktuationen unterworfen.

Tab. 5 Wasserkapazität der Teilpopulationsflächen

Die in Masseprozent ausgedrückte Wasserkapazität (WK) wird auf ofentrockenen Boden bezogen und kennzeichnet das Vermögen der Rhizosphäre, Wasser zu halten.

$$WK = \frac{\text{maximal aufnehmbare Wassermasse}}{\text{Masse der ofentrockenen Erde}} \cdot 100$$

Nach 24 h verlangsamt sich der Masseverlust der ursprünglich wassergesättigten Erde so stark, dass das Erreichen eines Gleichgewichts vermutet werden kann. Die Bodenproben der Teilpopulationsflächen des NHG und SHG zeigen deutliche Unterschiede in der Wasserkapazität.

Probenkürzel	Wassergesättigte Erde [g]	Masseverlust [g] der wassergesättigten Erde nach				WK [%]
		0,5 h	2 h	24 h	Trocknung	
NHG						
1G1	149,832	3,450	5,040	10,995	49,179	48,860
1G4	153,951	5,850	7,245	10,175	45,696	42,211
1G5	169,834	1,830	2,990	6,750	44,334	35,326
1G2	165,496	5,110	5,240	8,890	48,291	41,202
1G3	156,909	2,890	4,220	8,020	46,146	41,662
1R4	164,605	4,240	6,145	11,505	46,305	39,142
1R2	164,303	3,065	4,500	8,915	49,940	43,668
1R5	161,805	3,075	4,100	6,965	46,390	40,194
1R1	153,512	6,235	7,910	11,075	48,241	45,826
1R3	145,867	3,115	4,555	8,670	44,364	43,707
Durchschnitt	158,611	3,886	5,195	9,196	46,889	41,969
SHG						
3G3	137,462	7,025	10,360	21,800	51,932	60,718
3R/GC	128,976	7,075	10,480	20,735	46,301	56,004
3R/GA	164,313	5,105	7,445	15,475	50,372	44,209
3R1	129,605	5,760	8,440	16,600	43,316	50,199
3G2	120,436	5,325	7,740	13,750	38,041	46,169
3R2	145,848	5,725	8,620	18,055	47,253	47,926
3G1	136,513	5,540	8,455	17,955	46,881	52,304
3R/GD	148,166	5,885	8,955	17,860	48,647	48,882
3R3	100,342	6,895	10,125	17,475	36,746	57,780
3R/GB	157,428	5,355	8,400	19,935	51,336	48,388
Durchschnitt	136,909	5,969	8,902	17,964	46,083	50,737

6.4 Bestäubungsexperimente

6.4.1 Kreuzbestäubung

DIE NACH EINER REIFEZEIT von etwa fünf Wochen den manuell bestäubten Individuen entnommenen Kapseln zeigen hohe Verlust- und Degenerationsraten.

47 % der zu bildenden Kapseln sind anno 2006 exogenen (Rehverbiss, Schneckenfraß, Blattlausbefall) und endogenen Faktoren (Reproduktionshemmnissen) zum Opfer gefallen. Eine chromatische Aufschlüsselung zeigt einen marginal höheren künstlich initiierten weiblichen Reproduktionserfolg bei gelben Morphen mit 61 % gegenüber roten mit 58 %.

Wird ausschließlich der Reproduktionserfolg aus Selbstbestäubungen ermittelt, so hält sich dieser ebenfalls in Grenzen und beträgt bei gelben 47 % und bei roten 54 %.

6.4.2 Samenmassenanalyse

DIE ERMITTELTE SAMENMASSE pro Kapsel aus inter- und intramorphen Kreuzbestäubungen beträgt $14,6 \text{ mg} \pm 5,4 \text{ SD}$ auf dem NHG im Untersuchungsjahr 2006 (Abb. 23).

Die im Rahmen der vorliegenden Diplomarbeit ermittelte Stückzahl von 12 000 Samen pro Kapsel ergibt eine Einzelsamenmasse von $1 \mu\text{g}$ ($0,00000122 \text{ g}$); die Masse des in der Testa eingeschlossenen Embryos beträgt ein Drittel davon.

ZUR ÜBERPRÜFUNG, ob die Samenmassenmittelwerte aus den vier verschiedenen Fremdbestäubungen (G^G , G^R , R^G , R^R) konsistent sind, wurden sie sechs paarweisen Hypothesentests mit einem Signifikanzlevel von 5 % ($p < 0,05$) unterzogen.

Das Ergebnis liefert nur geringe Signifikanzunterschiede der Mittelwerte. Mit Ausnahme gelber Morphen, welche mit Pollen roter Morphen bestäubt wurden (G^R), existiert keine samenmassenspezifische Unterlegenheit bestimmter Kreuzungskombinationen auf dem NHG; rote Morphen produzieren nur marginal massenreichere Samen (Abb. 23).

Autogamisch und geitonogamisch bestäubte Individuen ($G^{AG, GG}$, $R^{AG, GG}$) dagegen produzieren gegenüber fremdbestäubten um knapp 50 % verringerte Samenmassen (Abb. 23).

DIE ERMITTLUNG der Samenmassen aus Fremdbestäubungen von 2 Wochen verspätet blühenden Individuen auf dem NHG zeigen mit $1,7 \text{ mg} \pm 1,3 \text{ SD}$ einen um rund 90 % verminderten Wert (Abb. 23). Diametral zur Samenmasse von zur Vollblüte bestäubten Individuen ist hier die Samenmasse roter, verspätet blühender Morphen gegenüber gelben leicht verringert.

GENERELL IST FESTZUSTELLEN, dass die Samenmasse mit zunehmender Masse der Kapselhülle, des Kapselvolumens und der Individuengröße ansteigt. Die Masse der Kapselhülle kh verhält sich ungefähr proportional zur Quadratwurzel der Samenmasse sm .

$$kh = 0,27 \sqrt{sm}$$

$$n = 64$$

BEOBACHTUNGEN UNTER DEM MIKROSKOP zeigen, dass die Masse und das Volumen einzelner Samen innerhalb einer Kapsel einheitlich dimensioniert sind, im Vergleich zwischen Kapseln

diese Werte jedoch stark variieren. Die Zahl der Samenanlagen im Fruchtknoten (Ovar) ist demnach bei allen untersuchten Individuen relativ konstant.

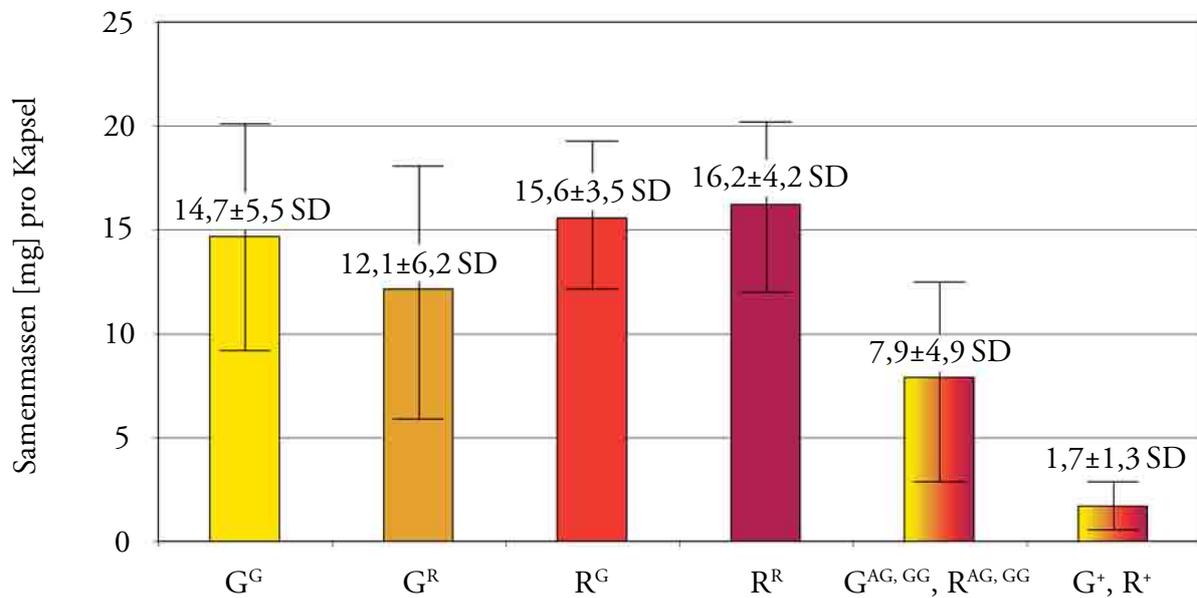


Abb. 23 Samenmassen

Die Samenmassen [mg] pro Kapsel aus intermorphen (G^R, R^G) und intramorphen (G^G, R^R) Kreuzbestäubungen auf dem NHG zeigen geringe Signifikanzunterschiede der Mittelwerte im paarweisen Vergleich (T-Test):

$G^G \leftrightarrow G^R$: p=0,405	$G^G \leftrightarrow R^G$: p=0,014	$G^G \leftrightarrow R^R$: p=0,244
$G^R \leftrightarrow R^G$: p=0,002	$G^R \leftrightarrow R^R$: p=0,062	$R^G \leftrightarrow R^R$: p=0,144
$G^{G,R} \leftrightarrow R^{G,R}$: p=0,074		

Autogamisch und geitonogamisch bestäubte Individuen ($G^{AG, GG}, R^{AG, GG}$) produzieren gegenüber fremdbestäubten um knapp 50 % verringerte Samenmassen. Die Samenmassen 2 Wochen verspätet blühender, fremd- und selbstbestäubter Individuen (G^+, R^+) sind gleichermaßen sogar um rund 90 % reduziert. (n = 73 Kapseln)

6.4.3 Vitalitätsanalyse

NACH DURCHFÜHRUNG der Vitalitätsanalyse an insgesamt 22 088 Samen zeigt der Mittelwertvergleich der Prozentsätze vital gefärbter Embryos aus inter- und intramorphen Kreuzbestäubungen auf dem NHG konsistente Vitalitätsquoten von 16,4 % \pm 6,7 SD (Abb. 24). Die Art der Fremdbestäubung ist somit unter den exogenen Faktoren des Jahres 2006 für die Samenvitalität nicht entscheidend.

Autogamisch und geitonogamisch bestäubte Individuen ($G^{AG, GG}, R^{AG, GG}$) produzieren Samen mit 66 % verringerter Vitalität gegenüber fremdbestäubten. Die Samenvitalität 2 Wochen verspätet blühender, fremd- und selbstbestäubter Individuen (G^+, R^+) ist um knapp 80 % reduziert (Abb. 24).

AUF DEN UNTERSUCHUNGSFLÄCHEN konnte beobachtet werden, dass Individuen mit hohen Samenmassen auch überdurchschnittlich große Blattspreiten, dicke Hauptachsen und lange Blütenstände aufweisen und somit generell biomassereicher sind als Individuen mit geringen Samenmassen. Wird die Samenmasse in Relation zur Samenvitalität gesetzt, zeigen die Samen roter Morphen (R^R) höchste Vitalitätsquoten bei geringeren Massen als die Samen gelber Morphen (G^G) (Abb. 25). Optimale Fitness weisen somit relativ große, biomassereiche gelbe Morphen und relativ kleine, biomassereiche rote Morphen auf.

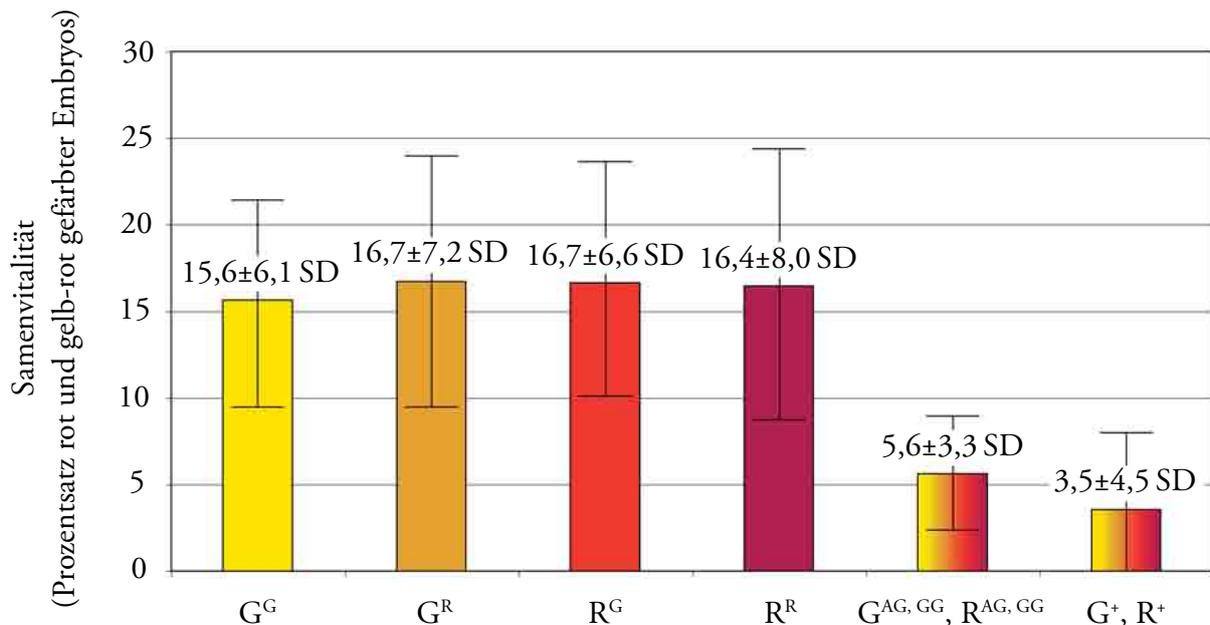


Abb. 24 Samenvitalität

Die Mittelwerte der Samenvitalität aus intermorphen (G^R, R^G) und intramorphen (G^G, R^R) Kreuzbestäubungen auf dem NHG zeigen keine Signifikanzunterschiede im paarweisen Vergleich:

$G^G \leftrightarrow G^R: p=0,321$	$G^G \leftrightarrow R^G: p=0,585$	$G^G \leftrightarrow R^R: p=0,590$
$G^R \leftrightarrow R^G: p=0,802$	$G^R \leftrightarrow R^R: p=0,876$	$R^G \leftrightarrow R^R: p=0,961$

Autogamisch und geitonogamisch bestäubte Individuen ($G^{AG, GG}, R^{AG, GG}$) produzieren Samen mit 66 % verringerter Vitalität gegenüber fremdbestäubten. Die Samenvitalität 2 Wochen verspätet blühender, fremd- und selbstbestäubter Individuen (G^+, R^+) ist um knapp 80 % reduziert. (n = 80 Kapseln)

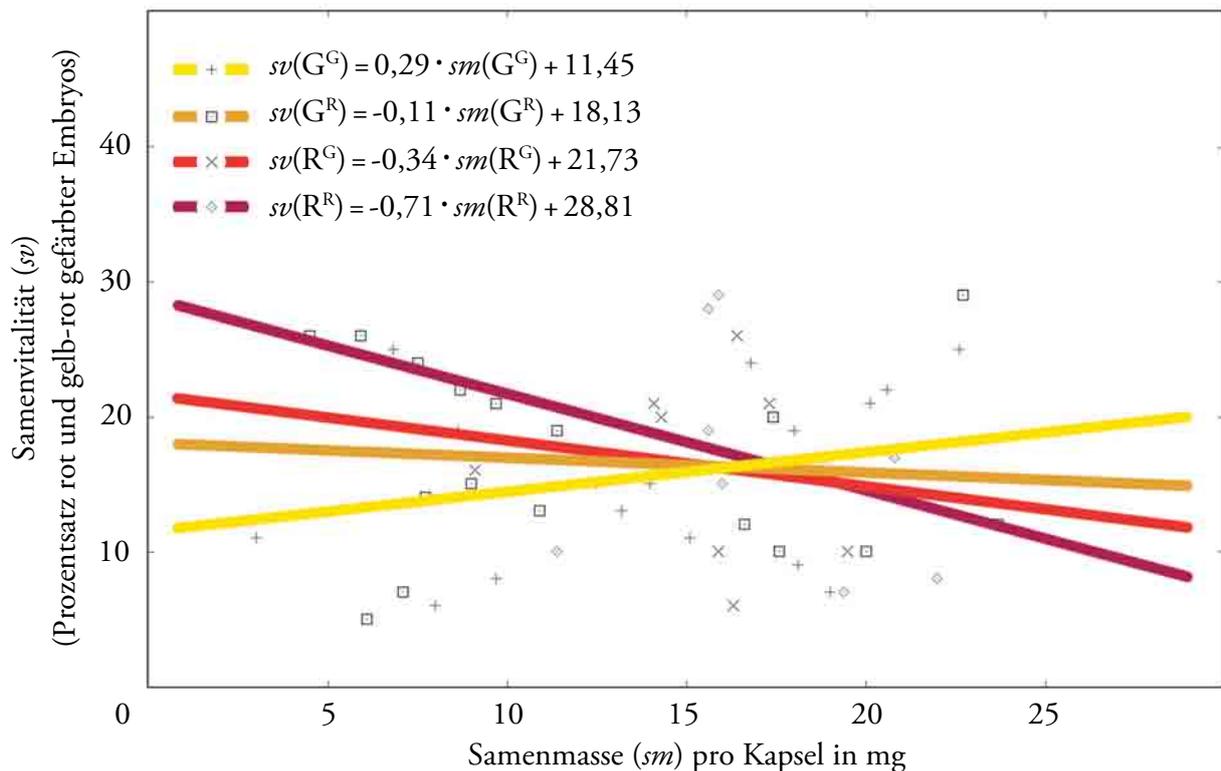


Abb. 25 Samenvitalität (sv) in Abhängigkeit von der Samenmasse (sm)

Während rote Morphen (R^R) über höchste Samenvitalität bei relativ geringen Samenmassen und über geringste Samenvitalität bei relativ hohen Samenmassen verfügen, ist bei gelben Morphen (G^G) ein diametrales Verhältnis zu erkennen. Samen aus intermorphen Kreuzungen (G^R , R^G) ergeben intermediäre Werte. Absolut zu geringe (und wahrscheinlich auch zu hohe) Samenmassen bei beiden Morphen sind allerdings der Vitalität nicht zuträglich.

6.4.4 Vergleich von Samenvitalität und Bodenparametern

DIE AUSWERTUNG der detaillierten Bodenanalyse liefert keine signifikante Reziprozität zwischen bodenparametrischen Daten und der Samenvitalität. Dieses Ergebnis indiziert, dass zahlreiche vitalitätskausale Faktoren (Altersstadium der Pflanze, Spätfrostereignisse, Konkurrenzdruck, Bestäuberverhalten, Samenreifedauer, Mykorrhizapilzaktivität, ua.) zumindest nicht unmittelbar auf rhizosphärische Wechselwirkungen zurückzuführen sind.

6.5 Pollenausbreitung

WÄHREND DES BEOBACHTUNGSZEITRAUMES von 12 Tagen wurden auf dem NHG 16,7 % der histochemisch gefärbten gelben und 13,6 % der gefärbten roten Pollinarien entfernt. Der männliche Reproduktionserfolg aller untersuchten Individuen während der Anthese liegt bei 36,7 % (G) und 28,1 % (R) (Tab. 4). Eine Deposition gefärbter Massulae konnte auf Narben oder anderen Pflanzenteilen nicht festgestellt werden, da der männliche Reproduktionserfolg mäßig ausgeprägt war bzw. die exportierten Pollinarien weit verstreut wurden.

Ein differentes Ergebnis liefern die Untersuchungsdaten des SHG. Auf dieser Teilpopulationsfläche haben zwar gelbe Morphen einen ebenfalls erhöhten männlichen

Reproduktionserfolg, doch ist dieser mit einem Wert von 58,8 % (G) gegenüber 40,8 % (R) signifikant größer (Tab. 4).

6.6 Ermittlung des Blütenfarbstoffes



Abb. 26 Farbumschlag der Blütenhüllblätter

In Blütenhüllblätter roter Morphen eingelagerte Farbstoffe (li.) reagieren mit Ammoniumdampf NH_3 und erfahren einen Farbumschlag zu Grün- und Blautönen (Mi.). Gelbe Morphen erscheinen nach der Reaktion sattgelb (re.). Dieser Farbumschlag ist charakteristisch für Anthocyane.

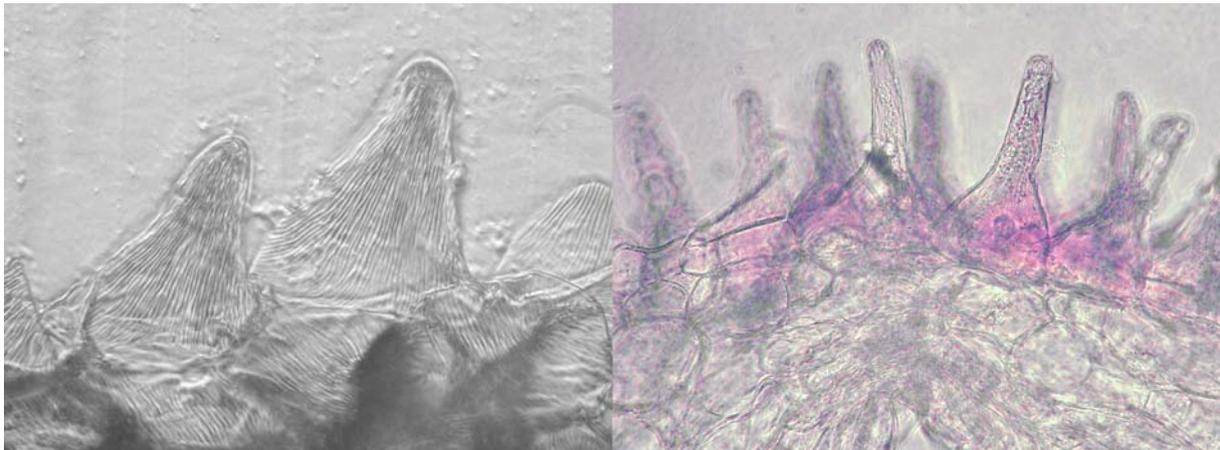


Abb. 27 Lichtmikroskopische Aufnahme der Oberflächenstruktur des Labellums

Die Oberfläche der Blütenhüllblätter (insbesondere die Epidermis des Labellums) ist mit zahlreichen strukturierten Papillen (li.) versehen. In den Vakuolen dieser Papillen sind Anthocyane gelöst (Gewebeschnitt re.).

CHEMISCHE ANALYSEN identifizieren bei gelben und roten Morphen Anthocyane als farbstiftende Einlagerungen (Abb. 26), welche in der reproduktiven und vegetativen Region des Pflanzenkörpers nachgewiesen werden können; nur untere Stängelblätter sind \pm anthocyanfrei.

Mangels Chlorophyllierung und dank eines spezifischen zellulären Gewebeaufbaus (Abb. 27) werden Blütenhüllblättern eine höhere Lockwirkung und Intensität der Farbstoffe verliehen als anderen oberirdischen Pflanzenorganen. Gelbe Farbstoffe werden durch Chlorophyll oder rote Farbstoffe praktisch vollständig chromatisch überlagert, rote Farbstoffe bleiben stets sichtbar. Gewebsschnitte durch das Labellum lassen chymochrome Anthocyane in der Epidermis erscheinen.

7 DISKUSSION

7.1 Populationsstruktur

7.1.1 Erhebung allgemeiner Populationsparameter

DIE DURCHSCHNITTLICHE BLÜTENANZAHL, Pflanzenhöhe und absolute Infloreszenzlänge von *Dactylorhiza sambucina* unterscheiden sich deutlich auf den Untersuchungsflächen, wie der Vergleich der Daten aus Tab. 4 zeigt (vgl. Kropf & Renner 2005).

Die höchste Biomasse und Pflanzenhöhe zeigen Individuen auf dem SHG, die geringste auf dem NHG. Die um 35 % verringerte Sonnenbestrahlungsstärke auf dem NHG (876 W/m^2) gegenüber dem SHG (1352 W/m^2) zeugt demnach von einem hochgradigen Einfluss der Lichtstärke auf die Biomasseproduktion (Tab. 2).

Eine rezente Zunahme an Nährstoffen, welche die Populationsfläche des GHT kennzeichnet, zeigt im Vergleich mit dem NHG eine kurzfristig positive Wirkung auf die Biomasseproduktion. Ein Überfluß an Nährstoffen führt langfristig vermutlich u.a. durch *luxury uptake* (vgl. Chapin et al. 1990) zu einer Kontamination des Zellgewebes und demzufolge – neben erhöhter Konkurrenz durch nährstoffliebende Taxa – zu einem Populationsrückgang.

7.1.2 Verteilungsmuster der Individuen

DAS VERTEILUNGSMUSTER von *D. sambucina* auf den Teilpopulationsflächen wird von sich ändernden Ausbreitungsbedingungen im Laufe der Besiedlungsgeschichte beeinflusst. Insbesondere biotische und abiotische Faktoren während der Ausbreitung der Samen (Wind, Regen, Mahd), der Keimung (Mykorrhizapilzaktivität, Bodenfeuchte) und dem Übergang zur reproduktiven Phase (Konkurrenzbedingungen) wirken sich auf die Verteilung der Individuen in Raum und Zeit aus. Krebs (1989) differenziert zwischen gleichmäßigem, zufälligem und aggregiertem Verteilungsmuster innerhalb von Populationen verschiedener Pflanzenarten.

Individuen von *D. sambucina* zeigen generell eine signifikant aggregierte Verteilung in Patches, wie ein von Balzer (2000) durchgeführter Goodness-of-fit Test von Populationen im deutschen Thüringerwald ergeben hat. Die bevorzugte Etablierung eines Individuums in der Nähe der Mutterpflanze ist auf die gesicherte Mykorrhizierung der sie umgebende Rhizosphäre zurückzuführen (*safe site*, vgl. Harper 1977). Balzer (2000) vermutet zudem eine lokale Samenaggregation in der Nähe der Mutterpflanze, die auf gelegentlichen Ausschwemmungen der Samen nach ihrer Reife aus der Kapselummantelung durch Niederschläge beruht (Ombrochorie). Eine tendenzielle Gleichverteilung ist hingegen durch eine zur Fruchtreife einsetzende Mahd begünstigt.

Alle genannten Untersuchungen und Überlegungen stehen im Einklang mit den vorliegenden Daten und Beobachtungen der Populationen im Wienerwald.

EINE ZUNEHMEND vegetationsreiche, konsistente Krautschicht mit hohem Deckungsgrad, gekennzeichnet durch eine steigende zwischenartliche Konkurrenz um Licht und Raum, fördert zunächst bereits etablierte, kräftige, adult-generative Individuen, und hindert aufgrund zunehmender Beschattung und Streuverfilzung die Rekrutierung insbesondere von gelben

Morphen, wie Beobachtungen der Populationsflächen und Patches zeigen. Rote Morphen finden sich bevorzugt auf lichtintensitätsärmeren, feuchteren Wuchsorten (NHG, GHT), gelbe Morphen auf lückigeren, besonnteren Bodenstellen und Patches (SHG).

Insbesondere der nordwestliche Quadrant der Teilpopulationsfläche des SHG zeigt eine Vielzahl an offenen Bodenstellen und ist demnach durch ein hohes Aufwärmpotential des südexponierten, trockenen, mineralischen Oberbodens gekennzeichnet. Rote Morphen sind hier äußerst rar.

7.2 Begleitflora von *D. sambucina*

DIE ARTENZUSAMMENSETZUNG auf dem NHG und SHG ist sehr heterogen, da vielfältige Standortbedingungen infolge spezifischer historischer und aktueller Bewirtschaftungsweisen und Nutzungsspuren eine kleinräumige Verzahnung unterschiedlicher pflanzengesellschaftlicher Entwicklungen und Sukzessionsstadien auf den Untersuchungsflächen bedingen.

AUF DER TEILPOPULATIONSFLÄCHE des NHG konnten über 76 Pflanzenarten dokumentiert werden, 21 sind davon aus naturschutzfachlicher Sicht als gefährdet oder stark gefährdet einzustufen (vgl. Fischer et al. 2005).

Das niedrigwüchsige Grünland der Klassen *Molinio-Arrhenatheretea* und *Festuco-Brometea* ist reich an *Agrostis capillaris*, *Alchemilla* sp., *Briza media*, *Cynosurus cristatus*, *Festuca rubra*, *Luzula campestris*, *Plantago lanceolata*, *Plantago media*, *Rhinanthus minor* und *Rhinanthus serotinus*.

Der Bryophyten-reiche floristische Aufbau zeigt enge Bezüge zur Gesellschaft *Festuco-Cynosuretum* (Rotschwengel-Rotstraußgras-Weide). Eine mittlerweile praktisch ausbleibende Beweidung bewirkt eine zunehmende Dominanz von Gräsern wie *Agrostis capillaris* und Sukzessionsfolgern. Die beginnende Verbuschung wird durch gezielte Pflegemaßnahmen (Rückschnitte) jährlich im Frühjahr abgeschwächt, um das natürliche Klimaxstadium eines bodensauren Eichen-Hainbuchenwaldes zu verhindern.

Eine hohe Abundanz des landwirtschaftlich unbeliebten *Rumex acetosa* ist in der Silagierung von Grünfütter für die Tierhaltung begründet, da die Samen unbeschadet ausgeschieden werden und durch Gülleausbringung optimal auf vegetationsfreien Bodenstellen (Grasnarben als gut zu besiedelnde Mikrohabitatstrukturen) verbreitet werden. Zwar werden nur der Teilpopulationsfläche angrenzende Weideflächen gedüngt, doch genügt dies, um eine äolische Ausbreitung durch aussamende Individuen zu bewirken.

Etwa 100 Individuen der Art *Gentiana verna* auf einem kleinen Vegetationsmosaik konnten im Jahr 2006 gezählt werden, eine lokal zunehmend dichte Grasnarbe und Streuakkumulation verhinderte wahrscheinlich das Aufkommen im Folgejahr.

AUF DER TEILPOPULATIONSFLÄCHE des SHG sind mind. 65 Pflanzenarten vergesellschaftet, 11 davon sind als gefährdet oder stark gefährdet eingestuft (vgl. Fischer et al. 2005).

Der meist sehr lückige Rasenbestand zeigt eine Verzahnung unterschiedlicher Pflanzenassoziationen aus den Klassen *Nardo-Callunetea* (Zwergstrauchheide) und *Festuco-Brometea* (Halbtrockenrasen). Die hohe Abundanz der Charakterarten *Calluna vulgaris*, *Genista pilosa*, *Luzula campestris* und *Luzula multiflora* zeigen eine große floristische Übereinstimmung mit der Gesellschaft *Calluno-Genistion*. Diese zunehmend verbuschende Ginster-Heide auf

saurem Substrat liefert historische Bezüge zur ehemaligen Bewirtschaftungsform als Schafweide, da auch der von Schafen verschmähte *Juniperus communis* vergesellschaftet ist.

Weiter südlich wird der floristische Aufbau der Teilpopulationsfläche von den Charakterarten *Bromus erectus*, *Brachypodium pinnatum* und *Onobrychis viciifolia* sowie den Begleitern *Helianthemum nummularium*, *Hieracium pilosella*, *Leucanthemum vulgare* und *Anthyllis vulneraria* geprägt. Eine Zuordnung zur Gesellschaft *Mesobromion erecti* (submediterraner Halbtrockenrasen) scheint daher als angemessen. Bemerkenswert ist auch das gelegentliche Auftreten der sonst nur in Westösterreich verbreiteten *Onobrychis montana* (det. K.-G. Bernhardt 2007) und der stark gefährdeten, im September blühenden Orchidee *Spiranthes spiralis*. Anspruchslose Pflanzen wie *Draba boerhavia* zeugen von dem flachgründigen, mageren Boden und der mangelhaften Wasserversorgung während der sommerlichen Dürreperiode (Holzner 1994).

WÄHREND DER ANTHESE von *D. sambucina* Ende Erstfrühling bilden die auf dem NHG und SHG vergesellschafteten Arten *Primula vulgaris*, *Primula veris*, *Primula vulgaris x veris*, *Taraxacum sect. Erythrosperma*, *Chamaecytisus hirsutus*, *Genista pilosa*, *Viola sp.* und *Muscari neglectum* ebenfalls Infloreszenzen aus und dienen Hummeln als nektarbietende Futterpflanzen.



Abb. 28 Nektarbietende Begleitarten

Zeitgleich mit *Dactylorhiza sambucina* blühende, Hymenopteren Nahrung liefernde Begleitarten auf den Teilpopulationsflächen NHG und SHG besitzen ausschließlich gelbe oder blaue Kronblätter; hierzu zählen beispielsweise *Primula veris* (li.) und *Viola sp.* (re.).

7.3 Pedologische Untersuchungen

7.3.1 Pedologischer Populationsflächenvergleich

BODENPARAMETRISCHE WERTE sind starken kleinräumigen und jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen (Schachtschabel et al. 1998) und es wird offenbar, dass durch die pedologischen Analysen und durch die Auswertung der neun Bodenproben keine exakte Verknüpfung zum Zeitpunkt und zur Lokalisierung der chromatischen Determination der untersuchten Morphen hergestellt werden kann. Vielmehr scheint die Farbausprägung genetisch bedingt zu sein und somit fernab der individuellen Positionierung einer Morphe nach der Befruchtung bereits auf der Mutterpflanze nach der Regel des intermediären Erbganges (Mendel 1865) vollzogen zu werden.

Eine bedingende Morphenausprägung durch spezifische bodenparametrische Werte ab dem ontogenetischen Zeitpunkt der Reifephase eines Individuums kann jedenfalls ausgeschlossen werden, da der Morphtypus zeitlebens beibehalten wird (M. Kropf, pers. Mitt. 2007). Eine selektive Einflussnahme der Rhizosphäre zur Schaffung geeigneter Verhältnisse bei der Keimlingsetablierung oder zur Blühwilligkeit während der Reifephase kann dagegen als gesichert angenommen werden.

7.3.2 Ermittlung der Wasserkapazität in der Rhizosphäre

KAUSALE ZUSAMMENHÄNGE für die signifikanten Unterschiede im Wasserhaltevermögen und in der Wasserkapazität der Teilpopulationsflächen NHG und SHG können primär durch die Porengrößenverteilung im Bodengefüge hergestellt werden. Die Relevanz dieses wesentlichen Faktors für die Wasserversorgung der Pflanzen steigt, je weniger Niederschläge eine gleichmäßige Wasserversorgung gewährleisten (Schachtschabel et al. 1998). Der Anteil und die Kontinuität von mittleren und groben Poren sind für die Durchlüftung (Atemluft) der Rhizosphäre entscheidend, jedoch nimmt, wie auf dem SHG zu beobachten, mit zunehmender Porengröße das Wasserhaltevermögen und die Wassernachlieferung zur Wurzel ab (vgl. Bohne 1991).

Wasser in Feinporen ist idR nicht wurzelverfügbar, genügend Mittelporen dienen hingegen der Erhaltung eines großen Wasservorrats (Schachtschabel et al. 1998).

Der erhöhte Grad an Grobporen auf dem SHG in Zusammenwirken mit der um 30 % erhöhten Sonnenbestrahlungsstärke, der geringeren Vegetationsbedeckung und der verstärkten Erosion bewirken eine erhöhte Gefahr des Trockenstresses der Vegetation im Vergleich zu den ausgeglicheneren klimatischen und edaphischen Bedingungen des NHG, dessen Oberboden mit einer höheren Intensität durchwurzelt ist. Trotz widriger exogener Faktoren zeigt *D. sambucina* auf dem SHG eine höhere generative Populationsdichte als auf dem NHG (Tab. 4), die vermutlich indirekt mit dem Wasserhaltevermögen des Bodens in Zusammenhang steht, als dadurch der Konkurrenzdruck durch euryöke Begleitarten mit geringeren Abwehrmechanismen gegenüber Trockenheitsphänomenen (C-R-Strategen nach Grime 1977) sinkt und somit die S-Kompetenz von *D. sambucina* an Relevanz gewinnt.

DIE PREVALENZ GELBER MORPHEN gegenüber roten auf dem SHG ist mit 78,6 % deutlich stärker ausgeprägt als auf dem NHG mit 64,7 % (Tab. 4). Unter dem Aspekt des Wasserhaushaltes zeigen gelbe Morphen im Untersuchungsgebiet demnach eine höhere Fitness unter stärker fluktuierenden bodenhydrologischen Bedingungen.

7.4 Bestäubungsexperimente

7.4.1 Kreuzbestäubung

DIE GERINGEN UNTERSCHIEDE im künstlich initiierten weiblichen Reproduktionserfolg bei gelben und roten Morphen decken sich mit Resultaten aus inter- und intramorphen Kreuzbestäubungen sowie Selbstbestäubungen aus Untersuchungen von Juillet et al. (2006) und belegen, dass die Fruchtbildung nicht signifikant mit der Art der Kreuzbestäubung korreliert ist. Der dennoch um 25 % erhöhte weibliche Reproduktionserfolg aus natürlicher Bestäubung bei

roten Morphen auf dem NHG ist wahrscheinlich im Verhalten der Bestäuber begründet und führt daher unter den lokalen Gegebenheiten zu einer erhöhten effektiven Deposition der Massulae auf Narben roter Morphen gegenüber gelben.

7.4.2 Samenmassenanalyse

KAUSALE ZUSAMMENHÄNGE für die eingeschränkte Fitness der von Jersáková et al. (2006) in Tschechien analysierten Morphen gegenüber jenen des NHG liefern die durch Zeit und Ort bedingten differenten exogenen Faktoren, welche zu Populationen mit durchschnittlich nur 156 Individuen führen: Rote Morphen in Tschechien zeigten im Jahr 2002 mit 3 mg signifikant höhere Samenmassen als gelbe (Jersáková et al. 2006). Dennoch betragen die Samenmassen dieser roten Morphen nur ein Fünftel im Vergleich zu jenen auf dem NHG mit 14,6 mg pro Kapsel.

Exogene Faktoren begründen nicht nur Unterschiede zwischen Populationen sondern auch innerhalb dieser, wie Fremdbestäubungen auf 2 Wochen verspätet blühenden Individuen auf dem NHG belegen. Diese Individuen zeigen eine rund 90 % verringerte Samenmasse gegenüber ihren frühblühenden Artgenossen (Abb. 23). Begründen lässt sich diese Beobachtung durch die geringere Reifedauer ihrer Kapseln, die nahezu zeitgleich mit jener der Artgenossen aufgrund der herannahenden Sommertrockenheit und der zunehmend phototoxischen Wirkung des an Intensität gewinnenden Sonnenlichts abgeschlossen ist. Auch das verminderte energetische Potential der spätblühenden Pflanze trägt durch ihr vermutlich verkürztes oberirdisches Erscheinen und derzufolge geringeren Nährstoffeinlagerung in der Knolle dazu bei, nicht den Grad der Biomasse eines frühblühenden Artgenossen zu erreichen, der für die Produktion einer hohen Samenmasse erforderlich ist (Spätblüte-Depression).

Ein positiver Aspekt in diesem Verhalten liegt jedenfalls in dem opportunen Umgehen von Spätfrostereignissen begründet, welche starke Schäden mit langfristiger Wirkung an Populationen anrichten können. Dieser Umstand führt zur Annahme, dass die Fitness spätblühender Individuen in geringem Maße ansteigen kann, wenn optimale Witterungsverhältnisse erst gegen Ende der Anthese von *D. sambucina* vorherrschen.

HINSICHTLICH DES ZEITLICHEN VERLAUFS der Samenmassenproduktion auf dem NHG liefert die getätigte Samenmassenanalyse Hinweise, dass der optimale Zeitpunkt der Bestäubung zur anschließenden Produktion der maximalen Samenmasse bei roten Morphen phänologisch früher festgelegt ist als jener bei gelben Morphen. Die Spätblüte-Depression ist demnach bei roten Morphen stärker ausgeprägt als bei gelben.

DIE SAMENMASSEN ZUR VOLLBLÜTE selbstbefruchteter Individuen auf dem NHG weisen einen um knapp 50 % verminderten Wert als jener fremdbestäubter Morphen auf (Abb. 23), wodurch die Inzucht-Depression von *D. sambucina* nach Studien von Juillet et al. (2006) für das niederösterreichische Untersuchungsgebiet bestätigt werden konnte.

7.4.3 Vitalitätsanalyse

DIE KONSISTENTEN VITALITÄTSQUOTEN jedweder Fremdbestäubungskombination gelber und roter Morphen vom NHG werden durch Keimlingsuntersuchungen aus dem schweizer Kanton

Wallis von Juillet et al. (2006) bestätigt, während Jersáková et al. (2006) bei roten Morphen (R^R , R^G) aus Populationen in Tschechien hohe Vitalitätsquoten um 50 %, bei gelben Morphen (G^G , G^R) Quoten um 30 % feststellt.

Eine um 66 % verringerte Vitalitätsquote bei selbstbestäubten Morphen (R^{AG} , R^{GG} , G^{AG} , G^{GG}) auf dem NHG begründet die starke Inzucht-Depression bei *D. sambucina* und verdeutlicht den evolutiven Vorteil in der xenogamen Befruchtung (vgl. Juillet et al. 2006).

AUF DEN UNTERSUCHUNGSFLÄCHEN wurde festgestellt, dass relativ große, biomassereiche gelbe Morphen und etwas kleinere, biomasseärmere (jedoch nicht zu kleine) rote Morphen höchste Vitalitätsquoten und somit optimale Fitness aufweisen.

Die Biomasse eines Individuums ist primär von seinem Alter, der innerartlichen Konkurrenz und der Lichtintensität abhängig.

Zunehmendes Alter führt zu additiver Nährstoffeinlagerung in die Knollen, wodurch das Potential der nächstjährigen Biomasseproduktion positiv geprägt wird.

Innerartliche Konkurrenz durch hohe Abundanz führt zu kurzlebigeren Individuen (Balzer 2000). Diese Pflanzen erreichen daher nicht die Dimensionsmaxima von Individuen dichteärmerer Populationen oder Patches unter konsistenten exogenen Faktoren. Für die durchschnittliche Biomasse von *D. sambucina* sind demnach demographische Strukturen und der Rekrutierungsgrad von entscheidender Bedeutung. Vermutlich begünstigt ein hoher generativer Rekrutierungsgrad die evolutive Entwicklung („aktiver Kampf ums Dasein“), ein hoher Grad adult-generativer Altersstadien (nach Uranov 1975) kennzeichnet dagegen eine Strategie gegen den Populationsrückgang („reaktiver Kampf ums Dasein“).

Hohe Temperaturen und Sonnenbestrahlungsstärken beschleunigen den Metabolismus, begünstigen die Biomasseproduktion und erhöhen die Überlebenschancen, während tiefe Temperaturen die Divergenz fördern und evolutive Prozesse beschleunigen, allerdings auch zu höheren Extinktionsraten führen (vgl. Weir & Schluter 2007). Diese Tatsache spiegelt sich vermutlich auch in der strategischen Opposition der eher die rasche Ausbreitung fördernden roten Morphen und der hauptsächlich für den Bestandsschutz verantwortlichen, und damit ein höheres Alter erreichenden gelben Morphen wider. Kleine, phänologisch früh blühende und fruktifizierende rote Morphen mit geringerer und vergleichsweise größere, etwas später und länger blühende gelbe Morphen mit höherer Biomasse verkörpern optimale Fitness.

EIN POLYCHROMER BESTAND aus wenig alterungsfähigen Individuen, gekennzeichnet von einer hohen Rekrutierungsrate, manifestiert sich demnach in einem Überhang roter Morphen, dh. es existiert langfristig eine höhere Individuenzahl roter als gelber Morphen auf einem Wuchsort.

Dies ist nicht gleichzusetzen mit dem Morphenverhältnis, welches nur das Verhältnis der Anzahl generativer, roter zu generativer, gelber Individuen zu einem Zeitpunkt erfasst und somit die Blühfreudigkeit eines einzelnen Individuums bzw. Morphotypus' unberücksichtigt lässt. Vermutlich gilt für stabile Populationen, dass alterungsfähigere gelbe Morphen innerhalb ihrer Lebensspanne häufiger generativ in Erscheinung treten als rote.

Die vergleichsweise geringen Samenmassen gelber Morphen tschechischer Populationen, der bestehende Überhang roter Morphen und die geringen Populationsgrößen (vgl. Jersáková et al. 2006) lassen demnach vermuten, dass die Alterungsfähigkeit dieses offenbar instabilen Bestandes durch übermäßige Störfaktoren eingeschränkt ist.

7.5 Pollenausbreitung

7.5.1 Pollenbewegungen innerhalb der Populationsfläche

DER AUF DEM NHG um 23 % und am SHG um 31 % verringerte männliche Reproduktionserfolg roter Morphen im Vergleich zu jenem der gelben geht nicht mit dem Konzept der negativen, frequenzabhängigen Selektion konform, zumal der Prozentsatz roter Morphen auf dem SHG gegenüber dem NHG deutlich verringert ist. Vielmehr scheint die chromatische Wirkung der in entsprechend hoher Abundanz vergesellschafteten nektarbietenden Begleitarten mit vornämlich gelben Lockorganen das Bestäuberverhalten zu prägen.

Bei dem wirkungsschwachen Auftreten nektarbietender Begleitarten auf dem NHG oder bei einer (praktisch) gänzlichen Absenz profitiert *D. sambucina* von ihrem ua. als Täuschungsmanöver fungierendem polychromen Phänotypus. In Hinblick auf den männlichen Reproduktionserfolg zeigt offenbar die positive, frequenzabhängige Selektion Gültigkeit bei einem Auftreten nektarbietender Begleitarten gelber *oder* roter Prävalenz, während die negative, frequenzabhängige Selektion eher bei einem Ausbleiben dieser wirksam wird.

Die am SHG gegenüber dem NHG erhöhte Abundanz nektarbietender Begleitarten begründet wahrscheinlich die generell erhöhte Zahl angelockter Bestäuber auf dem SHG und damit auch den vermehrten Pollinarienexport (erhöhten männlichen Reproduktionserfolg) bei *D. sambucina*.

Der weibliche Reproduktionserfolg profitiert kurzfristig generell von einem Fehlen nektarbietender Begleitarten, da ohne zwischenartlicher Konkurrenz der Lockorgane die Wahrscheinlichkeit einer innerartlichen Besuchssequenz bei *D. sambucina* steigt.

DA DER MÄNNLICHE UND WEIBLICHE Reproduktionserfolg in dieser Untersuchung einmalig mit der Vollendung der Anthese bzw. Fruktifikation erhoben wurden, ist nicht auszuschließen, dass insbesondere der rote Morphotypus zu Beginn der Blühperiode einen verhältnismäßig hohen, und innerhalb kurzer Zeit komplettierten Reproduktionserfolg genießt, welcher erst im Laufe der nachfolgenden Tage durch den zwar geringeren, aber weiterhin andauernden Reproduktionserfolg gelber Morphen ± egalisiert wird (siehe 7.5.2 Bestäuberverhalten).

7.5.2 Bestäuberverhalten

BEI POPULATIONEN auf der schwedischen Ostseeinsel Öland stellt Nilsson (1980) fest, dass 86 % der Pollinarien von *Bombus sylvarum* und *Bombus lapidarius* transportiert werden und betrachtet Hummeln daher als die am besten an die Blütenmorphologie angepasste Gattung. Diese Feststellung wird durch Beobachtungen von vornämlich *Bombus terrestris* und *Bombus lapidarius* auf den Untersuchungsflächen im Bezirk Baden unterstützt. In Erdbauten überwinterte Hummelköniginnen zählen zu den ersten im Frühjahr auftretenden Bestäubern, da sie bereits bei einer Umgebungstemperatur ab 4°C flugfähig sind (<http://www.wildbienen.de/hbio-ver.htm>). Diese Robustheit nützt *D. sambucina* für einen frühen phänologischen Blühbeginn bei einer Lufttemperatur um 10°C in 15 cm Höhe über der Krautschicht (Balzer 2000).

NIEDRIGE TEMPERATUREN fordern einen hohen energetischen Tribut. Hummeln besuchen täglich bis zu 1000 Blüten, um ihren Pollen- und Nektarbedarf von 0,1 g zu decken (<http://www.wildbienen.de/hummeln.htm>). Dabei bevorzugen sie, sofern ihnen die Möglichkeit

offensteht, wohltemperierte Nahrung. Dyer et al. (2006) konstatieren, dass zahlreiche Pflanzen ihr Aufwärmpotential aktiv durch thermoregulatorische Prozesse oder passiv durch das Sonnenlicht absorbierende Pigmenteinlagerung beeinflussen können, um eine Einladung für einen Blütenbesuch auszusprechen.

Bei Kälte vermag Blütenwärme als Belohnung fungieren. Unter diesen Umständen ziehen Hummeln wärmere, dunkel gefärbte Blüten weniger temperierten, helleren vor, da die Blütenfärbung eine zu erwartende Nahrungstemperatur signalisiert (Dyer et al. 2006). Dieses Bestäuberverhalten liefert Hinweise auf die tendenzielle Prevalenz roter Morphen unter kühlen klimatischen Verhältnissen oder zu Beginn der Anthese polychromer Populationen, obgleich ein kurzweiliger Blütenbesuch ohne Belohnung als unzureichend für eine positive Wirkung auf den Wärmehaushalt der Hummel erscheint. Für eine erfolgreich vollzogene generative Vermehrung gilt die Erwartungshaltung der Hummel jedoch als ausreichend.

DIE IM LAUFE DER ANTHESE abnehmende Besuchsfrequenz bei *D. sambucina* kann durch ein zunehmendes, perzeptives Ausleseverfahren durch *Bombus sp.* auf den Untersuchungsflächen bestätigt werden. Nilsson (1980) gibt eine effektive Bestäubungszeit von 6 Tagen an. Nach dieser Zeit fliegen Hummeln zwar weiterhin Infloreszenzen von *D. sambucina* bis zu einem Abstand von wenigen Zentimetern auf den Untersuchungsflächen an, schwenken dann, nachdem sie die Blüte identifiziert haben, aber ab.

Erst ab einer Distanz von etwa 20 cm können gelbe Morphen farblich exakt von Hummeln durch die Perzeption von reflektierendem Licht grüner, blauer und ultravioletter Wellenlänge wahrgenommen und selektiert werden, bei weiterer Entfernung nur über einen anderen hummleigen neuronalen Kanal, der eine Detektierbarkeit der Blüten lediglich über ihren weniger differenzierten, jedoch impulsiveren Grünkontrast gegenüber dem Hintergrund ermöglicht, und auch einzig für die Sichtbarkeit roter, für Hummeln schwarz erscheinende Morphen ausschlaggebend ist (vgl. Spaethe et al. 2001).

Da rote Morphen generell einen höheren optischen Reiz auslösen als gelbe (Spaethe et al. 2001), ist es hinsichtlich der chromatischen Prevalenz eines Morphtypus' mit zunehmender Dauer der Anthese offenbar zweckdienlicher, visuell schlechter dedektierbar zu sein, da das hummelneuronale Ausschlussprinzip später greift. Dieser Umstand liefert Hinweise, warum rote Morphen tendenziell früher und kurzzeitiger im Jahr blühen und damit verstärkt auf den fehlenden Lernerfolg der Bestäuber angewiesen sind. Zu Beginn der Anthese am 29.04.2006 stehen auf dem NHG um 19 % mehr rote Morphen in Vollblüte als während der gesamten, von einem zunehmenden Überhang gelber Morphen geprägten Blühperiode.

Ein dramatisches Bild liefert U. Grabner (http://www.grabner-orchideen.com/fs_da_sam.htm) für Populationen von *D. sambucina* in Niederbayern, der die Vollblüte beider Morphtypen durch eine frühzeitige Vollendung der Anthese roter Morphen phänologisch disloziert beschreibt.

MIT DER VORLIEBE für gelbe Farbtöne aufgrund ihrer geringen Kältetoleranz erst gegen Ende der Anthese auftretende Bestäuber der Gattung *Apis sp.* komplettieren das Bild der zunehmenden Dominanz gelber Morphen nach der vorangegangenen und nunmehr abklingenden selektiven Bestäubung durch *Bombus sp.*

7.6 Ermittlung des Blütenfarbstoffes

ANTHOCYANE als durchaus häufige Farbstoffe bei vaskulären Pflanzen werden typischerweise in Form von Cyanidin-3-O-Glukosiden in die Vakuolen mithilfe Mg-ATP-abhängiger Glutathion-Pumpen (GS-X) über den Tonoplasten transportiert (Alfenito et al. 1998), einem höchst energieaufwändigen, und demnach für die Vitalfunktion essentiellen Prozess.

Die spezifische Färbung der gelben und roten Morphen beruht vermutlich in der Anbindung des Grundgerüsts der Anthocyane (Benzopyryliumsalze) mit verschiedenen Metallionen wie Fe^{3+} und Al^{3+} (vgl. Heß 1991). Schwache chromatische Fluktuationen bei roten Morphen zugunsten blauer Töne können auf die Acidität der Vakuolen zurückgeführt werden (vgl. Heß 1991). Niedrige Temperaturen erhöhen die Farbintensität speziell von roten Morphen, da ihr Kohlenhydratstoffwechsel mit zunehmender Temperatur negativ beeinflusst wird (vgl. Rüniger 1976).

ANTHOCYANE gelten als vielseitige und multifunktionale Pigmente in Pflanzengeweben. Sie schützen photolabile Moleküle vor hoher energetischer Strahlung, steigern die photosynthetische Effizienz durch Verhinderung von photoinhibitorischem Stress, fungieren als exzellente Fänger freier Radikale; sie können ihre Träger attraktiv, abstoßend oder unsichtbar für Bestäuber bzw. Phytophage machen, steigern den Schutz vor Frost, Austrocknung und Verwundung, vermindern Schwermetallkontamination und wirken als Osmoregulatoren bei Wasserstress (vgl. Gould 2004; Chittka & Döring 2007).

ANTHOCYANE differenter Chelatformen in gelben und roten Morphen zeigen unterschiedliche Schutzwirkung. Während rote Individuen durch die Absorption von ultravioletter Strahlung die Zerstörung ihrer DNA durch photoprotektive Wirkung hemmen, können gelbe aktiv UV-geschädigte DNA reparieren. Hierfür setzen sie zum Schutz des Erbguts das photoaktive Enzym Photolyase ein, welches UV-A- und blaue Strahlung nutzt, um Pyrimidindimere zu remonomerisieren; ein Prozess, der von vielen Pflanzenarten angewendet wird (vgl. Gould 2004). Unter hohem Lichtgenuss ist diese Strategie gelber Morphen jener roter vermutlich überlegen (vgl. Hada et al. 2003).

IN DIESEM ZUSAMMENHANG sei erwähnt, dass gelbe Morphen mit Ausnahme eines roten Punkt- oder Streifenmusters auf dem Labellum überwiegend gelbe Farbstoffe besitzen, rote Morphen erst durch additive Einlagerung roter Farbstoffe ihre chromatische Determination erhalten und gelbe Farbstoffe visuell und funktionell überlagern (vgl. Abb. 6). Die vergleichsweise geringere Einlagerung morphentypischer Farbstoffe bei roten Individuen beruht auf der stärkeren Wirkung roter Farbstoffe gegenüber gelben bei gleicher Konzentration. Gelbe Farbstoffe fungieren als substanzielle Basis beider Morphen und sind evolutionsbiologisch vermutlich ursprünglicher und mit geringerem Energieaufwand zu synthetisieren. Gelbe Blütenfarbe kann zudem als die primäre angesehen werden, da sie einen geringeren Grad an Differenzierung darstellt als der in den roten Mustern zum Ausdruck kommt (vgl. Vogel 1949).

8 DIE ZEITLICHE DIMENSION DES POLYMORPHISMUS'

SEIT DER RADIKALEN AUFKLÄRUNG durch Darwin (1859) ist bekannt, dass beim Betrachten der Natur nur ein kleiner Ausschnitt ihrer langen Entstehungsgeschichte wahrgenommen wird.

Um zu erklären, warum ein bestimmter Prozess, ein Mechanismus oder die Dominanz eines Morphotypus' von *D. sambucina* auf einer Populationsfläche zugegen ist, muss die historische Komponente berücksichtigt werden. Nichts in der Biologie ergibt Sinn, ausser im Lichte der Evolution (Dobzhansky 1937).

DIE POPULATION von *D. sambucina* bei Glashütten zeigt anno 1993 ein ausgeglichenes Morphenverhältnis mit mehreren hundert generativen Individuen und einer geringen Begleitartendichte (Armerding 2004 & pers. Mitt. 2006). Gut ein Dutzend Jahre später (2006) kann durch zunehmende Düngung und Populationszerschneidung ein deutlicher Rückgang auf nunmehr 12 Individuen mit 75 % roten Morphen festgestellt werden.

Heute monochrome Populationen in Rheinland-Pfalz (Kropf 2008) waren ehemals vor 160 Jahren von einem kleinen Anteil roter Morphen durchsetzt (Kropf & Renner 2005), im übrigen Deutschland dagegen sind bis heute rote Morphen erhalten (<http://www.orchis.de>; vgl. Baumann et al. 2005).

Ein jährlicher Wechsel in der Dominanz einer Blütenfarbe konnte in zwei Populationen im niederösterreichischen Waldviertel dokumentiert werden (Kropf & Kriechbaum 2009). Variationen im Blühverhalten können unter Einwirkung habitatverändernder Ereignisse auftreten und verursachen insbesondere bei individuenarmen Populationen große relative Schwankungsbreiten in der chromatischen Darreichung.

BEI STARK FRAGMENTIERTEN POPULATIONEN besteht eine erhöhte Wahrscheinlichkeit eines Bottleneck-Effekts (dh. lokales Aussterben eines Morphotypus' durch genetische Drift), selbst wenn sich diese Population durch Verbesserung der epigenetischen Struktur wieder erholen sollte. Welcher Morphotypus schließlich dominiert, ist möglicherweise dennoch weniger von zufälligen Ereignissen abhängig, sondern basiert auf Grundlage natürlicher Selektion in Abhängigkeit spezifischer Umwelteinflüsse (vgl. Schemske & Bierzychudek 2007).

Für bestimmte Lebensumstände besser geeignete Individuen führen zu einem erhöhtem Reproduktionserfolg und werden ausgelesen (*survival of the fittest*, Darwin 1859; Spencer 1864). Die der Natur immanente Tendenz des Wandels und der Komplexitätsanreicherung verfeinert diesen Ausleseprozess und führt zur Evolution neuer Variationen, die unter einem vollkommeneren, zweckmäßigeren genotypischen und phänotypischen Erscheinungsbild die Herausforderungen der Umwelt besser bestehen.

Heute manifestiert sich dieser Ausleseprozess – in Abhängigkeit von standörtlichen Gegebenheiten – in einem spezifischen Verhältnis gelber und roter Morphen auf den verschiedenen Populationsflächen innerhalb des europäischen Verbreitungsareals.

Hierzu wird als Schlussfolgerung der getätigten Untersuchungen folgende Hypothese formuliert:

ROTE MORPHEN zeigen gegenüber gelben eine tendenziell höhere Fitness auf feuchteren und nährstoffreicheren Böden, unter niedrigeren Temperaturen, geringeren Lichtstärken, bei kurz andauernder Anthese und bei schneller vollzogenem Generationswechsel unter größerem innerartlichen und zwischenartlichen Konkurrenzdruck.

Da die optimale Reproduktionsfähigkeit roter Morphen früh einsetzt (vgl. Abb. 25), dienen sie bei guten Lebensbedingungen bevorzugt dem Populationsaufbau, der auf rasche Okkupation bzw. Wiederbesiedelung von Arealen abzielt.

GELBE MORPHEN weisen generell eine höhere ökologische Amplitude auf und sind insbesondere durch eine größere Toleranz gegenüber Trockenheitsphänomenen (Hitze, Wassermangel, Lichtstress) gekennzeichnet.

Ihr Zeitpunkt optimaler Reproduktionsfähigkeit tritt mit einem höheren Individuenalter und einer größeren Biomasse ein als jener bei roten. Ihr länger andauernder Generationszyklus verringert ihre Anpassungsfähigkeit an sich rasch ändernde Vegetationsstrukturen, gleichzeitig können gelbe Morphen mehrjährige reproduktionshemmende Umwelteinflüsse (periodische Ungunstszeiten) aufgrund ihrer höheren Altersvitalität (vgl. Abb. 25) besser überdauern und dienen tendenziell der Stabilisierung etablierter Populationen.

DIE DIFFERENTE ALTERSVITALITÄT beider Morphen evoziert ein spezifisches, morphentypisches Rekrutierungsverhalten:

Die relative Rekrutierungsquote roter Morphen nimmt auf Wuchsorten (Populationsflächen oder Patches) zu, die eine erhöhte R-Kompetenz (*Ruderal strategy* nach Grime 1977) erfordern, während gelbe Morphen auf Wuchsorten eine höhere relative Rekrutierungsquote aufweisen, die einen erhöhten Anspruch an die S-Kompetenz (*Stress-tolerant strategy* nach Grime 1977) kennzeichnen. Nach Auswertung populationsparametrischer Daten ist postulierbar, dass der Prozentsatz gelber Morphen auf Populationsflächen mit zunehmender Biomasse der generativen Individuen tendenziell im Steigen begriffen ist bis der Prozentsatz roter deutlich überwogen wird.

AUF NEUTRALEN, ARTTYPISCHEN WUCHSORTEN mit diskreter Einflussnahme der Begleitflora auf die Bestäuber zeigt *D. sambucina* unter dichromer Ausprägung mit einem Morphenverhältnis von 2G:1R („bestäuberneuronaler Attraktivitätspeak“) die vermutlich höchste populationsspezifische Fitness, da dieses Verhältnis die Lockwirkung auf Bestäuber optimiert, die innerartliche Besuchssequenz forciert und somit den Reproduktionserfolg maximiert (vgl. Gigord et al. 2001).

Demnach existiert bereits ein Überschuss roter Morphen (dh. Abweichung von der optimalen Lockwirkung), wenn sich mehr als halb so viele generative rote wie gelbe auf einer Populationsfläche befinden, weil die deutlich stärkeren visuellen Reize roter Morphen auf Hummeln erst durch eine Mehrzahl schwächerer Reize gelber Morphen egalisiert werden. Anhaltend extreme Wuchsbedingungen können jedoch zu einem \pm dauerhaften bestäuberneuronalen Mißverhältnis führen.

HINSICHTLICH DER HÄUFIGKEIT und Dauer ihres generativen Erscheinens ist langfristig hohe S-Kompetenz gelber Morphen auf ihren sehr spezialisierten Wuchsorten, die häufig durch ungünstige Bedingungen gekennzeichnet sind, folglich essentieller als hohe R-Kompetenz roter Morphen, wie der Vergleich europäischer Populationen signalisiert (vgl. Abb. 9).

Die Dominanz der Farbe Rot lässt demgemäß auf populationsdestabilisierende Faktoren schließen; eine erhöhte Reproduktion roter Morphen wird mit zunehmendem Anspruch an eine rasche Okkupation bzw. Wiederbesiedelung des Wuchsortes infolge habitatverändernder anthropogener, klimatischer oder anderer exogener Ereignisse (Nährstoffeintrag, Populationszerscheidung, klimatische Gunstjahre o.ä.) so lange vorangetrieben, bis sich ein für die Art dienlicher, energetischer, pedologischer und vegetationsstruktureller Status einstellt, der fortan

gelbe Morphen favorisiert. Dauert dieser einschneidende Impakt zu lange an, können längerfristig rote Morphen aufgrund ihrer höheren Störungstoleranz dominieren, doch besteht dann aufgrund der geringen Altersvitalität des Bestandes mangels gelber Morphen bei Stresseinwirkung ein erhöhter Gefährdungsgrad für die Population. Adaptionen hinsichtlich der Störungs- und Stresstoleranz stellen innerhalb dieser Art möglicherweise kein Nullsummenspiel dar; vielmehr scheinen Zugewinne in der Stresstoleranz einer Population stärkere Verluste in der Störungstoleranz zu bewirken: gelbe Morphen sind tendentiell weniger störungsanfällig, als rote Morphen stressanfällig sind.

Vermutlich existieren aus diesem Grund langfristig keine monochrom roten Populationen innerhalb des europäischen Verbreitungsareals – im auffälligen Gegensatz zu monochrom gelben. Die chromatische Dominanz des gelben Farbstoffs als Grundton beider Morphen offenbart sich somit nicht nur im Überhang seiner Konzentration innerhalb eines durchschnittlichen Blütenhüllblatts sondern wird auch im europäischen Populationsvergleich manifest.

GEGENWÄRTIG STÄRKT das auf Funktionstrennung basierende Morphenprinzip – die Existenz gelber *und* roter Morphen innerhalb einer typischen Population als *Ausdruck effizienten und standortgemäßen Stressmanagements* – die gesamte Population und letztlich die Spezies durch Erhöhung ihrer Standortamplitude.

Der alltagssprachliche Name von *D. sambucina* in Schweden versinnbildlicht diesen Zusammenhang unbewusst in biblischer Weise, als dass rote Morphen dort – „aus roter Erde geformt“ – *Adam* und gelbe Morphen *Eva* genannt werden.

9 LITERATURVERZEICHNIS

- Alfenito MR, Souer E, Goodman CD, Buell R, Molb J, Koes R & Walbot V (1998): Functional Complementation of Anthocyanin Sequestration in the Vacuole by Widely Divergent Glutathione S-Transferases. *Plant Cell*. 10(7): 1135-1149.
- Armerding D (2004): Schutz und Pflege der Wienerwaldwiesen. Ausgewählte Referate zur Fachtagung in Purkersdorf am 06.05.2004. Selbstverlag. Höflein/Donau.
- Balzer S (2000): Populationsökologische Untersuchungen an *Dactylorhiza sambucina* (L.) Soò (Orchidaceae) im Frankenwald, Nordost-Bayern. BFÖ 81.
- Batty AL, Dixon KW & Sivasithamparam K (2000): Soil seed bank dynamics of terrestrial orchids. *Lindleyana* 15: 227-236.
- Bauer W (2005): *Dactylorhiza sambucina* (L.) Holunder-Fingerwurz. In: Orchideenkurier. Ausgabe 4/05. Vereinsblatt der Österreichischen Orchideengesellschaft. Wien.
- Baumann H, Blatt H & Kretzschmar H (2005): *Dactylorhiza sambucina* (L.) Soó – Holunder-Fingerwurz. In: Arbeitskreise heimische Orchideen (Hg.): Die Orchideen Deutschlands. 336-341. Uhlstädt-Kirchhasel.
- Beyrle H, Penningsfeld F & Hock B (1985): Orchideenmykorrhiza: Symbiontische Anzucht einiger *Dactylorhiza*-Arten. *Zeitschrift für Mykologie* 51: 185-197.
- Bezemer TM, Lawson CS, Hedlund K, Edwards AR, Brook AJ, Igual JM, Mortimer SR & van der Putten WH (2006): Plant species and functional group effects on abiotic and microbial soil properties and plant-soil feedback responses in two grasslands. *Journal of Ecology* 94: 893-904.
- BFW (2006): eBOD - Die digitale Bodenkarte. Wien.
- Bohne H (1991): Der Einfluß künstlicher vertikaler Grobporen in einer verdichteten Bodenmatrix auf das Wachstum von Winterweizen. Wachstum auf einer Parabraunerde aus Löß. *Z. Pflanzenern. Bodenkunde* 154: 27-32.
- Braun-Blanquet J (1964): Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 3. Aufl. Springer Verlag. Wien.
- Burgeff H (1954): Samenkeimung und Kultur europäischer Erdorchideen. Fischer Verlag. Stuttgart.
- Chapin FS, Schulze E & Mooney HA (1990): The Ecology and Economics of Storage in Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 21: 423-447.
- Chittka L & Döring TF (2007): Are Autumn Foliage Colors Red Signals to Aphids? *Plos Biology*. 5(8): 1640-1644.

- Chittka L, Dyer AG, Bock F & Dornhaus A (2003): Psychophysics: Bees trade off foraging speed for accuracy. *Nature* 424: 388.
- Darwin C (1859): *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. John Murray. London.
- Darwin C (1877): *On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilized by insects*. John Murray. London.
- Deevey ES (1947): Life tables for natural populations of animals. *Quarterly Review of Biology*. 22: 283-314.
- Dijk E (1988): Mycorrhizen der Orchideen. In: *Die Orchidee*. 39: 38-41. Hildesheim.
- Dierschke H (1995): Phänologische und symphänologische Artengruppen von Blütenpflanzen in Mitteleuropa. *Tuexenia* 15: 523-560
- Dijk E & Eck ND (1995): Effects on mycorrhizal fungi on in vitro nitrogen response of some Dutch indigenous orchid species. *Botany (Canadian Journal of Botany)*. 73: 1203-1211.
- Dijk E, Willems JH & Andel JV (1997): Nutrient response as a key factor to the ecology of orchid species. *Acta Botanica Neerlandica* 46(4): 339-363.
- Dobzhansky T (1937): *Genetics and the Origin of Species*. Columbia University Press. New York.
- Dyer AG, Whitney HM, Arnold SEJ, Glover BJ & Chittka L (2006): Behavioural ecology: Bees associate warmth with floral colour. *Nature* 442: 525.
- Ederer T (2005): Grundlagen der Samenkeimung bei Orchideen. In: *Orchideenkurier*. Ausgabe 3/05. Vereinsblatt der Österreichischen Orchideengesellschaft. Wien.
- Fischer MA, Adler W & Oswald K (2005): *Exkursionsflora für Österreich, Liechtenstein und Südtirol*. Biologiezentrum der OÖ Landesmuseen. Linz.
- Frankham R, Ballou JD & Briscoe DA (2002): *Introduction to conservation genetics*. Cambridge University Press. Cambridge. UK.
- Frey FM (2004): Opposing natural selection from herbivores and pathogens may maintain floral-color variation in *Claytonia virginica* (Portulacaceae). *Evolution* 58: 2426-2437.
- Gigord LDB, Macnair MR & Smithson A (2001): Negative frequency-dependent selection maintains a dramatic flower color polymorphism in the rewardless orchid *Dactylorhiza sambucina* (L.) Soò. *PNAS*. 98: 6253-6255.

- Goh CJ, Strauss MS & Arditti J (1982): Flower induction and physiology in Orchids. In: Arditti J (1982): Orchid Biology. Reviews and perspectives II. Cornell University Press. New York.
- Gómez JM (2000): Phenotypic selection and response to selection in *Lobularia maritime*: importance of direct and correlational components of natural selection. J. Evol. Biol. 13: 689-699.
- Gould KS (2004): Nature's Swiss Army Knife: The Diverse Protective Roles of Anthocyanins in Leaves. Journal of Biomedicine and Biotechnology. 5: 314-320.
- Grime JP (1977): Evidence for existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. Am. Natur. 111(982): 1169-94.
- Gumbert A (2000): Color choices by bumble bees (*Bombus terrestris*): innate preferences and generalization after learning. Behav. Ecol. Sociobiol. 48: 36-43.
- Hada H, Hidema J, Maekawa M & Kumagai T (2003): Higher amounts of anthocyanins and UV-absorbing compounds effectively lowered CPD photorepair in purple rice (*Oryza sativa* L.). Plant Cell Environ. 26(10): 1691-1701.
- Hadley G & Pegg GF (1989): Host-fungus relationships in orchid mycorrhizal systems. In: Pritchard HW (1989): Modern Methods in Orchid Conservation. Cambridge University Press.
- Harbeck M (1968): Versuche zur Samenvermehrung einiger *Dactylorhiza*-Arten. Probleme der Orchideengattung *Dactylorhiza*. Die Orchidee (Sonderheft).
- Harper JL (1977): Population biology of plants. Academic Press. London.
- Heß D (1991): Pflanzenphysiologie. 9. Auflage: 248-253. Ulmer Verlag.
- Hijner JA & Arditti J (1973): Orchid mycorrhiza. Vitamin requirements and production by the symbionts. Amer. J. Bot. 60: 829-835.
- Hoffmann F & Hoffmann-Tsay S-S (1994): Ein Spiel mit Blütenfarben. In: Biologie in unserer Zeit. 24(3): 139-143.
- Holzner W (1994): Unkräuter - Begleiter und Freunde des Menschen. Grüne Reihe d. BM. f. Umwelt, Jugend und Familie. Band 4. Verlag Ulrich Moser. Wien.
- Internicola AI, Juillet N, Smithson A & Gigord LDB (2006): Experimental investigation of the effect of spatial aggregation on reproductive success in a rewardless orchid. Oecologia. 7: 435-441.

- Jersáková J, Kindlmann P & Renner SS (2006): Is the Color Dimorphism in *Dactylorhiza sambucina* Maintained by Differential Seed Viability Instead of Frequency-Dependent Selection? *Folia Geobotanica* 41: 61-76.
- Johnson SD, Peter CI & Ågren J (2004): The effects of nectar addition on pollen removal and geitonogamy in the non-rewarding orchid *Anacamptis morio*. *Proc. R. Soc. Lond. Bd.* 271: 803-809.
- Juillet N, Dunand-Martin S & Gigord LDB (2006): Evidence for Inbreeding Depression in the Food-Deceptive Colour-Dimorphic Orchid *Dactylorhiza sambucina* (L.) *Soð. Plant Biol.* 9: 147-151.
- Karrer G & Kästner A (1995): Übersicht der Wuchsformtypen als Grundlage für deren Erfassung in der Flora von Österreich. F.A.N., Fl. Austr. Novit. Band 3. Institut für Botanik der Universität Wien.
- Kasper P (2003): Entwicklung eines mediendidaktischen Konzepts zur Erstellung eines internetgestützten Lernprogramms über Struktur und Funktion der Orchideenmykorrhiza - Fachwissenschaftliche Analyse, didaktische Aufbereitung und mediale Umsetzung. Universität Passau. [http://www.phil.uni-passau.de/didaktik_natw/didbio/mykorrhiza (02.11.2007)]
- Klotz S, Kühn I & Durka W [Hrsg.] (2002): BIOLFLOR - Eine Datenbank zu biologisch-ökologischen Merkmalen der Gefäßpflanzen in Deutschland. Schriftenreihe für Vegetationskunde 38. Bundesamt für Naturschutz. Bonn. [<http://www.ufz.de/biolflor/index.jsp> (06.11.2007)]
- Krebs CJ (1989): *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance.* Harper and Row. New York.
- Krenmayr HG (1999): *Rocky Austria. Eine bunte Erdgeschichte von Österreich.* Geologische Bundesanstalt. Wien.
- Kropf M (2008): Das Holunder-Knabenkraut (*Dactylorhiza sambucina* [L.] Soó) in Rheinland-Pfalz – Landesweite Bestandsaufnahme einer stark gefährdeten Orchideenart. *J. Eur. Orch.* 40(3): 423-440.
- Kropf M & Kriechbaum M (2009): Variation des Blühverhaltens und der Blütenfarbenhäufigkeiten als Voraussetzung für negativ dichte-abhängige Selektion durch Bestäuber bei der dimorphen *Dactylorhiza sambucina*. *Sauteria.* Bd. 18.
- Kropf M & Renner SS (2005): Pollination success in monochromic yellow populations of the rewardless orchid *Dactylorhiza sambucina*. *Pl. Syst. Evol.* 254: 185-197.
- Kropf M & Renner SS (2008): Pollinator-mediated selfing in two deceptive orchids and a review of pollinium tracking studies addressing geitonogamy. *Oecologia.* 155: 497-508.

- Kutschera L, Lichtenegger E & Sobotnik M (1982): Wurzelatlas mitteleuropäischer Grünlandpflanzen. Band 1. Monocotyledonae. Stuttgart.
- Land NÖ (2003): Die Naturdenkmäler in Niederösterreich. Stand: 29.01.2003. St. Pölten.
- Lauber K & Wagner G (2001): Flora Helvetica. 3. Auflage. Haupt Verlag. Bern.
- Luer CA (2000): Icones Pleurothallidarum XX. Systematics of *Jostia*, *Andinia*, *Barbrodria* & *Pleurothallis* subgen. *Antilla*, subgen. *Effusia* and subgen. *Restrepiodia*. Monographs in Systematic Botany. Vol. 79. Missouri Botanical Garden. St. Louis.
- Lyons EE, Waser NM, Price MV, Antonovics J & Motten AF (1989): Sources of variation in plant reproductive success and implications for concepts of sexual selection. *Am. Nat.* 134: 401-433.
- Marchisio VF, Berta G, Fontana A & Mannina FM (1985): Endophytes of wild orchids native to Italy: their morphology, caryology, ultrastructure, and cytochemical characterization. *New Phytol.* 100: 623-641.
- Mendel G (1865): Versuche über Pflanzenhybriden. Verhandlungen des Naturforschenden Vereines in Brünn. 4: 3-47.
- Menzel R & Greggers U (1992): Temporal dynamics and foraging behaviour in honeybees. In: Hölldobler B & Lindauer M (Hg.) *Experimental behavioral ecology and sociobiology*. Fortschritte der Zoologie 31: 55-74. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart. Deutschland.
- Nilsson LA (1980): The pollination ecology of *Dactylorhiza sambucina* (Orchidaceae). *Bot. Not.* 133: 367-385.
- Norderhaug A (1995): Mating systems of three meadow plant species. *Nordic Journal of Botany* 15: 243-250.
- Oberdorfer E (1993): *Süddeutsche Pflanzengesellschaften*. Teil 2: Trockenrasen, Heide- und Borstgrasgesellschaften, Schlag- und Hochstaudenfluren. 3. Auflage. Stuttgart.
- Paulus HF (2006): Zur Bestäubungsbiologie von Orchideen. In: Radiokolleg vom 28.11.2006: Orchideen. Gestaltung: Reitter J. Radio Ö1.
- Pellegrino G, Bellusci F & Musacchio A (2005b): Evidence of post-pollination barriers among three color morphs of deceptive orchid *Dactylorhiza sambucina* (L.) Soó. *Sex Plant Reprod.* 18: 179-185. Springer Verlag.
- Pellegrino G, Caimi D, Noce ME & Musacchio A (2005a): Effects of local density and flower colour polymorphism on pollination and reproduction in the rewardless orchid *Dactylorhiza sambucina* (L.) Soó. *Plant Syst. Evol.* 251: 119-129. Springer Verlag.

- Percival MS (1965): Floral biology. Pergamon Press. Oxford. UK.
- Petterson G & Nilsson LA (1983): Pollinationsekologin hos Adam och Eva pa Stora Karlsö. Svensk Bot. Tidskr. 77: 123-132.
- Ramírez SR, Gravendeel B, Singer RB, Marshall CR & Pierce NE (2007): Dating the origin of the Orchidaceae from a fossil orchid with its pollinator. Nature 448: 1042-1045.
- Rich PR, Mischis LA, Purton S & Wiskich JT (2001): The sites of interaction of triphenyltetrazolium chloride with mitochondrial respiratory chains. FEMS Microbiol Lett. 202:181-187. PubMed. London.
- Richter M (1981): Einführung in die Farbmeterik. 2. Aufl. Berlin.
- Rothmaler W (2000): Exkursionsflora von Deutschland. 10. Auflage. Spektrum Akademischer Verlag GmbH. Heidelberg - Berlin.
- Rünger W (1976): Licht und Temperatur im Pflanzenbau. 3. Auflage. Paul Parey Verlag.
- Schachtschabel P, Blume HP, Brümmer G, Hartge KH & Schwertmann U (1998): Lehrbuch der Bodenkunde. 14. Auflage. Ferdinand Enke Verlag. Stuttgart.
- Schnabel W (2002): Geologische Karte von Niederösterreich (1:200000) mit Kurzerläuterungen. Geologische Bundesanstalt. Wien.
- Smithson A & Macnair MR (1997): Negative frequency-dependent selection by pollinators on artificial flowers without rewards. Evolution 51: 715-723.
- Spaethe D, Tautz J & Chittka L (2001): Visual constraints in foraging bumblebees: Flower size and color affect search time and flight behavior. PNAS. 98: 3898-3903.
- Spencer H (1864): Principles of Biology. Williams and Norgate. London.
- Svojtka M (2005): Kleines ganz groß. Orchideenpollen unter dem Mikroskop. In: Orchideenkurier. Ausgabe 3/05. Vereinsblatt der Österreichischen Orchideengesellschaft. Wien.
- Tamm CO (1972): Survival and flowering of some perennial herbs. II. The behaviour of some orchids on permanent plots. Oikos 23: 23-28.
- Teräs I (1985): Food plants and flower visits of bumblebees (*Bombus*: Hymenoptera, Apidae) in southern Finland. Acta Zool. Fenn. 179: 1-120.
- Uranov AA (1975): Age spectrum of the phytocoenopulation as a function of time and energetic wave processes. Biol. Nauk. 2: 7-34.

- Van der Heijden MGA, Klironomos JN, Ursic M, Moutoglis P, Streitwolf-Engel R, Boller T, Wiemken A & Sanders IR (1998): Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*. 396: 69-72.
- Van Waes JM & Debergh PC (1986): Adaption of the tetrazolium method for testing the seed viability, and scanning electron microscopy study of some Western European orchids. *Physiol. Plant.* 66: 435-442.
- Vogel S (1949): Farbwechsel und Zeichnungsmuster bei Blüten. In: Geitler L [Hrsg.] (1950): *Österreichische Botanische Zeitschrift*. Band XCVII. Springer Verlag. Wien.
- Vogel S (1993): Betrug bei Pflanzen: Die Täuschblumen. *Abhandlungen der Akademie der Wissenschaften und der Literatur. Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse* 1993. 1: 1-48.
- Weir JT & Schluter D (2007): The latitudinal gradient in recent speciation and extinction rates of birds and mammals. *Science*. 315(5818): 1574-1576.

10 ABBILDUNGSVERZEICHNIS

Abb. 1 Braun A: Gelbe (03.05.2006) und lachsrosa Morphe (11.05.2006) am Nordhang des Höhenrückens bei Groisbach/Wienerwald.

Abb. 2 Österreichkarte (ÖK 50): BEV (2006)
Grafische Bearbeitung: Braun A.

Abb. 3 Bodenprofile: BFW (2006): eBOD - Die digitale Bodenkarte. Wien.
Zeichnung von *D. sambucina*: http://www.skovognatur.dk/NR/rdonlyres/BD5DE804-487B-4EEF-9295-B441A7737B13/10814/hyldegoegeurt_small2.gif

Abb. 4 Braun A: Wurzelknollen am Nordhang des Höhenrückens bei Groisbach (18.09.2007).
Die zur Dokumentation entnommenen Knollen wurden wieder dem Substrat zugeführt.

Abb. 5 Braun A: Gelbe und rote Morphe am Hocheck bei Grub im Wienerwald (19.04.2006).

Abb. 6 (li., Mi.) Braun A: Gelbe (01.05.2006) und lachsrosa Morphe (01.05.2007) am Nordhang des Höhenrückens bei Groisbach.
(re.) http://www.naturamediterraneo.com/Public/data1/LORENZO/200581584847_samb%203.jpg

Abb. 7 Braun A: Gelbe Morphe (03.05.2006) am Nordhang des Höhenrückens bei Groisbach.
Fotomontage: Braun A.

Abb. 8 Braun A: Samen von *D. sambucina* (10.11.2006) vom Nordhang des Höhenrückens bei Groisbach.

Abb. 9 Satellitenkarte: <http://maps.google.at>
Arealkarte: Meusel H, Jäger E, Weinert E (1965): Vergleichende Chronologie der zentraleuropäischen Flora. Jena.
Grafische Bearbeitung: Braun A.

Abb. 10 (v. li. o. n. re. u.)
Schweden: <http://www.rolfsbild.se/Blommor/Adamocheva/000523-03%20adam%20och%20eva.jpg>
Italien: http://www.naturamediterraneo.com/Public/data1/LORENZO/200581584047_sambucina%201.jpg
Italien: <http://www.funghiitaliani.it/uploads/post-5-1140544627.jpg>
Frankreich: <http://www.orchis.de/orchis/pics/pi00017xf.jpg>
Schweden: http://www.natureeyes.dk/_dias/JD05613.jpg
Dänemark: <http://www.dk-orkideer.dk/arter/Dactylorhiza%20sambucina/billeder/Dactylorhiza%20sambucina%20habitat.jpg>
Österreich: <http://www.pilzepilze.de/extern/michel/05080093.JPG>
Schweden: <http://www5.h.lst.se/lansfakta/varldsarv/bilder/adam-eva.jpg>

Abb. 11 Braun A: Felsbraunerde (03.08.2006).

Abb. 12 Braun A: Bodenproben (02.08.2006).

Abb. 13 Braun A: Blütenbestäubung (03.05.2006).

Abb. 14 Braun A: Pollendeposition (19.04.2007).

Abb. 15 Braun A: Samenentnahme (17.08.2006).

Abb. 16 Braun A: Vitalitätsanalyse (06.11.2006).

Abb. 17 Braun A: Lichtmikroskopische Aufnahme (17.11.2006).

Abb. 18 Luftbild: BEV (2003)

Grafische Bearbeitung: Braun A.

Abb. 19 Luftbild: BEV (2003)

Verzeichnung der Individuen und grafische Bearbeitung: Braun A.

Abb. 20 Luftbild: BEV (2003)

Verzeichnung der Individuen und grafische Bearbeitung: Braun A.

Abb. 21 Braun A: Erstellung des Luftbildes aus 145 Einzelfotos (01.05.2007), Verzeichnung der Individuen und grafische Bearbeitung. Visualisierung: Adobe Photoshop CS3 Extended.

Abb. 22 Braun A: Erstellung des Luftbildes aus 145 Einzelfotos (01.05.2007), Verzeichnung der Individuen und grafische Bearbeitung. Visualisierung: Adobe Photoshop CS3 Extended.

Abb. 23 Braun A: Samenmassen. Visualisierung: Microsoft Excel 2000.

Abb. 24 Braun A: Samenvitalität. Visualisierung: Microsoft Excel 2000.

Abb. 25 Braun A: Samenvitalität/Samenmasse. Visualisierung: GNUPLOT Version 4.0.

Abb. 26 Braun A: Chemischer Farbumschlag (19.04.2007).

Abb. 27 Braun A: Lichtmikroskopische Aufnahme (04.05.2007).

Abb. 28 Braun A: Begleitarten am Nordhang des Höhenrückens bei Groisbach (05.04.2007).

ANHANG

Artenliste NHG

Die Artenliste enthält eine Auflistung der Blütenpflanzen der Teilpopulationsfläche des NHG. Der botanisch-lateinische Artname erfolgt nach der Nomenklatur bei Fischer et al. (2005). Die Abundanz wird auf die gesamte Teilpopulationsfläche oder auf einen m² bezogen. Der Grad der Gefährdung der Blütenpflanze in der Region wird ebenfalls nach Fischer et al. (2005) übernommen.

#	botanisch-lateinischer Artname	deutscher Artname	Abundanz	Gefährdung
1	<i>Achillea millefolium</i> "subsp. <i>millefolium</i> "	Echte Schafgabe		
2	<i>Agrostis capillaris</i>	Rotes Straußgras	300/m ²	
3	<i>Alchemilla</i> cf. <i>flabellata</i>	Frauenmantel	100/m ²	
4	<i>Anacamptis morio</i>	Kleine Hundswurze		stark gef.
5	<i>Antennaria dioica</i>	Gewöhnliches Katzenpfötchen		gef.
6	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	Wiesen-Ruchgras		
7	<i>Avenula pratensis</i>	Kahler Wiesenhafer		stark gef.
8	<i>Avenula pubescens</i>	Flaumhafer		
9	<i>Bellis perennis</i>	Gänseblümchen	1	
10	<i>Betula pendula</i>	Hänge-Birke		
11	<i>Botrychium lunaria</i>	Mond-Raute		gef.
12	<i>Briza media</i>	Mittleres Zittergras	30/m ²	
13	<i>Campanula patula</i> subsp. <i>patula</i>	Wiesen-Glockenblume	0,8/m ²	
14	<i>Carex flava</i> agg.	Gelb-Segge		
15	<i>Carex hirta</i>	Rauhaar-Segge		
16	<i>Carex pallescens</i>	Bleich-Segge		
17	<i>Carlina acaulis</i>	Silberdistel	1,5/m ²	gef.
18	<i>Centaurea jacea</i> subsp. <i>jacea</i>	Wiesen-Flockenblume	0,5/m ²	
19	<i>Coeloglossum viride</i>	Hohlzunge		gef.
20	<i>Colchicum autumnale</i>	Herbstzeitlose		
21	<i>Crepis capillaris</i>	Grün-Pippau	1/m ²	
22	<i>Cruciata laevipes</i>	Wiesen-Kreuzlabkraut		gef.
23	<i>Cynosurus cristatus</i>	Wiesen-Kammgras		gef.
24	<i>Dactylorhiza maculata</i> (s. lat.)	Flecken-Knabenkraut		gef.
25	<i>Dactylorhiza sambucina</i>	Holunder-Knabenkraut		gef.
26	<i>Danthonia decumbens</i>	Dreizahn		
27	<i>Epilobium collinum</i>	Hügel-Weidenröschen		gef.
28	<i>Festuca rubra</i> subsp. <i>rubra</i>	Ausläufer-Rot-Schwingel		
29	<i>Filipendula vulgaris</i>	Kleines Mädesüß		
30	<i>Fraxinus excelsior</i>	Edel-Esche		
31	<i>Galium mollugo</i> (s. str.)	Kleines Wiesen-Labkraut		gef.
32	<i>Galium verum</i> (s. str.)	Echtes Labkraut		
33	<i>Gentiana verna</i>	Frühlings-Enzian	100	gef.
34	<i>Geranium pyrenaicum</i>	Pyrenäen-Storchschnabel	0,1/m ²	
35	<i>Helianthemum nummularium</i> (s. lat.)	Gewöhnliches Sonnenröschen	5	
36	<i>Hieracium pilosella</i>	Kleines Mausohrhabichtskraut		
37	<i>Holcus lanatus</i>	Samt-Honiggras		
38	<i>Hypericum perforatum</i>	Echtes Johanniskraut		

39	<i>Knautia arvensis</i> (s. str.)	Wiesen-Witwenblume	0,1/m ²	
40	<i>Leucanthemum vulgare</i>	Kleine Wiesen-Margerite	1/m ²	
41	<i>Ligustrum vulgare</i>	Gewöhnlicher Liguster		
42	<i>Linum catharticum</i>	Purgier-Lein	10/m ²	
43	<i>Listera ovata</i>	Großes Zweiblatt		gef.
44	<i>Lotus corniculatus</i> (s. str.)	Wiesen-Hornklee		
45	<i>Luzula campestris</i>	Wiesen-Hainsimse		
46	<i>Luzula multiflora</i> subsp. <i>multiflora</i>	Vielblüten-Hainsimse		
47	<i>Malva moschata</i>	Moschus-Malve		gef.
48	<i>Muscari neglectum</i>	Weinberg-Traubenhyazinthe		gef.
49	<i>Nardus stricta</i>	Bürling		gef.
50	<i>Ononis repens</i>	Kriechender Hauhechel		gef.
51	<i>Pimpinella saxifraga</i> (s. str.)	Kleine Bibernelle		
52	<i>Plantago lanceolata</i>	Spitz-Wegerich	50/m ²	
53	<i>Plantago media</i>	Mittlerer Wegerich	150/m ²	
54	<i>Poa trivialis</i>	Graben-Rispe		
55	<i>Polygala vulgaris</i> subsp. <i>oxyptera</i>	Spitzflügel-Wiesenkreuzblume	6/m ²	gef.
56	<i>Polygala vulgaris</i> subsp. <i>vulgaris</i>	Gewöhnliche Wiesenkreuzblume	6/m ²	
57	<i>Potentilla</i> cf. <i>heptaphylla</i>	Siebenblatt-Fingerkraut	2	
58	<i>Primula veris</i>	Arznei-Primel	2869	gef.
59	<i>Primula vulgaris</i>	Erd-Primel	736	gef.
60	<i>Prunella vulgaris</i>	Kleine Brunelle		
61	<i>Pyrus pyraster</i>	Wild-Birne		
62	<i>Ranunculus acris</i> subsp. <i>acris</i>	Scharfer Hahnenfuß	4/m ²	
63	<i>Rhinanthus minor</i>	Kleiner Klappertopf	150/m ²	
64	<i>Rhinanthus serotinus</i>	Großer Klappertopf	50/m ²	
65	<i>Rubus fruticosus</i> agg.	Brombeere		
66	<i>Rumex acetosa</i>	Wiesen-Sauerampfer	50/m ²	
67	<i>Stellaria graminea</i>	Gras-Sternmiere	5/m ²	
68	<i>Tragopogon orientalis</i>	Großer Wiesen-Bocksbart		
69	<i>Trifolium campestre</i>	Feld-Klee	0,1/m ²	
70	<i>Trifolium medium</i>	Mittlerer Klee		
71	<i>Trifolium montanum</i>	Berg-Klee	5/m ²	
72	<i>Urtica dioica</i>	Große Brennnessel		
73	<i>Valerianella carinata</i>	Kiel-Feldsalat		
74	<i>Veronica chamaedrys</i> (s. str.)	Gewöhnlicher Gamander-Ehrenpreis		
75	<i>Vicia angustifolia</i>	Schmalblatt-Wicke		
76	<i>Viola odorata</i>	März-Veilchen	2	

Artenliste SHG

Die Artenliste enthält eine Auflistung der Blütenpflanzen der Teilpopulationsfläche des SHG.

#	botanisch-lateinischer Artname	deutscher Artname	Abundanz	Gefährdung
1	<i>Allium vineale</i>	Weinberg-Lauch		
2	<i>Amelanchier ovalis</i>	Echte Felsenbirne		
3	<i>Anacamptis morio</i>	Kleine Hundswurz		stark gef.
4	<i>Antennaria dioica</i>	Gewöhnliches Katzenpfötchen		gef.
5	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	Wiesen-Ruchgras		
6	<i>Anthyllis vulneraria</i>	Echter Wundklee		
7	<i>Arabis hirsuta (s. str.)</i>	Wiesen-Gänsekresse		
8	<i>Berberis vulgaris</i>	Echte Berberitze		
9	<i>Brachypodium pinnatum subsp. pinnatum</i>	Fieder-Zwenke		
10	<i>Briza media</i>	Mittleres Zittergras		
11	<i>Bromus erectus</i>	Aufrechte Trespel		
12	<i>Calluna vulgaris</i>	Besenheide		
13	<i>Campanula patula subsp. patula</i>	Wiesen-Glockenblume		
14	<i>Carpinus betulus</i>	Hainbuche		
15	<i>Carum carvi</i>	Echter Kümmel		
16	<i>Centaurea jacea subsp. jacea</i>	Wiesen-Flockenblume		
17	<i>Chamaecytisus hirsutus</i>	Rauhaar-Zwerggeißklee		
18	<i>Colchicum autumnale</i>	Herbstzeitlose		
19	<i>Crataegus monogyna</i>	Einkern-Weißdorn		
20	<i>Crepis capillaris</i>	Grün-Pippau		
21	<i>Cynosurus cristatus</i>	Wiesen-Kammgras		
22	<i>Dactylorhiza sambucina</i>	Holunder-Knabenkraut		gef.
23	<i>Dianthus armeria</i>	Büschel-Nelke		gef.
24	<i>Dianthus pannonicus</i>	Pannonische Kartäuser-Nelke		
25	<i>Dorycnium herbaceum</i>	Vielblüten-Backenklee		gef.
26	<i>Draba boerhavia</i>	Rundfrucht-Hungerblümchen		
27	<i>Euphorbia esula agg.</i>	Esel-Wolfsmilch		
28	<i>Fragaria vesca</i>	Wald-Erdbeere		
29	<i>Genista pilosa</i>	Heide-Ginster		
30	<i>Helianthemum nummularium (s. lat.)</i>	Gewöhnliches Sonnenröschen		
31	<i>Hieracium pilosella</i>	Kleines Mausohrhabichtskraut		
32	<i>Hypericum perforatum</i>	Echtes Johanniskraut		
33	<i>Juniperus communis</i>	Echter Wacholder		
34	<i>Leucanthemum ircutianum</i>	Große Wiesen-Margerite		
35	<i>Leucanthemum vulgare</i>	Kleine Wiesen-Margerite		
36	<i>Luzula campestris</i>	Wiesen-Hainsimse	300/m ²	
37	<i>Luzula multiflora subsp. multiflora</i>	Vielblüten-Hainsimse		
38	<i>Muscari neglectum</i>	Weinbergs-Traubenhyazinthe	100	gef.
39	<i>Myosotis stricta</i>	Sand-Vergissmeinnicht	2	
40	<i>Nardus stricta</i>	Bürstling		gef.
41	<i>Onobrychis montana</i>	Berg-Esparsette		
42	<i>Onobrychis vicitifolia</i>	Gewöhnliche Esparsette		
43	<i>Orobancha gracilis</i>	Blutrote Sommerwurz		
44	<i>Pinus sylvestris</i>	Rot-Föhre		

45	<i>Polygala chamaebuxus</i>	Buchs-Kreuzblume		
46	<i>Potentilla cf. crantzii</i>	Crantz-Fingerkraut		
47	<i>Potentilla cf. heptaphylla</i>	Siebenblatt-Fingerkraut	5/m ²	
48	<i>Primula veris</i>	Arznei-Primel	183	gef.
49	<i>Primula vulgaris</i>	Erd-Primel	20	gef.
50	<i>Prunella laciniata</i>	Weiß-Brunelle		stark gef.
51	<i>Pyrus pyraster</i>	Wild-Birne	5	
52	<i>Quercus cerris</i>	Zerr-Eiche		
53	<i>Rosa canina (s. str.)</i>	Hunds-Rose		
54	<i>Rumex acetosa</i>	Wiesen-Sauerampfer		
55	<i>Salvia pratensis</i>	Wiesen-Salbei		
56	<i>Sedum sexangulare</i>	Mild-Mauerpfeffer		
57	<i>Sorbus aria</i>	Echt-Mehlbeere		
58	<i>Spiranthes spiralis</i>	Herbst-Wendelähre		stark gef.
59	<i>Taraxacum sect. Erythrosperma</i>	Sektion Schwielenlöwenzahn	15	
60	<i>Teucrium chamaedrys</i>	Edel-Gamander		
61	<i>Thymus pulegioides subsp. chamaedrys</i>	Gewöhnlicher Arznei-Quendel		
62	<i>Tragopogon orientalis</i>	Großer Wiesen-Bocksbart		
63	<i>Trifolium montanum</i>	Berg-Klee		
64	<i>Viola hirta</i>	Hecken-Veilchen	10	
65	<i>Viola odorata x suavis</i>	März-Veilchen	44	

Samenvitalität

Die Liste liefert Angaben zur Bezeichnung der Spender- und Empfängerpflanzen bei der künstlichen Bestäubung, zur Entfernung [m] zwischen Pollenentnahme und Pollendeposition, zur Position der Kapsel auf dem Blütenstand (von der Basis gezählt) und zur Vitalität als Prozentsatz rot und gelb-rot gefärbter Embryos. Leere Samenschalen (ohne Embryos) und unbehandelte Samen (dh. chemischer Lösung bei Vitalitätsanalyse unzureichend ausgesetzt) wurden zur Ermittlung der Vitalität unberücksichtigt gelassen.

Bezeichnung	Bestäubung	Entfernung [m]	Kapselposition	Vitalität [%]	Samenzahl	rot	gelb-rot	gelb	farblos	leer	unbehandelt	verkümmert
G117-A	G119	37	1	24,5	270	18	46	118	79	0	9	0
G117-C	G119	37	3	18,9	357	27	29	142	68	1	59	31
G123-C	G119	35	3	13,2	360	10	37	271	38	0	4	0
G123-E	G119	35	5	14,6	273	7	29	147	25	0	26	39
G25-A	G109	39	1	5,9	276	5	11	206	48	0	6	0
G25-C	G108	39	3	10,6	204	9	11	154	15	15	0	0
G73-A	G120	40	1	19,0	354	33	33	241	40	3	4	0
G73-C	G120	40	3	25,3	293	38	34	146	67	0	8	0
G73-E	G117	4	5	7,6	332	2	20	99	38	0	42	131
G78-A	G18	29	1	24,1	148	4	31	96	14	2	1	0
G91-A	G7	23	1	15,8	210	9	24	171	5	1	0	0
G91-C	G27	21	7	9,1	217	7	12	127	62	2	7	0
G91-E	G25	21	5	11,5	392	5	39	269	70	0	8	1
G93-A	G119	43	1	13,6	248	9	24	158	52	0	5	0
G93-B	G120	43	2	7,4	290	2	19	227	36	2	4	0
G93-C	G119	43	4	22,0	260	16	40	149	49	0	6	0
G93-D	G120	43	5	20,6	296	13	45	175	37	0	14	12
G93-E	G119	43	7	18,6	382	34	34	158	140	0	16	0
G93-F	G120	43	8	14,9	156	2	21	101	30	0	2	0
G117-B	R121	25	2	21,4	264	7	43	136	44	0	30	4
G117-D	R121	25	4	15,2	355	18	36	246	55	0	0	0
G117-F	R121	25	6	14,1	312	19	23	108	122	0	14	26
G124-A	R121	8	2	18,6	350	14	49	173	95	0	12	7
G124-B	R122	43	4	13,0	353	16	28	154	136	1	14	4
G124-C	R121	8	6	23,7	264	11	51	112	59	0	2	29
G124-D	R122	43	7	21,6	199	5	38	143	13	0	0	0
G124-E	R122	43	9	26,2	297	28	47	147	46	0	11	18
G124-F	R121	8	10	25,8	336	19	67	228	19	1	2	0
G25-B	R36	36	2	4,6	283	2	10	166	33	4	18	50
G25-F	R51	39	6	7,5	384	8	20	281	66	2	7	0
G73-B	R122	40	2	29,2	455	50	78	256	54	11	6	0
G73-D	R122	40	4	11,8	288	9	25	188	56	1	0	9
G73-F	R122	40	9	10,4	355	13	23	240	65	2	8	4
G78-B	R29	31	2	19,5	318	20	37	149	86	0	26	0
G78-D	R29	31	4	11,5	319	10	26	238	38	3	4	0
G91-B	R12	27	2	10,1	408	15	25	288	70	0	10	0
GX6-10	R	1	10	8,5	71	2	4	57	8	0	0	0
GX6-13	R	1	13	2,5	246	3	3	183	27	4	1	25
GX6-18	R	1	18	3,4	235	2	6	131	95	0	0	1
GX6-7	R	1	7	16,0	25	2	2	20	1	0	0	0
R128-A	G127	50	1	21,1	359	27	40	171	66	0	42	13
R128-C	G127	50	3	9,6	450	10	33	337	67	0	3	0
R129-A	G127	51	1	18,5	431	5	72	281	2	15	0	56
R45-A	G119	37	1	9,9	267	7	18	185	43	10	4	0
R45-E	G119	37	5	16,6	337	29	27	222	53	0	0	6
R47-A	G119	37	1	26,0	293	13	62	182	32	0	4	0
R54-A	G126	38	1	21,0	359	21	53	223	56	0	6	0
R54-C	G126	38	3	6,4	390	4	21	302	61	1	1	0
R54-E	G126	38	5	20,3	305	13	49	168	70	0	0	5
R128-B	R125	50	2	27,8	470	13	116	225	110	6	0	0
R128-D	R125	50	4	9,6	338	5	27	249	51	0	6	0
R40-A	R42	1	1	18,6	359	48	17	240	45	3	6	0
R40-B	R124	13	2	16,5	278	30	16	125	107	0	0	0
R45-D	R122	36	4	8,2	293	3	21	254	15	0	0	0
R45-F	R122	36	6	6,9	235	1	15	194	21	4	0	0
R47-B	R122	46	2	14,9	179	10	16	108	41	0	4	0
R47-F	R121	20	6	29,2	322	46	44	153	65	0	14	0
R54-D	R124	18	4	16,1	369	19	40	280	27	3	0	0
RX1-10	R	3	10	2,5	285	0	7	63	13	0	0	202
RX1-11	R	3	11	1,4	75	1	0	23	25	4	0	22
RX1-4	R	3	4	0,3	328	1	0	14	5	2	0	306
RX1-6	R	3	6	3,7	281	3	7	123	43	0	11	94
RX1-7	R	3	7	0,0	168	0	0	118	12	0	0	38
RX1-9	R	3	9	0,4	247	0	1	52	40	0	0	154
G117-G	AB	0	7	8,9	349	3	28	247	63	0	0	8
G78-G	AB	0	7	7,3	383	9	19	99	41	0	0	215
G93-G	AB	0	9	8,0	325	12	14	102	197	0	0	0
GX5-15	AB	0	15	0,3	372	0	1	11	19	0	0	341
GX5-8	AB	0	8	0,0	194	0	0	2	18	0	0	174
RX4-3	AB	0	3	1,7	350	1	5	166	123	0	0	55
RX4-4	AB	0	4	9,2	347	15	17	219	58	0	0	38
RX4-7	AB	0	7	0,0	250	0	0	0	0	0	0	250
RX4-8	AB	0	8	1,2	331	0	4	25	210	0	0	92
RX4-9	AB	0	9	9,1	331	10	20	235	36	0	0	30
G17-G	SB	0	7	7,8	307	4	20	100	127	0	0	56
G124-G	SB	0	12	4,8	335	1	15	121	163	0	0	35
G25-G	SB	0	7	1,5	324	0	5	60	157	0	0	102
R54-G	SB	0	7	2,5	353	5	4	14	330	0	0	0
R45-G	SB	0	7	1,1	378	0	4	75	299	0	0	0
G73-G	SB	0	8	3,7	267	5	5	53	146	0	0	58
Bezeichnung	Bestäubung	Entfernung	Kapselposition	Vitalität [%]	Samenzahl	rot	gelb-rot	gelb	farblos	leer	unbehandelt	verkümmert
G	G	35	3,5	15,6	5318	250	539	3155	913	26	221	214
G	R	30	4,8	16,7	5540	264	626	3253	1057	25	164	151
R	G	42	2,3	16,6	3191	129	375	2071	450	26	60	80
R	R	30	3,4	16,4	2843	175	312	1828	482	16	30	0
G+R	AB	0	7,7	4,6	3232	50	108	1106	765	0	0	1203
G+R	SB	0	8,0	3,6	1964	15	53	423	1222	0	0	251

Abstract

Dactylorhiza sambucina is an European terrestrial orchid with yellow and purple flowering individuals mostly within each population. The functional explanation of this flower color polymorphism is investigated and broadly discussed in the present scientific study outlining some strategic differences of both morph types. Field studies on populations in Groisbach and Glashütten, both located in the Vienna Woods in Lower Austria, showed differences in fitness estimates between yellow and purple plants with respect to its seed masses. While purple plants show highest fitness estimates given relatively low seed masses and lowest fitness estimates given relatively high seed masses, yellow plants are characterised by the inverse pattern.

In this study, in consideration of different influencing factors such as morph type's energy budget and specific attraction to pollinators it is suggested, that both morph types are characterized by different age-dependent vitality and recruiting behaviour: disturbance-tolerant purple flowering individuals serve for fast establishment and phenological early spread of populations, while stress-tolerant yellow flowering individuals serve for long-term population stabilization.

Zusammenfassung

Dactylorhiza sambucina ist eine europäische terrestrische Orchideenart mit gelb und rot blühenden Individuen. Die funktionelle Bewandnis dieses Blütenfarbenpolymorphismus' und strategische Unterschiede zwischen den beiden Morphtypen werden in dieser Diplomarbeit ausführlich untersucht und diskutiert. Feldstudien an Populationen bei Groisbach und Glashütten in Niederösterreich indizieren geringe Unterschiede in der Fitness zwischen gelben und roten Morphen hinsichtlich ihrer Samenmassen. Während rote Morphen über höchste Samenvitalität bei relativ geringen Samenmassen und über geringste Samenvitalität bei relativ hohen Samenmassen verfügen, ist bei gelben Morphen ein diametrales Verhältnis zu erkennen.

Unter Berücksichtigung verschiedener Einflussfaktoren wie Energiehaushalt der Morphtypen und Bestäuberattraktivität wird in dieser Diplomarbeit postuliert, dass gelbe und rote Morphen durch eine differente Altersvitalität und ein spezifisches, morphentypisches Rekrutierungsverhalten gekennzeichnet sind: störungstolerante rote Morphen dienen der schnellen Etablierung und phänologisch frühen Ausbreitung der Populationen, während stresstolerante gelbe Morphen der langfristigen Sicherung etablierter Populationen dienen.