

Zeitschrift: Tätigkeitsbericht der Naturforschenden Gesellschaft Baselland
Herausgeber: Naturforschende Gesellschaft Baselland
Band: 32 (1984)

Artikel: Pflanzensoziologisch-ökologische Untersuchungen im Naturschutzgebiet Chilpen bei Diegten (Baselland)
Autor: Vogt, Walter
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-676515>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 21.08.2025

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

Pflanzensoziologisch-ökologische Untersuchungen im Naturschutzgebiet Chilpen bei Diegten (Baselland)

Von WALTER VOGT

Inhaltsverzeichnis

Vorwort	8
1 Einleitung und Problemstellung	9
1.1 Mesobrometen als anthropogene Ersatzgesellschaften	9
1.2 Mesobrometen als Naturschutzgebiete	10
1.3 Problemstellung und Zielsetzung	12
2 Das Untersuchungsgebiet	14
2.1 Geographische Lage	14
2.2 Geologie und Tektonik	14
2.3 Klima	15
3 Methode	17
3.1 Pflanzensoziologische Aufnahmen	17
3.2 Vegetationskarte	18
3.3 Frosthärte, Lichtmessung und Populationsstatistik	18
4 Historische Entwicklung der Vegetation des Untersuchungsgebietes	19
5 Naturnahe Waldgesellschaften	25
5.1 Carici-Fagetum	25
5.1.1 Standort und Vorkommen	25
5.1.2 Vorkommen im Untersuchungsgebiet	25
5.1.3 Floristische Zusammensetzung	25
5.1.4 Sukzession	32
5.2 Circaeo-Abietetum ass. nov.	32
5.2.1 Standort und Vorkommen	32
5.2.2 Vorkommen im Untersuchungsgebiet	33
5.2.3 Floristische Zusammensetzung und soziologische Systematik	33
5.2.4 Sukzession und Entstehung	35
5.2.5 Kontaktgesellschaften	36
5.2.6 Archivalischer Nachweis des Circaeo-Abietetum im Kanton Baselland	36
5.3 Querco-Carpinetum	38
5.3.1 Standort und Vorkommen	38
5.3.2 Standort und Vorkommen im Untersuchungsgebiet	39
5.3.3 Floristische Zusammensetzung	39
5.3.4 Sukzession und Entstehung	40

5.4 Coronillo-Quercetum	41
5.4.1 Standort und Vorkommen	41
5.4.2 Floristische Zusammensetzung	41
5.4.3 Systematik	42
6 Anthropogene Ersatzgesellschaften	43
6.1 Tetragonolobo-Molinietum litoralis	43
6.1.1 Einleitung	43
6.1.2 Standort und Vorkommen	43
6.1.3 Standort im Untersuchungsgebiet	44
6.1.4 Floristische Zusammensetzung	45
6.1.5 Sonderstellung der floristischen Zusammensetzung gegenüber anderen Mesobrometen	49
6.1.6 Zur Konkurrenzkraft und ökologischen Amplitude einiger Arten des Tetragonolobo-Molinietum litoralis	51
6.2 Tetragonolobo-Molinietum litoralis und seine Beziehungen zum Molinio-Pinetum silvestris	57
6.3 Sukzessionsstadien	60
6.3.1 Methode und Probleme zur Differenzierung der Sukzessionsstadien	60
6.3.2 Differentialartengruppen	62
6.4 Trockene Asperula cynanchica-Subassoziation	63
6.4.1 Sekundäres Initialstadium, Stadium 1	63
6.4.1.1 Floristische Zusammensetzung	63
6.4.1.2 Ökologie	67
6.4.2 Globularia elongata-Hieracium piloselloides-Stadium, Stadium 2	73
6.4.2.1 Floristische Zusammensetzung	73
6.4.2.2 Ökologie	76
6.4.3 Ophrys sphecodes-Scleropodium purum-Stadium, Stadium 3	77
6.4.3.1 Floristische Zusammensetzung	77
6.4.3.2 Ökologie	78
6.4.4 Molinia litoralis-Stadium, Stadium 4	82
6.4.4.1 Floristische Zusammensetzung	82
6.4.4.2 Ökologie	87
6.4.5 Pinus silvestris-Molinia litoralis-Stadium, Stadium 5	87
6.4.5.1 Floristische Zusammensetzung	87
6.4.5.2 Ökologie	90
6.4.6 Pinus-Quercus-Lonicera xylosteum-Stadium, Stadium 6	91
6.4.6.1 Floristische Zusammensetzung	91
6.4.6.2 Ökologie	93
6.5 Feuchte Tofieldia calyculata-Subassoziation	93
6.5.1 Floristische Zusammensetzung der Stadien 5 und 6	93
6.6 Der Verlauf der Sukzession und ihre Endstadien	100
7 Zur Ökologie der Ophrys-Arten	102
7.1 Begründung und Ziel der ökologischen Untersuchungen	102
7.2 Frosthärte der im Spätherbst, Winter und Frühjahr assimilierenden Ophrys-Arten	102
7.2.1 Methoden	102
7.2.1.1 Vorbemerkungen	102
7.2.1.2 Versuchsgefäße	104
7.2.1.3 Versuchspflanzen	107
7.2.1.4 Versuchsanordnung	110
7.2.1.5 Natürlicher Temperaturverlauf einer Strahlungsnacht	114
7.2.1.6 Temperaturverlauf im Experiment	115

7.2.2 Beispiel einer Frosthärtebestimmung	116
7.2.3 Vorversuche	120
7.2.4 Reaktionen der Blätter und der übrigen Organe	127
7.2.5 Hauptversuche	131
7.2.5.1 Frosthärte von <i>Ophrys sphecodes</i>	131
7.2.5.2 Frosthärte von <i>Ophrys insectifera</i>	136
7.2.5.3 Frosthärte von <i>Ophrys fuciflora</i> und <i>Ophrys apifera</i>	139
7.2.6 Beziehungen zwischen Frosthärte und Verbreitung an der nordöstlichen Arealgrenze	139
7.3 Lichtmessungen	142
7.3.1 Einleitung	142
7.3.2 Methode	145
7.3.3 Lichtgenuss von <i>Ophrys sphecodes</i> im Stadium 2	145
7.3.4 Lichtgenuss von <i>Ophrys sphecodes</i> im Stadium 3	146
7.3.5 Lichtgenuss von <i>Ophrys sphecodes</i> an der lokalen Verbreitungsgrenze	148
7.3.6 Lichtgenuss von <i>Ophrys sphecodes</i> bei unterschiedlichen Expositionen	148
7.4 Keimbedingungen von <i>Ophrys sphecodes</i>	155
7.5 Zum Lebenszyklus von <i>Ophrys sphecodes</i>	157
7.6 Populationsstatistik	165
7.6.1 Methode	165
7.6.2 Populationsdichte blühender <i>Ophrys sphecodes</i> in Abhängigkeit von der Exposition	166
7.6.3 Populationsdichte von <i>Ophrys sphecodes</i> in Abhängigkeit von der Deckung durch die Vegetation	171
7.6.4 Populationsdichte von <i>Ophrys sphecodes</i> in Abhängigkeit von der Zeit	175
8 Folgerungen für den Naturschutz	185
8.1 Pflege noch offener Flächen mit weiterzuführender Nutzung	186
8.2 Pflege noch offener Flächen ohne landwirtschaftliche Nutzung	186
8.3 Pflegemassnahmen bei zu dichtem Baum- und Strauchbestand	187
9 Zusammenfassung	188
10 Literaturverzeichnis	190
11 Verzeichnis der Tabellen	194
12 Verzeichnis der Abbildungen	196

Vorwort

Herr Professor Dr. H. Zoller hat mir das Thema der vorliegenden Arbeit übergeben. Meine langjährigen, nebenberuflich durchgeführten Untersuchungen von 1965–1971 hat er mit grossem Interesse und viel Geduld verfolgt und gefördert. Für seine wohlwollende Unterstützung, die ich jederzeit erfahren durfte, möchte ich ihm herzlich danken.

Mein Freund, Klaus Ewald, damals Assistent am Geographischen Institut in Basel, stellte mir eine meteorologische Station zur Verfügung und unterstützte mich mit wertvollen Ratschlägen.

Herr E. Bachmann, Kantonsgeometer von Basel, hat das Untersuchungsgebiet vermessen. Die Messpunkte waren in dem unübersichtlichen Gelände eine wertvolle Hilfe für die Vegetationskartierung.

Herr Dr. H. Sutter, Kantonsbibliothekar von Baselland, war mir eine grosse Hilfe bei der Beschaffung der Literatur.

Im Staatsarchiv Baselland konnte ich die Originalkarte des Farnsburger Amtes sowie die Feldaufnahmen von G. F. Meyer einsehen. Der damalige Leiter der Mikروفilmstelle, Herr A. Meyer, stellte die Detailaufnahme der Karte von G. F. Meyer her.

Im Kantonsforstamt Baselland gab mir der Kantonsoberförster, Herr M. Wälchli, die Möglichkeit, Einsicht in die Waldwirtschaftspläne von Baselland zu nehmen.

Die Pläne für die Vegetationskartierung stellte mir Herr F. Streiff, Vorsteher des Meliorationsamtes Baselland, zur Verfügung.

Die Erziehungsdirektion Baselland beurlaubte mich für ein Jahr vom Schuldienst.

Allen Genannten, die mit Rat und Tat mitgeholfen haben, sei hier herzlich gedankt.

Herzlich danke ich auch Herrn Dr. D. Burckhardt, Sekretär des Schweizerischen Bundes für Naturschutz, für seine Hilfe und für sein stetes Interesse an der Arbeit sowie für zeitweilige Entlastungen während meiner dortigen Tätigkeit.

Dank gebührt zudem der Geobotanischen Kommission der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft für die finanzielle Unterstützung.

Frau Carmen Brun-Ganzer, Ing. (grad.) für Landkartentechnik, Zug, hat die beiliegende Vegetationskarte gezeichnet.

Herr Dr. Andres Klein, Arbeitsgemeinschaft für Naturschutz und Landschaftspflege, Aarau, hat die beiliegenden Vegetationstabellen über EDV ausgedruckt.

Die Herren Prof. Dr. H. Zoller und Dr. Klaus Ewald haben 1983/84 in verdankenswerter Weise das Manuskript zur Drucklegung vorbereitet.

Walter Vogt

Lauwil, anfangs 1984

1 Einleitung und Problemstellung

1.1 Mesobrometen als anthropogene Ersatzgesellschaften

In Mitteleuropa bildet unterhalb der alpinen Waldgrenze der Wald die natürliche Vegetation. Rasengesellschaften könnten, wenn überhaupt, nur an wenigen extremen Standorten längere Zeiträume überdauern.

So sind auch die Wiesen und Weiden im Jura anthropogene Ersatzgesellschaften an Stelle verschiedener Waldtypen. Die Besiedlung durch den Menschen führte, pflanzensoziologisch betrachtet, zu einer reicheren Gliederung der Landschaft und zu einer artenreicheren Flora. Beginnend in der jüngeren Steinzeit konnten sich in den nun gerodeten, offenen Gebieten zahlreiche neue Pflanzengesellschaften ansiedeln und ausbreiten. Der floristische Gehalt dieser Wiesengesellschaften setzt sich einerseits aus einheimischen, mitteleuropäischen Elementen zusammen, die in Felsheiden oder in Gebüscheformationen die nacheiszeitliche Bewaldung überlebt hatten. Andererseits drangen auf verschiedenen Einwanderungswegen nach und nach atlantische und mediterrane Elemente sowie Arten aus der pontisch-sarmatischen Florenregion in den mitteleuropäischen Raum ein. Unter ständigem Einfluss durch den Menschen entstanden so im Laufe der Jahrhunderte verschiedene Rasengesellschaften, da durch Mahd, Ackerbau und Weide eine Wiederbewaldung verhindert wurde. Innerhalb dieser Gesellschaften nahmen im Jura die Xero- und Mesobrometen einen beträchtlichen Raum ein. An den Südhängen der allgemein von Südwesten nach Nordosten streichenden Falten waren erstens die natürlichen Bedingungen für ausgedehnte Trockenrasen gegeben. Zweitens war die Bewirtschaftung des Landes während Jahrhunderten so extensiv, dass diese sekundären Rasen durch menschlichen Einfluss weder zerstört noch in ihrem Artengefüge grundlegend verändert wurden. Geringe Schwankungen in der Artenzusammensetzung waren entsprechend der Bewirtschaftung immer gegeben, da durch Mahd nicht die gleichen Arten gehemmt beziehungsweise gefördert werden wie bei ausschliesslichem Weidebetrieb. So war es möglich, dass bis gegen Ende des letzten Jahrhunderts ausgedehnte Brometen mit einer grossen Zahl sonst seltener licht- und wärmebedürftiger Arten den Jura besiedelten.

Dann trat eine grundlegende Wende ein. Infolge der Industrialisierung setzte ein Prozess ein, zunächst langsam, in beschleunigtem Masse seit dem Zweiten Weltkrieg, der zu einer Nivellierung der Landschaft und zur Verarmung der biologischen Vielfalt führte und heute noch führt. Die Gründe, die allgemein eine Vernichtung arten- und individuenreicher Biozöosen bewirken, sind bekannt: Bevölkerungszuwachs, motorisierter Verkehr, Massenerholung, Mechanisierung der Landwirtschaft, Kunstdünger, Insektizide, Herbizide.

Für das Verschwinden vieler Mesobromion-Rasen im besonderen können noch folgende Gründe angeführt werden: Nach dem Zweiten Weltkrieg setzte in der Landwirtschaft ein Entwicklungsprozess ein, der sowohl die Struktur der Betriebe als auch die Anbaumethoden nachhaltig beeinflusste. Bis zu diesem Zeitpunkt gab es, vor allem in den Dörfern des Juras, sehr viele Familien, welche neben- oder hauptamtlich kleine Landwirtschaftsbetriebe von nur wenigen Hektaren Grösse bearbeiteten. Eigene Zugtiere besaßen sie meist nicht, abgelegene Felder konnten daher nur ganz sporadisch mit Jauche oder Mist gedüngt werden. Kunstdünger war für diese Kleinbetriebe meist zu teuer, um regelmässig angewendet werden zu können.

So beschränkte sich die Bewirtschaftung vieler dorfferner Parzellen, die oft nur auf schlechten Feldwegen erreichbar waren, auf eine ein- bis zweimalige Mahd. Diese nur summarisch genannten Gründe für das Verschwinden vieler Magerrasen gelten besonders auch für das Bürgerland (Allmend), das ja meist zu den abgelegensten Gebieten einer Gemeinde zählt.

In den Nachkriegsjahren nahm die Zahl der Landwirtschaftsbetriebe ständig ab, dafür stieg nun die mittlere Betriebsgrösse. Felderregulierungen wurden durchgeführt und in deren Folge Aussensiedlungen erstellt. Durch Kauf oder Pacht wurden Einzelparzellen zu grösseren, zusammenhängenden Komplexen vereinigt. Für die verbleibenden Bauern war damit die Grundlage geschaffen, den nun grösseren Betrieb mit mechanischen Hilfsmitteln intensiver und rationeller bewirtschaften zu können. Das Wegnetz in den Gemeinden wurde ausgebaut, mit Hilfe von Jauche-Druckfässern und mit regelmässiger Anwendung von Kunstdüngern können heute auch abgelegene oder steilere Grundstücke einigermassen gewinnbringend zu Fettwiesen umgewandelt werden.

Nicht nur die intensivere Nutzung führte jedoch zum Verlust vieler Mesobrometen. Öfters wurden auch ertragsarme oder andere, für die Bewirtschaftung ungeeignete Böden aufgeforstet oder zur Wiederbewaldung sich selbst überlassen.

1.2 Mesobrometen als Naturschutzgebiete

Eine wesentliche Aufgabe des Natur- und Landschaftsschutzes ist die Erhaltung und Förderung einer reich gegliederten Landschaft. Vielgestaltigkeit führt nicht nur zu einer artenreichen Flora, sie ist auch Voraussetzung für den Fortbestand einer optimalen Fauna; beide stehen in kausalen Beziehungen zueinander.

Den Wünschen des Naturschutzes stehen teilweise die Forderungen der Landwirtschaft gegenüber. Die Gründe sind verständlich, handelt es sich doch beim Schutz von Magerrasen wahrscheinlich «nur» um die Erhaltung ideeller Werte. Diesen gegenüber behaupten sich ganz konkret reale Werte

in Form höherer Erträge trivialer Fettwiesen oder in Form von Ackerbauprodukten. Betrachtet man Mesobrometen als letzte Zeugen einer alten Wirtschaftsform, dann müsste eigentlich die Wünschbarkeit oder Notwendigkeit ihrer Erhaltung klarer definiert sein. Denn grundsätzlich besteht doch wohl kein Unterschied zwischen der Schutzwürdigkeit überlieferter Kulturgüter und derjenigen einer «alten», ebenfalls ererbten Pflanzengemeinschaft.

Die Urteile über den Wert dieser beiden «Erbgüter» stehen sich zwar auch heute noch meist diametral gegenüber, bedingt durch die Furcht vor der Einschränkung persönlicher Freiheitsrechte und vor der Möglichkeit finanzieller Verluste. Ein Haupthindernis zur Realisierung grosszügiger Lösungen ist jedoch der zu kleine Lebensraum der Schweiz.

Die Mesobrometen enthalten, wie bereits erwähnt, eine grössere Zahl licht- und wärmeliebender Arten. Eine Auswahl dieser meist stenöken Spezies sei hier angeführt. Hierbei handelt es sich um Pflanzen, die weder im Wald noch in gedüngten Fettwiesen zu gedeihen vermögen, in beiden Biotopen werden sie durch konkurrenzstärkere Arten verdrängt. (Nicht erwähnt sind all jene Arten mit ebenfalls enger ökologischer Amplitude, die wohl regelmässig in den Mesobrometen auftauchen, im Jura jedoch auch auf Felsgräten und in lichten, buschigen Wäldern südlicher Exposition zu finden sind.) Als wichtigste sind zu nennen: *Ophrys sphecodes*, *O. fuciflora*, *O. apifera*, *Orchis Morio*, *O. ustulata*, *O. militaris*, *Aceras anthropophorum*, *Himantoglossum hircinum*, *Anacamptis pyramidalis*, *Gymnadenia odoratissima*, *Spiranthes spiralis*, *Dianthus Carthusianorum*, *Genista tinctoria*, *Cytisus sagittalis*, *Trifolium ochroleucon*, *Linum tenuifolium*, *Polygala vulgaris*, *Veronica Teucrium*, *Inula salicina*, *Buphthalmum salicifolium*, *Cirsium tuberosum*, *Crepis praemorsa*.

Das Mesobromion ist im Schweizer Jura in der collinen und unteren montanen Stufe verbreitet, es reicht bis in eine Höhe von etwa 1100 m hinauf (s. ZOLLER, 1954b). Alle die erwähnten Arten sind in diesem Verbreitungsgebiet eng an die verschiedenen Mesobrometen gebunden. Eine Umwandlung dieser Magerrasen in Arrhenatherum elatius-Fettwiesen führt demnach zu einer starken Verarmung der Flora, da für diese Arten ein Ausweichen auf andere Standorte kaum möglich ist. Weitere Arten der Mesobrometen würden stark dezimiert und in ihrem Bestand gefährdet.

Die Erhaltung von Mesobrometen ist nicht nur im Sinne des botanischen Pflanzenschutzes anzustreben. In diesen Biozönosen steht eine grössere Zahl von Tieren, es sind zumeist Insekten, in kausaler Beziehung zur Vegetation. Ihr Überleben ist, abgesehen von direkt schädigenden Umwelteinflüssen, abhängig vom Fortbestand dieser Pflanzengesellschaften. Der Schutz der Biozönosen bedeutet folglich zugleich eine, wenn auch geringe Möglichkeit, diese spezifische Fauna zu erhalten.

Eine wesentliche Bedingung für das optimale Funktionieren einer derartigen Biozönose ist allerdings, dass eine gewisse Grösse des Biotopes nicht

unterschritten wird. Die störenden Einflüsse der Umwelt, Massenbesuch, Düngung, Insektizide, Herbizide usw. wirken sich in einem kleinen Gebiet stärker aus, da der Grenzbereich gegenüber den landwirtschaftlich genutzten benachbarten Parzellen relativ grösser ist. Durch Pufferzonen kann das Eindringen schädigender Stoffe teilweise verhindert oder zumindest reduziert werden, sofern man sie so bewirtschaftet, dass die Umgebung nicht beeinflusst wird. Liegen diese Pufferzonen jedoch ausserhalb des eigentlichen Naturschutzgebietes, so verfehlen sie meist ihre Wirkung, da eine Kontrolle über die Einhaltung verbotener Massnahmen kaum durchgeführt werden kann.

1.3 Problemstellung und Zielsetzung

Aus dem vorhergehenden Kapitel geht die enge Bindung vieler schützenswerter Arten an das Mesobromion hervor. Daraus lässt sich unschwer ableiten, dass der Artenschutz allein im Bereich dieser Pflanzengesellschaften völlig unzulänglich ist. Um diese artenreiche jurassische Flora weiterhin erhalten zu können, muss der Schutz der ganzen Biozönose gewährleistet sein.

Bei den Mesobromion-Rasen handelt es sich um anthropogene Ersatzgesellschaften, als Naturschutzgebiete müssen sie folglich heute extensiv bewirtschaftet werden. Andernfalls führt die Sukzession, oft in relativ kurzer Zeit, zurück zur potentiellen Waldgesellschaft.

In vielen Mesobromion-Rasen kann die artenreiche Flora erhalten werden, indem die Nutzungsart, wie sie während der alten Dreifelderwirtschaft üblich war, fortgeführt wird; das heisst: einmalige, späte Mahd, keine Düngung, eventuell sporadischer Weidebetrieb.

Ist jedoch die Bewirtschaftung schon seit geraumer Zeit eingestellt worden, so sind diese ehemaligen Rasen heute vielfach bereits als Wald in den Katasterplänen der Gemeinden eingetragen. Rodung und regelmässige Mahd in den folgenden Jahren wären deshalb für die Rückgewinnung und Erhaltung dieser Gesellschaften eine Möglichkeit, wenn Naturschutz als öffentliche Aufgabe und das Forstgesetz als einander ebenbürtig betrachtet würden. Neben andern ehemaligen Rasengesellschaften ist vor allem im Tetragonolobo-Molinietum litoralis im Basler und Aargauer Jura die Sukzession bereits bis zum Föhrenwald oder Föhren-Eichen-Mischwald fortgeschritten. Damit die Krautschicht dieser Halbtrockenrasen nicht weiter verarmt, müssen deshalb andere Möglichkeiten der Bewirtschaftung gefunden werden.

Die Aufgabe der vorliegenden Untersuchung bestand nun darin, Grundlagen für zukünftige Pflegemassnahmen zu erarbeiten, um artenreiche, schützenswerte Biotope erhalten zu können.

Zunächst einmal war es notwendig, den Verlauf der Sukzession eines Tetragonolobo-Molinietum litoralis eingehend zu untersuchen. Es galt, die einzelnen Sukzessionsstadien zu definieren und sie floristisch und ökologisch gegeneinander abzugrenzen. Dadurch kann der floristische Gehalt einzelner Stadien erfasst und in bezug auf das Schutzziel gewertet werden.

Um gezielt in die Sukzession eingreifen zu können, war es ausserdem notwendig, einige autökologische Kenntnisse über stenöke und daher besonders gefährdete Arten zu gewinnen. Diese Untersuchungen bezogen sich hauptsächlich auf die submediterrane *Ophrys sphecodes*. Bei ihr wurde versucht, einige Aspekte aus ihrer Ökologie experimentell und statistisch zu erfassen. Zusammenfassend kann das Ziel der Arbeit folgendermassen umschrieben werden:

- Mit Hilfe der Methoden der Sukzessionsforschung soll die gleitende Entwicklungstendenz vom sekundären Rohboden bis zum Wald floristisch und syngenetisch klar erfasst werden.
- Durch die Untersuchungen sollen dynamisch-genetisch wichtige Zeigerarten und Artengruppen herausgearbeitet werden, die es erlauben, Rückschlüsse auf Bodenentwicklung und Konkurrenzverhältnisse zu ziehen.
- Aus der Verteilung der Zeigerartengruppen können synökologisch und autökologisch wirkende Faktoren auf Grund der Gesellschafts-Artenfolge, wenn auch nicht bewiesen, so doch mit genügender Annäherung abgeleitet werden.

2 Das Untersuchungsgebiet

2.1 Geographische Lage

Das Untersuchungsgebiet mit dem Flurnamen Chilpen liegt nordwestlich von Diegten (Blatt Hauenstein, 1088 der LK 1:25000) (vgl. Abb. 1). Die Koordinate 629.000/252.000 fällt ungefähr in die Mitte des Gebietes. Die untersuchte Fläche beträgt ungefähr 72 ha, sie ist identisch mit jenem Areal, das 1963 unter Nr. 1.14 in das KLN-Inventar aufgenommen wurde (Inventar der zu erhaltenden Landschaften und Naturdenkmäler von nationaler Bedeutung). Innerhalb dieses Gebietes ist eine Parzelle von 4,4 ha im Eigentum des Schweizerischen Bundes für Naturschutz.

In der Höhenausdehnung reicht die Untersuchungsfläche von 480 m bis 600 m ü. M. Sie liegt folglich in der Grenzzone zwischen der collinen und submontanen Stufe an der südlichen Grenze des Tafeljuras. Mehrere Verwerfungen durchziehen das Gelände. Deshalb zeichnet es sich durch ein stark differenziertes Kleinrelief aus, ganz im Gegensatz zu dem östlich anschließenden Plateau von Wittinsburg-Känerkinden. Wälder in allen Expositionen sind vertreten, die Skala reicht vom trockenwarmen Südhang bis zum frischfeuchten Nordhang.

2.2 Geologie und Tektonik

Zahlreiche Verwerfungen durchziehen im Untersuchungsgebiet und in der weiteren Umgebung den Tafeljura in NNE-SSW-Richtung und zerlegen die mesozoische Sedimentplatte in Schollen, Gräben und Horste. Das ganze Untersuchungsgebiet liegt im Gisiberggraben, der hier eine Breite von ungefähr 900–1000 m aufweist. Westwärts wird der Graben begrenzt durch den Doggerhorst von Tenniken, im Osten durch das von Juranagelfluh überlagerte Dogger-Plateau von Wittinsburg. Die Sprunghöhe beträgt hier 120 m. Als Folge von Erosion und Nivellierung schwankt die Höhendifferenz heute zwischen 50 und 80 m, was topographisch deutlich sichtbar ist. Ausser den beiden begrenzenden Verwerfungen durchziehen drei kleinere Gräben das Gelände. Das Relief wird dadurch noch verstärkt und weist alle Expositionen mit Neigungen bis zu 45° auf.

Infolge Senkung des Gisiberggrabens während der Jurafaltung liegen heute stratigraphisch höhere Schichten zu Tage als in den E und W anschließenden Horsten. Es sind die Effingerschichten des Argovien im Malm. Chemisch und physikalisch weisen sie andere Eigenschaften auf als die Gesteinschichten der Umgebung. Auf dem Verwitterungshorizont vermochten sich deshalb teilweise andere Pflanzengesellschaften anzusiedeln. Die Effinger-

schichten und ihr Verwitterungsprodukt nehmen den grössten Teil des Untersuchungsareales ein. Zu erwähnen sind im wesentlichen noch folgende abweichende Gesteinsunterlagen aus andern Formationen:

1. Der obere Teil des Westhanges gegen das Plateau von Wittinsburg besteht zur Hauptsache aus Hauptrogenstein, er vermischt sich hangabwärts mit Effingermergel und Gehängeschutt. Das Carici-Fagetum und das Quercu-Carpinetum stocken auf diesem Untergrund.
2. Eocaenes Bohnerz (Tertiär) tritt ab Pt. 566 (vgl. Abb. 1) und südlich davon zu Tage, ebenso NE Rüti und in der Erzweid, wo es einst auch ausgebeutet wurde, dazu im grössten Teil des Wäldchens 400 m SSW Pt. 566.
3. 300 m S. Pt. 566 liegt ein Komplex plattiger, teilweise gerundeter Gesteine aus Hauptrogenstein, aufgeschoben auf die Effingermergel. MÜHLBERG (1915) erklärt diese Erscheinung als «Folge einer Ausschürfung durch ehemalige Gletscher». Diese Gesteinsunterlage ist heute Standort eines verarmten Coronillo-Quercetum.
4. Sequan-Kalke des mittleren Malm bilden den oberen Teil des West- und Südwesthanges bei Pt. 566. Auf diesen harten Kalken findet sich heute ein Laubmischwald, vorwiegend aus *Acer pseudoplatanus*, *Sorbus aria*, *S. torminalis*, *Fagus sylvatica*, *Pinus silvestris* und *Prunus avium*.

2.3 Klima

Die Gemeinde Diegten besitzt keine Regen-Messstation. Die Niederschlagsmengen wurden auf Grund dreier Stationen berechnet, die ebenfalls im Tafeljura und auf gleicher Meereshöhe gelegen sind: Kilchberg, 580 m ü. M., Bennwil, 520 m ü. M., Lampenberg, 540 m ü. M. Danach beträgt die durchschnittliche Regenmenge in den Jahren 1961 bis 1970 ungefähr 105 cm.

Die Temperaturangaben wurden auf Grund der Messungen auf den Stationen Binningen (317 m ü. M.) und Langenbruck (740 m ü. M.) errechnet. Es sind Durchschnittswerte aus den Jahren 1950 bis 1970. Die mittlere Januar-temperatur beträgt ungefähr -1°C , das Monatsmittel im Juli erreicht ungefähr $17,5^{\circ}\text{C}$, und das Jahresmittel liegt etwa bei $8,5^{\circ}\text{C}$ (Stat. Jahrbuch, 1971).

Diese Temperaturwerte stimmen überein mit den Messungen, die mit einem Thermographen im Untersuchungsgebiet selbst durchgeführt wurden.

Das Klima entspricht nach WALTER-LIETH dem Klimatyp VI: temperierte, humide Zone mit nicht lange andauernder, mässig kalter Jahreszeit oder einer Kurve der monatlichen Durchschnittstemperaturen zwischen etwa 10° und 0°C .

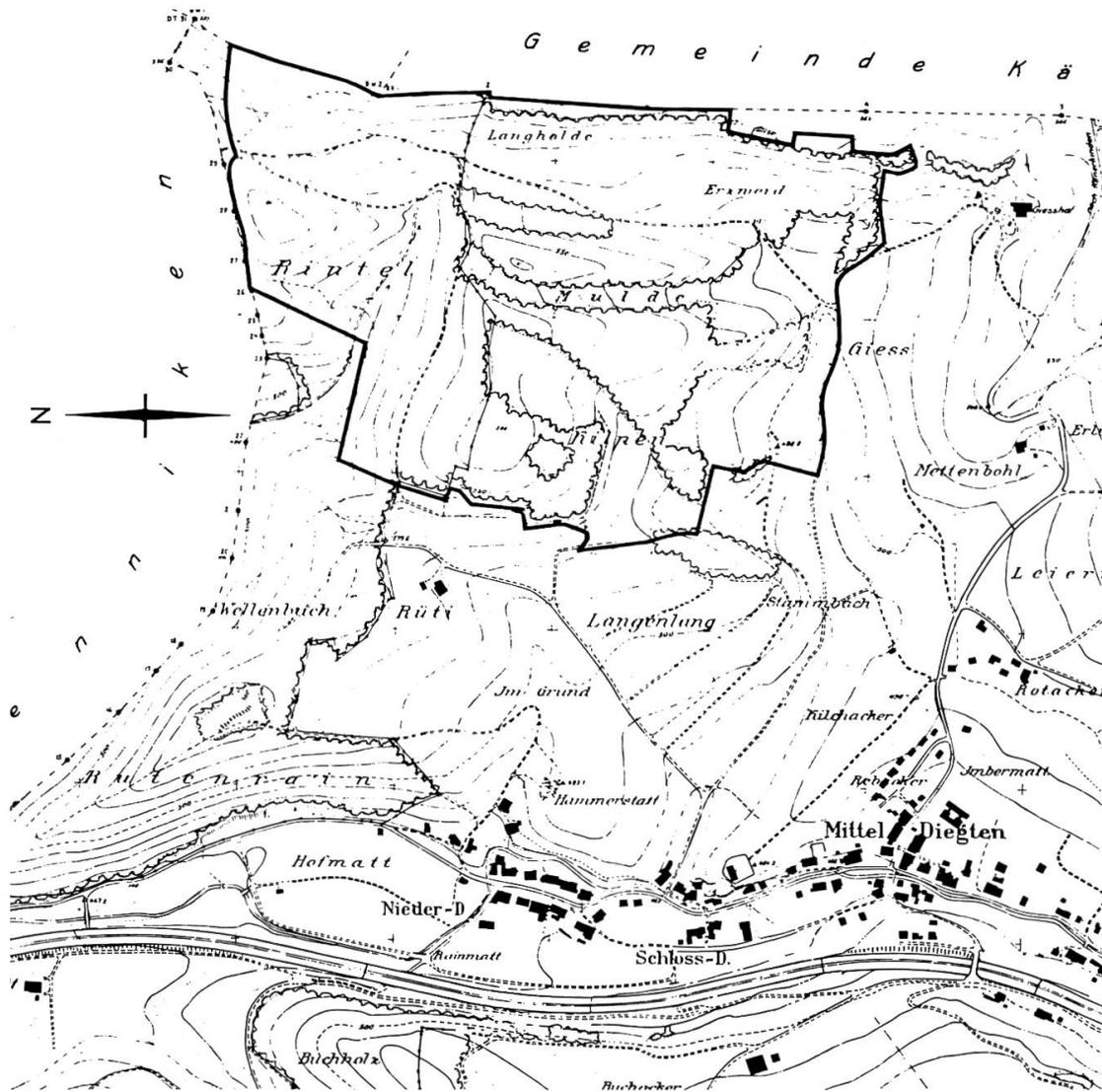


Abb. 1: Chilpen bei Diegten. Gemeinde-Übersichtsplan: 1:10 000. Bewilligung der Eidg. Vermessungsdirektion vom 27.3.1979. KLN-Inventar, Ausgabe 1979.

3 Methode

3.1 Pflanzensoziologische Aufnahmen

Für die pflanzensoziologischen Aufnahmen wurde grundsätzlich das System von BRAUN-BLANQUET (1951) übernommen. Bei der Schätzung der Artmächtigkeit wurden danach Abundanz und Dominanz kombiniert und nach der siebenteiligen Skala eingestuft. Eine Änderung wurde nach Vorschlag von Herrn Prof. ZOLLER bei den Ziffern 1 und 2 vorgenommen. 1 bedeutet bei der von BRAUN-BLANQUET verwendeten Skala «reichlich, aber mit geringem Deckungswert», 2 «sehr zahlreich, oder 5–25% der Aufnahme­fläche deckend». Für die Charakterisierung von Sukzessionsstadien mit nur wenig deckender Krautschicht ist die Streuung von 20% (5–25%) für einen Einzelwert im unteren Bereich der Skala unseres Erachtens zu gross. In den Stadien eins bis fünf (s. Tab. 29) erreichen nur fünf Arten regelmässig eine Deckung von mehr als 12%, davon nur *Molinia coerulea* ssp. *litoralis* in gewissen Stadien mehr als 25%. Alle anderen Arten liegen unter 12%. Es scheint uns, dass doch ein wesentlicher Unterschied darin besteht, ob in einem sekundären Initialstadium eine Art nur fünf oder aber bereits 25% des Bodens deckt. Die Schätzung wäre etwas zu grob ausgefallen, hätte man alle Arten in diesem Bereich in denselben Skalenwert einstufen müssen.

Die Skala wurde in dem Sinne abgeändert, dass die Ziffer 1 bei unseren Aufnahmen die Deckungswerte von 5–15%, die Ziffer 2 jene von 15–25% umfasst.

Mit diesen Änderungen ergibt sich folgende Skala:

- = sehr selten und nur sehr wenig Fläche bedeckend, einige wenige Exemplare
- + = zerstreut mit geringem Deckungswert
- 1 = zahlreich, 5–15% der Aufnahme­fläche deckend
- 2 = 15– 25% deckend
- 3 = 25– 50% deckend
- 4 = 50– 75% deckend
- 5 = 75–100% deckend

Die Grösse der Aufnahme­flächen schwankte bei offener Vegetation zwischen 10 und 100 m², im Wald betrug sie je nach Homogenität des Bestandes 100 bis 300 m², in der Regel 200 m².

Alle Vegetationstabellen wurden nach der Methode von BRAUN-BLANQUET (1951) und ELLENBERG (1956) erarbeitet. Die Nomenklatur der Gefässpflanzen ist – mit Ausnahme von *Molinia coerulea* ssp. *litoralis* – BINZ-BECHERER (1970), jene der Moose ist BERTSCH (1966) entnommen.

3.2 Vegetationskarte

Der Vegetationskarte sind die in den Kapiteln 5, 6 und 7 genannten Pflanzengesellschaften zugrundegelegt. In stark anthropogen veränderten Waldbeständen wurde die potentielle Gesellschaft kartiert. Es betrifft dies fast ausschliesslich kahlgeschlagene Flächen mit Jungwuchs des Circaeo-Abietetum im nördlichen Abschnitt des Untersuchungsgebietes.

Im Gegensatz zur Vegetationstabelle (Tab. 29) wurde auf der Karte ein Stadium 7 als Übergang vom Stadium 6 zu einer Buchenwaldgesellschaft ausgeschieden. Floristisch ist es gegenüber dem Stadium 6 kaum abgrenzbar. Als Trennart käme nur *Molinia coerulea* ssp. *litoralis* in Frage, welche im Stadium 6 noch mit höchster Stetigkeit und sehr reichlich auftritt, im Stadium 7 selten wird, jedoch noch nicht völlig fehlt. Rein physiognomisch ist hingegen in der Baumschicht ein Wechsel festzustellen, indem nun *Fagus sylvatica*, im Gegensatz zum Stadium 6, dominiert.

Das Stadium 7 hätte auch als Durchdringung zweier Gesellschaften kartiert werden können, darauf wurde jedoch grundsätzlich verzichtet. Auch zwischen den andern Sukzessionsstadien finden sich immer Übergänge und Durchdringungen, ihre Kartierung hätte jedoch die Übersichtlichkeit der Karte gestört.

3.3 Frosthärte, Lichtmessung und Populationsstatistik

Verschiedene Beobachtungen führten dazu, die Frosthärte der im Spätherbst, Winter und Frühjahr assimilierenden Ophrys-Arten zu untersuchen. Die Methoden hiezu sind ausführlich im Kapitel 7.2 beschrieben.

Um den Lichtgenuss abklären zu können, wurden Lichtmessungen durchgeführt. Die methodischen Erwägungen sind im Kapitel 7.3 dargelegt.

Das Vorgehen für die Ermittlung der Populationsstatistik ist im entsprechenden Kapitel 7.6 beschrieben.

4 Historische Entwicklung der Vegetation des Untersuchungsgebietes

Für den Überblick über die historische Entwicklung der Vegetation des Untersuchungsgebietes standen folgende Unterlagen zur Verfügung:

- 1681 Entwürfe von G. F. MEYER, Bd. I, f. 916, 95a, 102a
(Staatsarchiv Baselland, Liestal)
Karte des südlichen Teiles des Farnsburger Amtes. G. F. MEYER (1645–1693) zugeschrieben. Massstab 1:10 000
(vgl. SUTER, 1926, S. 33)
(Staatsarchiv Baselland)
- 1749 EMANUEL BÜCHEL: Feldzeichnung vom 12. August 1749.
- 1851 ANDREAS KÜNDIG: Karte vom Canton Basel, Massstab 1:50 000.
- 1861 Topographische Landeskarte der Schweiz, Blatt VIII, Massstab 1:100 000
- 1873 Eidgenössisches Stabsbureau: Karte von Liestal, Überdruck 1873. Massstab 1:100 000
- 1883/84 Topographischer Atlas der Schweiz, Erstausgabe, Massstab 1:25 000 (Siegfried-Atlas), Blätter Nr. 146 und 147
- um 1895 Waldkarte des Kantons Baselland
(Massstab 1:25 000, unveröffentlicht, Kantonsforstamt Baselland)
- 1898 Direktion des Innern, Liestal: Die forstlichen Verhältnisse im Kanton Baselland.
(Der Bearbeiter des forsttechnischen Teils, R. BALSIGER, Kreisförster in Bern, beschreibt unter anderem die historische Entwicklung des Waldes auf Grund von Waldordnungen, Forstverordnungen und Dekreten des Kantons Basel beziehungsweise des Kantons Baselland ab 1833. Die erste Waldordnung datiert vom 21. August 1667. BALSIGERS Hauptaufgabe bestand darin, die Wälder des Kantons zu untersuchen und den Gemeinden Ratschläge über Pflege und Nutzung des Waldes zu geben.)
- 1923 Wirtschaftsplan über die Waldungen der Gemeinde Diegten.
Verfasser: F. STOECKLE, Kantonsoberförster, mscr.
- 1929 Direktion des Innern: Die Waldungen der Bürgergemeinden des Kantons Basel-Landschaft.

Nach den zwei erstgenannten Unterlagen (1681, 1749, Abb. 2–5) sind während dieser Zeit folgende Gebiete der Untersuchungsfläche bewaldet:

1. Der obere, steilere Teil des Westhanges gegen das Plateau von Wittinsburg (vgl. Abb. 4). Der heute noch bestehende alte Fussweg nach Wittinsburg führte damals (1681) bis zur Durchquerung des oberen Hangabschnittes durch freies Gelände. Auch E des Fussweges, er verläuft auf einer länge-

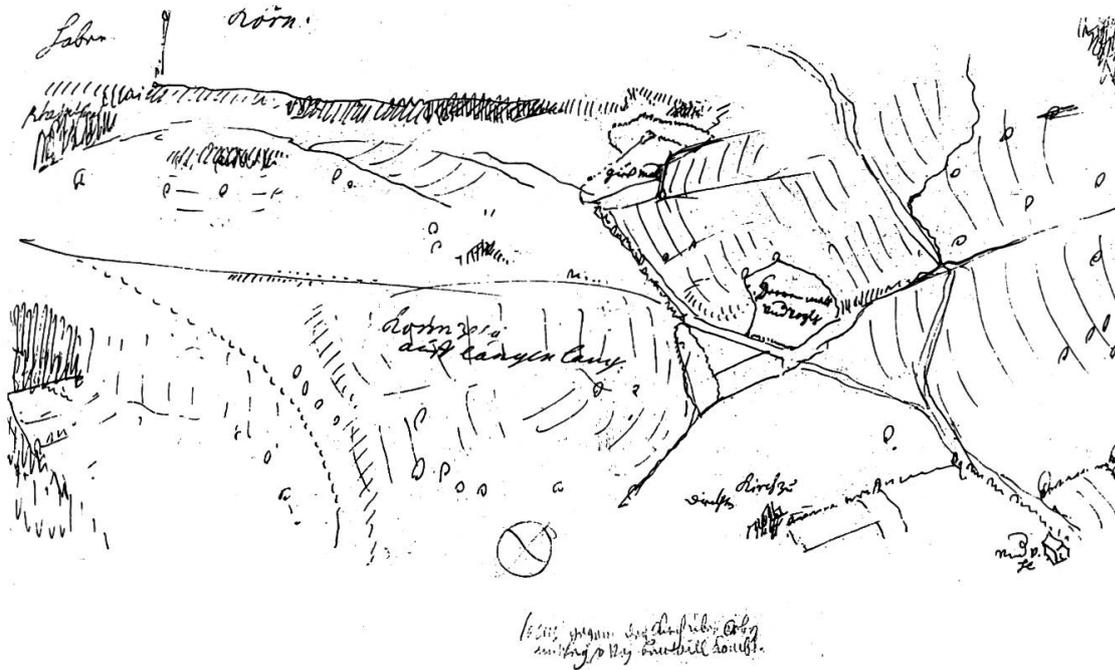


Abb. 2: Entwurf aus dem Feldbuch von G. F. Meyer, 1681. Chilpen befindet sich oberhalb der Bezeichnung «Kornzelg auf langen lang». Der Hang unterhalb des Horizontes ist Standort des Carici-Fagetum.

ren Strecke dem unteren, weniger steilen Teil des Hanges entlang, ist bis zum Übergang in den Steilhang kein Wald kartiert. Es muss folglich angenommen werden, dass vom ganzen Westhang nur jener Teil bewaldet war, auf welchem heute das Carici-Fagetum und das Querco-Carpinetum stocken. Das ist auch deshalb wahrscheinlich, weil aus topographischen Gründen eine Bewirtschaftung nicht möglich war. Selbst als Weideland wäre der grösste Teil dieses Gebietes zu steil.

2. Ebenfalls bewaldet war ein Teil des Abhanges W und SW Pt. 566 (vgl. Abb. 1).
3. Ein drittes, grösseres Waldgebiet befand sich nach der Karte des Farnsburger-Amtes im nördlichen Abschnitt des Untersuchungsgebietes. Vergleiche mit der neuen Landeskarte ergeben, dass es sich um den mittleren und unteren Teil des Nordhanges gegen Rintel sowie um den ebenfalls heute noch bestehenden Wald bei Pt. 566 handelt (vgl. Abb. 1).

Alle übrigen Flächen des Untersuchungsgebietes waren zu jener Zeit waldfrei und wurden auf den Skizzen mit «Kornzelg», «broch» oder «matt» angegeben. 70 Jahre später (1749) hatte sich auf Grund der Zeichnung von E. BÜCHEL (Abb. 5) in der südlichen Hälfte des kartierten Gebietes noch nichts verändert (siehe oben unter Punkt 1 und 2, der nördliche Teil ist auf der Zeichnung nicht sichtbar). BÜCHEL bezeichnet übrigens die nichtbewaldeten Gebiete, sie sind identisch mit den Angaben von MEYER (1681), mit f = Feld.

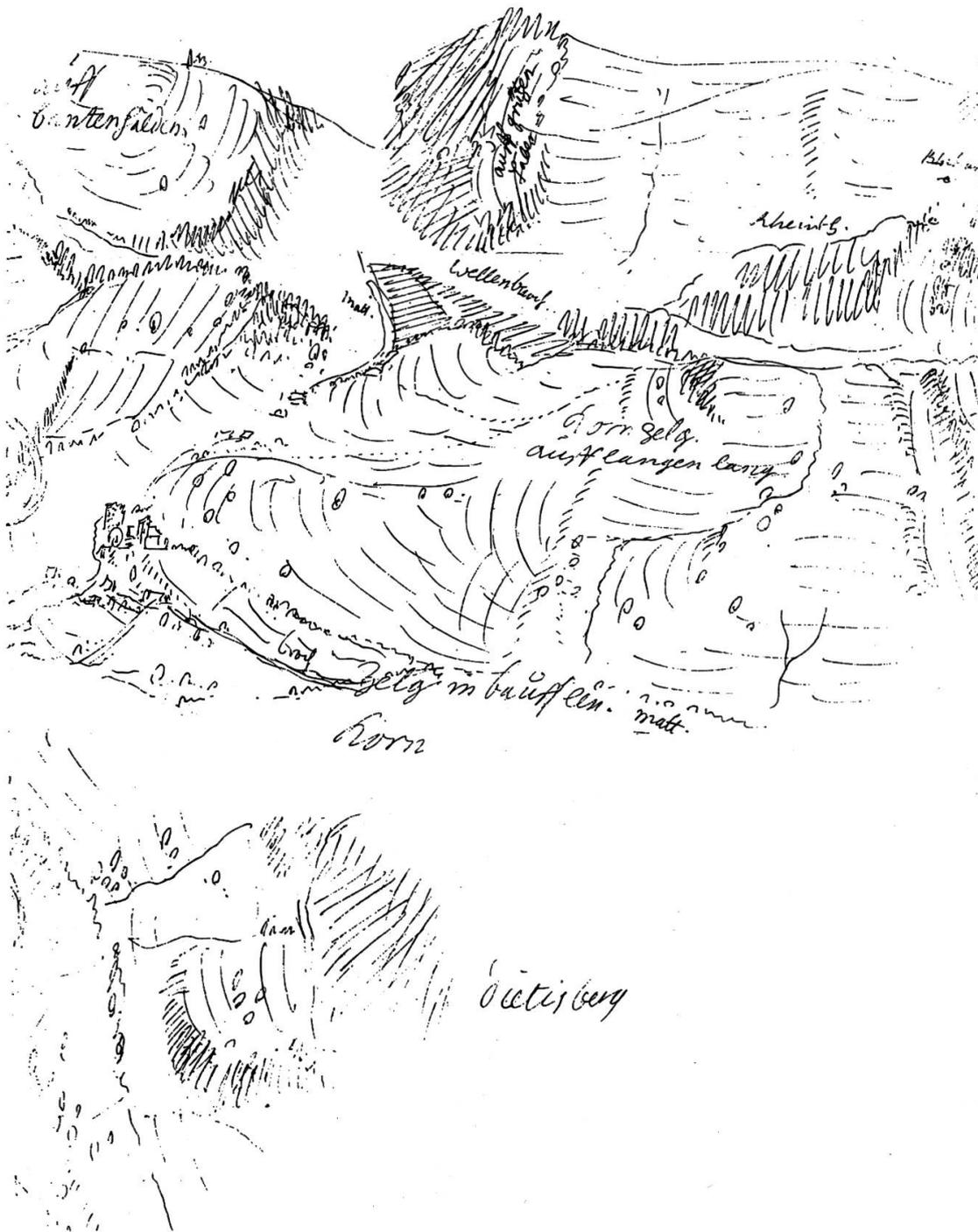


Abb. 3: Entwurf aus dem Feldbuch von G. F. Meyer, 1681. Nördlich (oberhalb) des Chilpen sind teilweise die bewaldeten Hänge gegen Rintel (hier «Rheintl») eingezeichnet.

Im Verlaufe des 19. Jahrhunderts wurde die alte Dreizelgenwirtschaft von der verbesserten Dreifelderwirtschaft abgelöst, der Flurzwang wurde aufgehoben. Es scheint, dass im Gebiet des Chilpen bereits in den zwanziger und dreissiger Jahren des vorigen Jahrhunderts einzelne Flächen der ehemaligen Zelg «auf langen Lang» nicht mehr bewirtschaftet und sich selbst überlassen wurden. Eine kontinuierliche Wiederbewaldung durch Samenanflug wurde

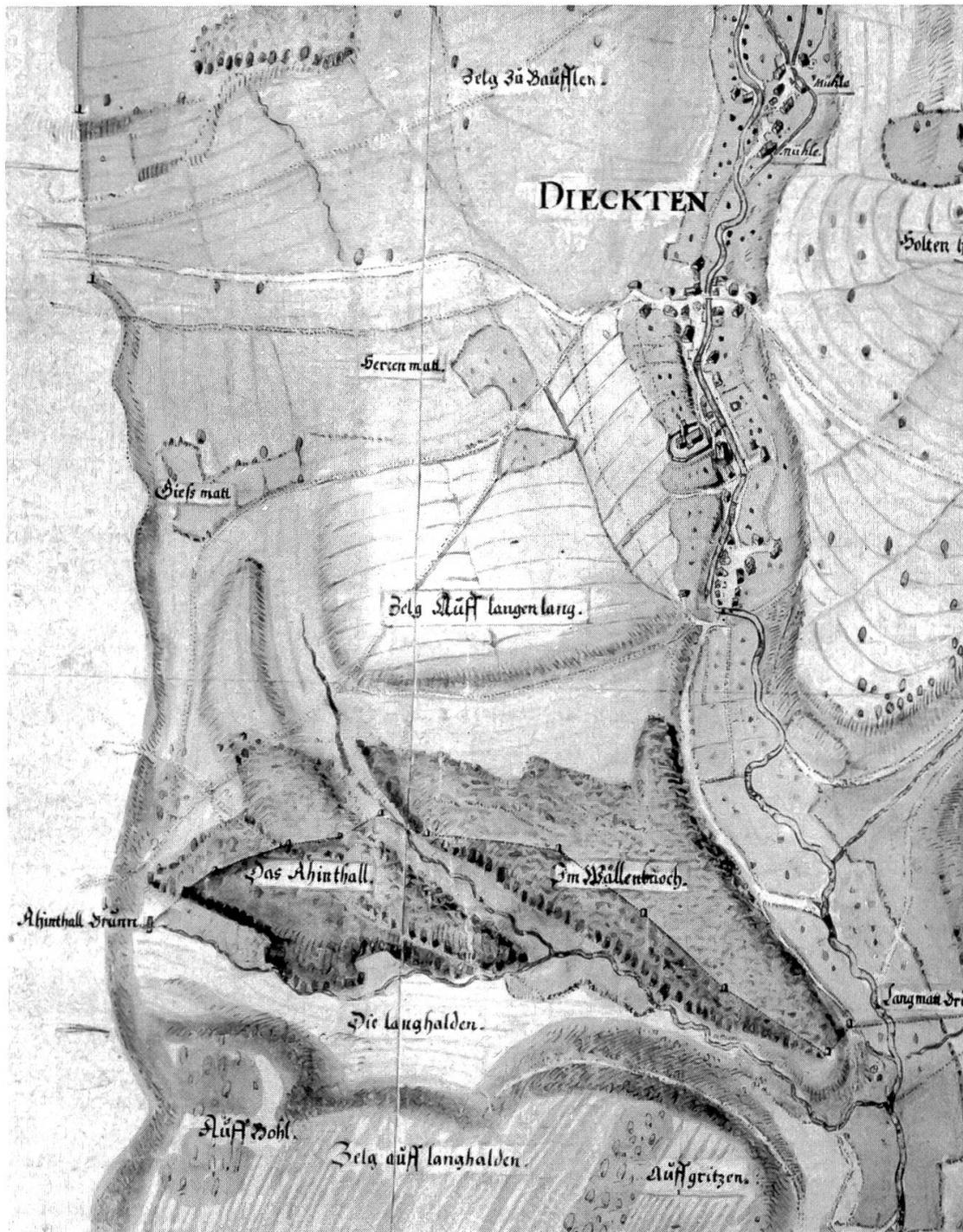


Abb. 4: Ausschnitt aus der Karte des Farnsburger Amtes. Die «Zelg Auff langen lang» sowie das Gebiet östlich (links) und nördlich (unten) davon bezeichnen ungefähr das Gebiet des heutigen Chilpen. Norden ist auf der Karte unten.

jedoch infolge Weidgang mit Grossvieh und Ziegen wohl auf längere Zeit verhindert. Den gleichen Effekt zeitigte natürlich auch die Schweinemast mit Eicheln. Weitere Momente, die eine Wiederbewaldung störten oder verhinderten, waren die folgenden: Die Aufsicht über die Waldungen im alten Kan-

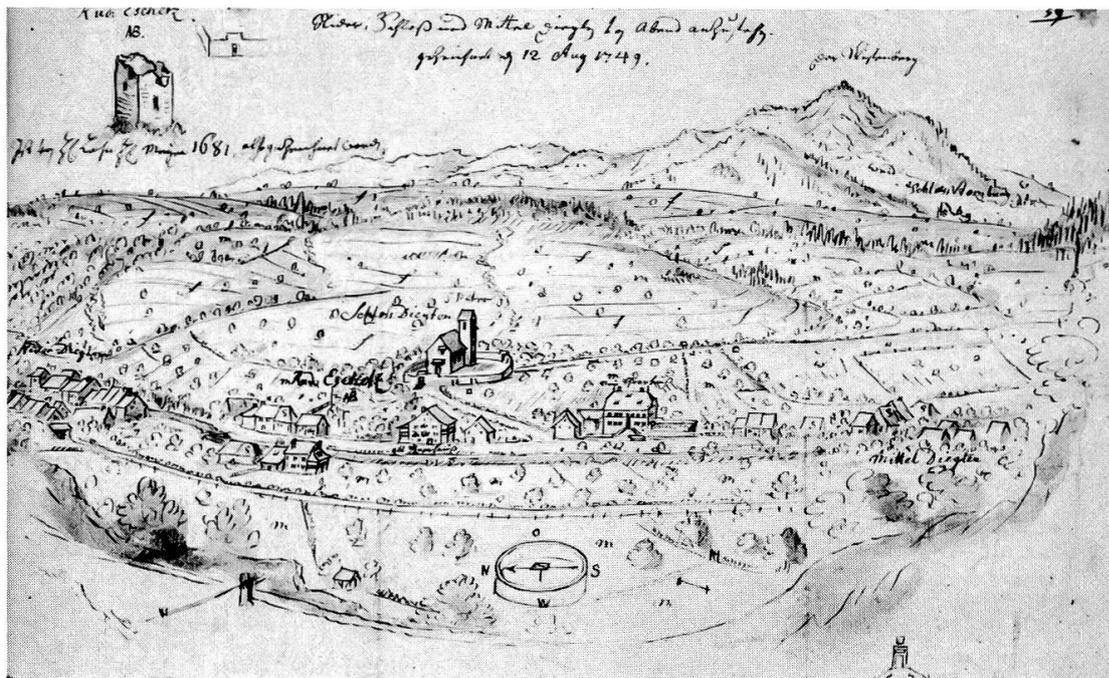


Abb. 5: Feldzeichnung von Emanuel Büchel vom 12. August 1749. Chilpen liegt oberhalb und rechts oberhalb der Kirche St. Peter.

ton Basel war schon längere Zeit vor den Trennungswirren um 1833 ungenügend, so dass regelloser Kahlschlag und Übernutzung der Wälder üblich waren. Vor allem in Diegten herrschte dieser Zustand nach BALSIGER (1898) bis in die achtziger Jahre des vorigen Jahrhunderts. Nach der Trennung des Kantons Basel übernahm der neue Kanton Baselland einen Achtel der Waldungen und übergab sie gegen Bezahlung den Gemeinden. Diese Schuld musste beglichen werden. Die Gemeinden besaßen zwar kein Geld, wohl aber seit 1833 gemeindeeigenen Wald. Folge: neue Kahlschläge, um mit dem Holzerlös die Schulden gegenüber dem Kanton bezahlen zu können.

Bezeichnend für diese regellose Bewirtschaftung und Übernutzung des Waldes, teilweise bis gegen Ende des 19. Jahrhunderts, sind die zahllosen Dekrete und Verordnungen. Allein von 1802 bis 1833 befassten sich 22 dieser Erlasse mit Verboten und Anweisungen wie Weideverbot im Wald, Verbot zu holzen und so weiter.

Die folgende Bestimmung war bereits in der Waldordnung des Kantons Basel vom 9. Oktober 1697 enthalten: «Damit die Hochwäld (= Hoheitswald, obrigkeitlicher Wald, Staatswald) und Häu nach und nach wiederum in Aufgang gebracht werden, sollen hinfort die Geissen, als dem jungen Aufwachs höchst schädlich, abgeschafft und niemanden, als kundtlich armen Leuten, die keine Kuh zu erhalten vermögen, und zwar jeder Haushaltung mehr nicht als eine geduldet werden» (zitiert aus BALSIGER, 1898).

Zwischen 1835 und 1850 erliessen die meisten Gemeinden nochmals ein Verbot für das Weiden im Wald.

Wie bereits erwähnt, wurde die Wiederbewaldung durch mehrere Faktoren gestört, so dass um die Mitte des letzten Jahrhunderts bei der kartographischen Darstellung eines Gebietes wahrscheinlich sehr oft die Abgrenzung Wald-Feld nicht sicher vorgenommen werden konnte. Jedenfalls zeigen die «Karte vom Canton Basel», 1851, und die Topographische Landeskarte von 1861 (Dufour-Karte) recht unterschiedliche Darstellungen der Waldflächen. Dazu kommt, dass beide Karten für eine genaue Abgrenzung eines relativ kleinen Gebietes einen zu kleinen Massstab aufweisen, überdies ist die Karte von 1851 ganz allgemein recht ungenau gezeichnet.

Eine weitere Ursache, die Waldflächen nicht genau erfassen zu können, besteht in jenem Zeitraum wohl darin, dass während einer gewissen Zeit einzelne Flächen im Chilpen als Egarten (Aegerten) bewirtschaftet wurden. Die Egartenwirtschaft lässt sich nach SUTER (1926) in Baselland auch in Gebieten mit wenig fruchtbaren Böden oder auf siedlungsfernen Grundstücken nachweisen, nicht nur, wie üblicherweise angegeben, als Feldgraswirtschaft auf ertragreichen Böden. Bei dieser Egartenwirtschaft wurde der Boden in unregelmässigen Zeitabständen aufgebrochen und als Ackerland bebaut. Nachher wurden die Parzellen wieder sich selbst überlassen mit aufkommendem Wald, oder sie wurden beweidet (vgl. SUTER, 1926, S. 108).

Auf Grund aller Unterlagen muss angenommen werden, dass die endgültige Wiederbewaldung der bis anhin offenen Gebiete im Chilpen in die Jahre zwischen 1830 und 1860 fällt.

Zeitlich stimmt es auch mit den Beobachtungen von BALSIGER (1898) überein, der in den Jahren 1880 bis 1900 die Wälder im Kanton Baselland eingehend untersuchte. Er schreibt auf Seite 2 im oben zitierten Werk: «... darf als feststehend angenommen werden, dass die Waldfläche gegenwärtig nicht kleiner, sondern grösser ist, als sie in den zwanziger und dreissiger Jahren dieses Jahrhunderts war.» Weiter bemerkt er: «... andererseits sind aber wohl noch grössere Flächen, die früher landwirtschaftlich benützt wurden oder zur Viehweide dienten, entweder künstlich aufgeforstet, oder sie sind einfach brach liegen gelassen worden, damit Holzsaamen dort anfliege und aufgehe. Auf letztere Art sind die zahlreichen Föhrenbestände auf den Plateaux des mittleren Kantonsteils, teilweise auch in höheren Gegenden, entstanden, die nun gerade jetzt, wo sie sich dem Haubarkeitsalter nähern, so sehr der Verbesserung durch geeignete Unterpflanzung (Buchen, Weisstannen) bedürftig wären.»

Zur Zeit der Vermessungsarbeiten für die Erstausgabe des Topographischen Atlas der Schweiz (1883/84) ist die Wiederbewaldung in Chilpen arealmässig abgeschlossen. Abgesehen von einer kleineren Fläche, die seither wieder gerodet wurde, ist der Waldbestand bis heute unverändert geblieben.

5 Naturnahe Waldgesellschaften

5.1 Carici-Fagetum

5.1.1 Standort und Vorkommen

Das Carici-Fagetum finden wir im Jura in einer Höhenlage zwischen 400 m und 800 m. Es bevorzugt mässig geneigte, meist nach Süden orientierte Hänge. Ost- und Westhänge mit Zwischenexpositionen gegen Süden sind bei guter Wasserdurchlässigkeit des Bodens nicht ausgeschlossen. Der Boden ist meist flachgründig und neigt infolge lockerer Beschaffenheit und guter Drainage zu Trockenheit. Das Carici-Fagetum gehört infolgedessen, edaphisch wie klimatisch, zum trockenen Flügel des Fagion *silvaticae* (MOOR, 1952, 1962, 1972).

5.1.2 Vorkommen im Untersuchungsgebiet

Im Chilpen beschränkt sich der aktuelle Standort des Carici-Fagetum auf die relativ steilen Hänge längs der Verwerfungen. Infolge von Schleppung dürfte der Untergrund zumindest teilweise aus Hauptrogenstein bestehen. Hauptsächlich beteiligt an der Bodenbildung sind jedoch Effingermergel und miocaene Juranagelfluh. Durch die Mischung dieser drei Komponenten ist trotz der relativ grossen Wasserkapazität der Effingermergel der Boden nicht zu feucht, trocknet aber andererseits bei Bedeckung durch Pflanzen relativ wenig aus. Mullhumus, gute Krümelstruktur und ein relativ rascher Abbau der Laubstreu kennzeichnen die obersten Horizonte. Die pH-Werte liegen im Bereich des Neutralpunktes. Nach der bisher üblichen Nomenklatur der jurassischen Böden nach BACH (1950) handelt es sich um eine schwach verbrauchte, mullartige Mergelrendzina.

5.1.3 Floristische Zusammensetzung

Die Aufnahmen (Tabelle 1) demonstrieren die Zugehörigkeit der im Untersuchungsgebiet vorkommenden Buchenwälder zum Carici-Fagetum. Die Buche dominiert eindeutig. Beigemischt mit grösserer Stetigkeit sind *Quercus petraea*, *Abies alba*, *Sorbus aria*, *Carpinus betulus* und *Sorbus torminalis*. Dazu gesellen sich vereinzelt *Picea abies*, *Pinus silvestris*, *Prunus avium*, *Acer campestre* und *Juglans regia*.

Recht arten- und individuenreich ist die Strauchschicht. Bei einer mittleren Deckung von etwas über 10% schwanken die Deckungswerte zwischen 5% und 20%. Häufigste Straucharten sind:

Tab. 1

Carici-Fagetum

Nr. der Aufnahme	105	130	118	132	116	113	135	8	134	104	102
Exposition	WNW		SW				W	W	WSW	W	WNW
Neigung (°)	10		35				5	15	25	15	30
Mittlere Höhe der Bäume (m)	20	18	18	20	15	25	18	28	18		
Deckung Baumschicht (%)	80	90	90	90	90	90	90	75	90	90	90
Anzahl Arten											
Deckung Strauchschicht (%)	20	5	16	5	10	5	10	20	10	10	3
Anzahl Arten											
Deckung Krautschicht (%)	40	60	50	15	10	10	5	30	1	25	25
Deckung Mooschicht (%)											
Aufnahmefläche (m ²)	200	200	200	200	200	200	200	200	200	200	200

Baumarten

<i>Fagus sylvatica</i>	Baum	4	5	4	5	5	5	5	4	5	4	4
	Strauch	+	+	-		-	+	+	1	1	+	-
	Sämling	-	+	-	+	+	+	+				-
<i>Quercus petraea</i>	Baum	1	2	1		-		1	2		1	
	Strauch											
	Sämling	-	-	-					-			
<i>Sorbus aria</i>	Baum	+	1		+							
	Strauch	-	-	-	-	-		-				
	Sämling		-	-				-		-		
<i>Abies alba</i>	Baum			+		-	1	+		1		
	Strauch			+			-	1		+		
	Sämling			-				-				
<i>Carpinus betulus</i>	Baum				-		-		2	+	2	
	Strauch										-	
	Sämling		-	-	-		-					
<i>Sorbus torminalis</i>	Baum	-					-	+	1			
	Strauch				-					-		
	Sämling						-					
<i>Acer campestre</i>	Baum				+	-						
	Strauch					-	-		-		-	
	Sämling		-	-	-	-	-	-	+			
<i>Picea abies</i>	Baum	-							-			
	Strauch	-	-						+			
	Sämling				-						-	-
<i>Prunus avium</i>	Baum					+	-			1		
	Strauch					-				-		
	Sämling	-	+		-	-	-	-	-			-
<i>Pinus silvestris</i>	Baum	1					-					2
	Strauch											
	Sämling											

Nr. der Aufnahme		105	130	118	132	116	113	135	8	134	104	102
Exposition		WNW	SW				W	W	WSW	W	W	WNW
Neigung	(°)	10	35				5	15	25	15	30	10
Mittlere Höhe der Bäume	(m)	20	18	18	20	15	25	18	28	18		
Deckung Baumschicht	(%)	80	90	90	90	90	90	90	75	90	90	90
Anzahl Arten												
Deckung Strauchschicht	(%)	20	5	16	5	10	5	10	20	10	10	3
Anzahl Arten												
Deckung Krautschicht	(%)	40	60	50	15	10	10	5	30	1	25	25
Deckung Moosschicht	(%)											
Aufnahmefläche	(m ²)	200	200	200	200	200	200	200	200	200	200	200

<i>Ulmus scabra</i>	Baum		+									
	Strauch		-							+		
	Sämling								-			
<i>Fraxinus excelsior</i>	Baum											
	Strauch	-							-			
	Sämling	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Acer pseudoplatanus</i>	Baum											
	Strauch										-	
	Sämling		1	-	-	-	-	-	-	-		-
<i>Juglans regia</i>	Strauch	-										
	Sämling											
<i>Hedera helix</i>	Baumschicht	-										

Sträucher

<i>Lonicera xylosteum</i>		2	1	1	1	1	+	1	1	+	1	
<i>Ligustrum vulgare</i>		+	+	+	-	+	-	+	1	-	-	-
<i>Rosa arvensis</i>		+	+	+	+	+	+	+	-	+	-	
<i>Hedera helix</i>			1	1	+	+	+	+	-	+	-	-
<i>Crataegus oxyacantha</i>			+	+	+		+	-	-	-	+	-
<i>Corylus avellana</i>		-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	
<i>Viburnum opulus</i>		+	-		-	+	-	-	+	-		-
<i>Viburnum lantana</i>			-	-	-	+	-	-	+			
<i>Cornus sanguinea</i>		-	-	-		-	-	-				
<i>Rubus spec.</i>					-	+	-	-	-			
<i>Crataegus monogyna</i>		-	-	-	-	+			-			
<i>Coronilla emerus</i>		+	+	+								
<i>Berberis vulgaris</i>		-		-		-						
<i>Rhamnus cathartica</i>		-	-									-
<i>Prunus spinosa</i>		-					+		-			

Nr. der Aufnahme	105	130	118	132	116	113	135	8	134	104	102
Exposition	WNW		SW			W	W	WSW	W	W	WNW
Neigung (°)	10		35			5	15	25	15	30	10
Mittlere Höhe der Bäume (m)	20	18	18	20	15	25	18	28	18		
Deckung Baumschicht (%)	80	90	90	90	90	90	90	75	90	90	90
Anzahl Arten											
Deckung Strauchsicht (%)	20	5	16	5	10	5	10	20	10	10	3
Anzahl Arten											
Deckung Krautschicht (%)	40	60	50	15	10	10	5	30	1	25	25
Deckung Moosschicht (%)											
Aufnahmefläche (m ²)	200	200	200	200	200	200	200	200	200	200	200

Evonymus europaeus

- -

Daphne mezereum

-

Juniperus communis

-

Rubus saxatilis

+

Kräuter

Assoziations-Charakterart

Cephalanthera damasonium

- - - - - - - + +

Verbands-Charakterarten

Mercurialis perennis

2 2 2 1 1 + + + + 2 -

Neottia nidus-avis

- - - - - - - - -

Prenanthes purpurea

- - - - - - - -

Epipactis helleborine

- - - - - - - -

Ordnungs-Charakterarten

Asarum europaeum

1 1 1 1 1 + + 1 + 1

Viola silvestris

- + + + + + + + -

Carex silvatica

- - + + - - - - -

Euphorbia amygdaloides

- + - + - - + -

Asperula odorata

1 1 1 1 + + - +

Sanicula europaea

- - - - + - - -

Paris quadrifolia

- - - - - - - -

Bromus benekenii

+ + - - - - - -

Phyteuma spicatum

- - - - - - - -

Polygonatum multiflorum

- + + - - - - -

Ranunculus auricomus

- - - - - - - -

Lamium galeobdolon

+ - - - - - + -

Nr. der Aufnahme	105	130	118	132	116	113	135	8	134	104	102
Exposition	WNW		SW			W	W	WSW	W	W	WNW
Neigung (°)	10		35			5	15	25	15	30	10
Mittlere Höhe der Bäume (m)	20	18	18	20	15	25	18	28	18		
Deckung Baumschicht (%)	80	90	90	90	90	90	90	75	90	90	90
Anzahl Arten											
Deckung Strauchschicht (%)	20	5	16	5	10	5	10	20	10	10	3
Anzahl Arten											
Deckung Krautschicht (%)	40	60	50	15	10	10	5	30	1	25	25
Deckung Mooschicht (%)											
Aufnahmefläche (m ²)	200	200	200	200	200	200	200	200	200	200	200

Dryopteris filix-mas

-

Pulmonaria obscura

-

Klassen-Charakterarten

Melittis melissophyllum

1 + + + + + + - +

Brachypodium silvaticum

- + - - - + - - -

Melica nutans

+ - + - - + - - - -

Carex digitata

+ + + - - + - - -

Ranunculus nemorosus

- - - - - - - -

Convallaria majalis

+ + - - - - - -

Polygonatum officinale

-

Helleborus foetidus

- - - - - - - -

Begleiter

Carex flacca

+ + - - - + - 1

Carex montana

1 1 + - - 1 1 2

Fragaria vesca

+ + + + + - - -

Vicia sepium

- - - + - - - -

Carex alba

- 1 + - - - - -

Luzula pilosa

- - - - - - - -

Knautia silvatica

- - - - - - - -

Hieracium murorum

- - - - - - - -

Campanula trachelium

- - - - - - - -

Solidago virgaurea

- - - - - - - -

Geum urbanum

- - - - - - - -

Festuca gigantea

- - - + - - - -

Pteridium aquilinum

- - - - - - - -

Nr. der Aufnahme	105	130	118	132	116	113	135	8	134	104	102
Exposition	WNW		SW			W	W	WSW	W	W	WNW
Neigung (°)	10		35			5	15	25	15	30	10
Mittlere Höhe der Bäume (m)	20	18	18	20	15	25	18	28	18		
Deckung Baumschicht (%)	80	90	90	90	90	90	90	75	90	90	90
Anzahl Arten											
Deckung Strauchsicht (%)	20	5	16	5	10	5	10	20	10	10	3
Anzahl Arten											
Deckung Krautschicht (%)	40	60	50	15	10	10	5	30	1	25	25
Deckung Moosschicht (%)											
Aufnahmefläche (m ²)	200	200	200	200	200	200	200	200	200	200	200
<i>Aquilegia vulgaris</i>	-										
<i>Angelica silvestris</i>	-										-
<i>Cicerbita muralis</i>	-										
<i>Pimpinella major</i>			-								
<i>Poa nemoralis</i>										-	-
<i>Platanthera spec.</i>										-	
<i>Cynanchum vincetoxicum</i>			-								
<i>Athurium filix-femina</i>						-					

Tab. 1: Carici-Fagetum

Lonicera xylosteum, *Ligustrum vulgare*, *Viburnum lantana*, *Rosa arvensis*, *Crataegus monogyna* und *oxyacantha*, *Corylus avellana* und *Hedera helix*. Etwas weniger häufig, mit einer Stetigkeit zwischen 30% und 80%, treten auf:

Viburnum opulus, *Cornus sanguinea*, *Rubus spec.*, *Berberis vulgaris*, *Coronilla emerus*, *Rhamnus cathartica* und *Prunus spinosa*.

Rubus saxatilis, *Daphne mezereum* und *Juniperus communis* sind eher selten.

Von den von MOOR (1972) erwähnten Charakterarten fehlt *Cephalanthera rubra* in unseren 12 Aufnahmen vollständig. Sie kommt dagegen im Untersuchungsgebiet im Tetragonolobo-Molinietum litoralis in den Stadien 3 und 4 vor. Recht häufig ist sie auch im Aargauer Jura in der gleichen Assoziation anzutreffen. Auch dort befindet sich ihr optimaler Standort in den Stadien 3 und 4. Mehrmals beobachtete ich sie auch im Pinus silvestris-Molinia-litoralis-Stadium (Stadium 5). Folgende wichtigste Standorte seien erwähnt: Hessenberg, Nettenberg, beide N Effingen; Chästel, NE Effingen; Uf der Höhi, NE Densbüren; Wettacher und Wolfstel, NW Elffingen; Ampferen, W Mönthal; Acheberg, N Küttigen. Überdies ist *Cephalanthera rubra* doch eher am Saum und im Mantelgebüsch verschiedener wärmeliebender Busch- und Trockenwaldgesellschaften anzutreffen. So zum Beispiel im Bereich des Coronillo-Quercetum und des Pino-Cytisetum nigricantis. Meistens sind es Standorte mit starkem menschlichem Einfluss. Oder dann finden wir sie direkt in anthropogen bedingten Kontaktgesellschaften thermophiler Wälder, wie zum Beispiel im Thesio bavari-Mesobrometum (ZOLLER, 1954b) oder, als eindruckliches Beispiel eines optimalen Standortes, am Rande eines Teucrio-Mesobrometum W von Asp (Fricktal, Aargau). Ähnlich wie *Cephalanthera rubra* verhält sich *Cephalanthera longifolia*. Auch ihr scheint der Lichtgenuss im Carici-Fagetum des Untersuchungsgebietes nicht zu genügen. Ihr bevorzugter Standort sind dort die Stadien 4 und 5. Sie ist demnach etwas weniger lichtbedürftig als *Cephalanthera rubra*. Damit bleibt als Assoziations-Charakterart des Carici-Fagetum einzig *Cephalanthera damasonium*. Daneben ist von den Orchideen *Neottia nidus-avis* als Verbands-Charakterart reichlich vertreten. Obwohl in unseren Aufnahmen nur eine Assoziations-Charakterart auftritt, so ist doch mit dem Reichtum an *Carices* und Gräsern eine weitere strukturell wichtige Eigenart des Carici-Fagetum gegeben. Dabei weisen *Carex silvatica*, *C. flacca*, *C. montana* und *C. digitata* auf die relativ frischen Bodenverhältnisse hin. *Carex alba*, vorzugsweise auf flachgründiger, trockener Unterlage gedeihend, ist deshalb weniger häufig vertreten. Differentialarten gegenüber dem Fagetum typicum sind zusammen mit den hochsteten *Carices*: *Melittis melissophyllum*, *Brachypodium silvaticum*, *Convallaria majalis* und *Coronilla emerus*.

Von den 14 Differentialarten-Gruppen, die MOOR (1972) herausgearbeitet hat, ist im vorliegenden Aufnahmematerial keine feststellbar. Die Bestände

im Untersuchungsgebiet lassen sich deshalb am ehesten der Subassoziation «typicum» zuordnen.

5.1.4 Sukzession

Das Carici-Fagetum ist Klimax-Gesellschaft in der unteren Montanstufe bei mässig lufttrockenem Lokalklima und auf kalkhaltiger Unterlage.

Heute ist es im Untersuchungsgebiet weitgehend ersetzt durch das Tetragonolobo-Molinietum litoralis, durch das Molinio-Pinetum sowie durch Kulturgesellschaften. Nicht auszuschliessen ist, dass an wasserzügigen Stellen, besonders am Rande der Verwerfung, das Carici remotae-Fraxinetum sich einstellen würde. Einen Hinweis darauf gibt das Vorkommen verschiedenster hygromorpher und nitrophiler Stauden und feuchtigkeitsliebender Moose. So treten an diesen Stellen in den letzten Sukzessionsstadien bereits folgende Arten auf: *Melandrium diurnum*, *Impatiens noli-tangere*, *Geranium robertianum*, *Aegopodium podagraria*, *Carex pendula*.

Feuchtigkeitszeiger unter den Moosen sind die folgenden Arten: *Mnium rostratum*, *M. cuspidatum* und *M. undulatum*.

Meist dominiert jedoch in der sehr unterschiedlich deckenden Mooschicht *Rhytidiadelphus triquetrus*.

5.2 Circaeo-Abietetum ass. nov.

5.2.1 Standort und Vorkommen

Das Circaeo-Abietetum (Tabelle 30) findet sich u. a. im Basler und Aargauer Tafeljura an vorzugsweise nördlich exponierten Abhängen, seltener in ebener Plateau-Lage. Im allgemeinen wechselt die Exposition von Ost über Nord bis West. Die Höhenverbreitung liegt im collin-submontanen Übergangsbereich zwischen 450 m und 600 m ü. M. und reicht ausnahmsweise bis 650 m. Die meist schattige Exposition bedingt ein luftfeuchtes Lokalklima. Im Tafeljura liegen die jährlichen Niederschlagsmengen bei einer Höhenlage um 550 m ü. M. zwischen ungefähr 100 und 110 cm (Stat. Jb. BL, 1975).

Das Circaeo-Abietetum stockt auf mergeligen Böden, vorzugsweise auf den Effingerschichten des Argovien. Dem Ausgangsgestein entsprechend ist der Tongehalt der Bodenprofile im allgemeinen gross. Der Boden weist einen starken Reifungsgrad, stabile Krümelstruktur und eine hohe Wasserkapazität auf und neigt stellenweise zur Staunässe. Pseudovergleyung ist vor allem in mehr oder weniger ebener Lage festzustellen. Bedingt durch die Hanglage reicht der Grundwasserstand nicht, wie im Aceri-Fraxinetum, zeitweise bis in den Wurzelraum. Der pH-Wert des obersten A-Horizontes schwankt im neutralen Bereich zwischen 6,5 und 7,5.

Im Sinne der Typologie der Böden der jurassischen Fagion-Gesellschaften von BACH (1950) bezeichnen wir den Boden als verbrauchte Rendzina (Mergelrendzina). Einerseits wird die Differenzierung in Humuskarbonatböden und Rendzinen den jurassischen Böden gerechter, zum andern stimmen die Bezeichnungen für die Bodentypen bei LAATSCH (1957), KUBIENA (1953), MÜCKENHAUSEN (1950) und SCHEFFER und SCHACHTSCHABEL (1956), nicht überein.

5.2.2 Vorkommen im Untersuchungsgebiet

Die Aufnahmen für das Circaeo-Abietetum stammen von folgenden Orten: Grossholz NW Wenslingen, Tannmatt E Ziefen, Chienberg N Sissacherflue, Ischlag N Hemmiken, Wettacher-March NW Elfingen, Nordhang SE Ittenthal, Limperg NE Rothenfluh, Chilpen-Rintel NE Diegten, Hohe Schleife und Brennenberg NE Kiffis, Tannenboden W Lampenberg, Zunzgerhard W Zunzgen, Marchwald NE Elfingen.

Durch verschiedene forstwirtschaftliche Massnahmen wurden die Weiss-tannenwälder der collin-submontanen Stufe stark reduziert. So vor allem durch Kahlschläge und Bepflanzung mit andern Holzarten, öfters bedingt durch verbreitete Schäden des Tannenborkenkäfers während und nach Trockenjahren. Von einem ausgedehnten waldbildenden Bestand der Weisstanne berichtet u. a. BALSIGER (1898).

5.2.3 Floristische Zusammensetzung und soziologische Systematik

Tannen- oder Tannen-Buchenwälder wurden bis heute von verschiedenen Autoren beschrieben, so u. a. von MOOR (1952), OBERDORFER (1957) und FREHNER (1963). Entsprechend den nährstoffreichen, neutralen Bodenverhältnissen zeichnet sich das Circaeo-Abietetum gegenüber den anderen submontanen Weisstannenwäldern (Querco-Abietetum, FREHNER [1963], Carici-Abietetum, OBERDORFER, [1957]) durch folgende Artengruppen aus:

1. «Fraxino-Carpinion»-Arten

Circaea lutetiana

Stachys silvatica

Primula elatior

Mnium undulatum

Fraxinus excelsior

Acer pseudoplatanus

Glechoma hederacea

2. «Eu-Fagion»-Arten

Mercurialis perennis

Asperula odorata

Asarum europaeum

Euphorbia amygdaloides

Durch *Carex silvatica*, *Viola silvestris* und *Lamium galeobdolon*, die auch im Carici-Abietetum gedeihen, dagegen im Querco-Abietetum fehlen, steht der schwäbische Tiefland-Tannenwald den submontanen Tannenwäldern des nördlichen Schweizer Juras, wo diese Arten ebenfalls häufig auftreten, etwas näher. Besonders auf den sauren Böden des Querco-Abietetum im Schweizerischen Mittelland finden sich zahlreiche azidophile Humusbewohner: *Sphagnum* div. spec., *Bazzania trilobata*, *Blechnum spicant*, *Calluna vulgaris*, *Polypodium vulgare*, *Lycopodium* «vulgare» (sic FREHNER, 1963) usw. Innerhalb dieser Gruppe kommen die folgenden Arten auch im schwäbischen Tieflagen-Tannenwald vor:

Polytrichum attenuatum, *Majanthemum bifolium*, *Vaccinium myrtillus*, *Melampyrum pratense*, *Galium rotundifolium* usw. Gegenüber den montan-hochmontanen Tannenwäldern (Equiseto-Abietetum, Abieto-Fagetum festucetosum und Abieto-Fagetum elymetosum, MOOR, 1952) ist der Hexenkraut-Tannenwald vor allem durch das Vorkommen zahlreicher Fraxino-Carpinion- bzw. Carpinion- oder Alno-Padion-Arten gekennzeichnet (vgl. oben Gruppe 1). Umgekehrt gedeihen in den montan-hochmontanen tannenreichen Assoziationen die folgenden reziproken Differential-Arten der Bergwälder:

<i>Centaurea montana</i>	<i>Adenostyles glabra</i>
<i>Sorbus aucuparia</i>	<i>Heracleum sphondylium</i> ssp. <i>juratum</i>
<i>Geranium silvaticum</i>	<i>Lonicera nigra</i>
<i>Adenostyles alliariae</i>	<i>Aconitum lycoctonum</i>

Durch die mengenmässig stark hervortretenden Fagion-Arten *Abies alba*, *Fagus silvatica*, *Mercurialis perennis*, *Asperula odorata*, *Asarum europaeum*, *Euphorbia amygdaloides*, *Carex silvatica*, *Viola silvestris*, *Lamium galeobdolon*, *Phyteuma spicatum*, *Pulmonaria officinalis*, *Geum urbanum* u. a. ist das Circaeo-Abietetum leicht von den Gesellschaften des Fraxino-Carpinion bzw. Carpinion oder Alno-Padion zu unterscheiden. Demgegenüber sind die Angaben in HEINIS (1959) über die Krautschicht des «Tannenwaldes» zu dürftig, um eine Zuteilung zum Querco-Carpinetum asaretosum zu rechtfertigen.

So fehlen im Circaeo-Abietetum auch viele Charakterarten des Cariciremotae-Fraxinetum und Aceri-Fraxinetum, wie *Carex remota*, *Carex pendula*, *Leucojum vernalis*, *Corydalis cava* usw. Andererseits ist die Sonderstellung des Circaeo-Abietetum innerhalb des Eu-Fagion-Verbandes durch eine grössere Zahl von Differentialarten aus dem feuchteren Flügel des Fraxino-Carpinion gekennzeichnet. Unter diesen sind besonders *Circaea lutetiana*, *Stachys silvatica*, *Glechoma hederacea*, *Impatiens noli-tangere*, *Primula elatior* und *Mnium undulatum* hervorzuheben. Auf die feuchteren Verhältnisse weist auch *Mnium punctatum* hin. Überdies ist die Assoziation gegenüber dem Carici-Fagetum auch durch das relativ starke Auftreten von Farnen gekennzeichnet.

5.2.4 Sukzession und Entstehung

Beim Circaeo-Abietetum handelt es sich um eine klimaxnahe Assoziation innerhalb der Fagetalia. Die Spontaneität der Gesellschaft ist trotz der geringen Meereshöhe durch verschiedene Indizien sehr wahrscheinlich.

– Pollenanalytischer Nachweis:

Pollenanalytische Untersuchungen von ZOLLER (1962) in den azidophilen Tannenwäldern des Aargauischen Mittellandes beweisen die Indigenität von Weisstannenwäldern auch in der collin-submontanen Stufe. Sie zeigen, dass im Subboreal Weisstanne und Buche dominieren und bis zur römischen Zeit *Abies* auf Kosten von *Fagus* sogar an Bedeutung gewinnt und mehr und mehr zur absoluten Vorherrschaft gelangt. Erst nach wahrnehmbaren Kultureinflüssen treten Eichen und Hagebuchen sowie weitere Vertreter des Eichenmischwaldes häufiger auf.

– Ökologische Indizien

Auf den von der Weisstanne natürlicherweise besiedelten Böden, die durch hohen Tonanteil und geringes Porenvolumen zu Staunässe neigen, sind die Bedingungen für ein optimales Gedeihen der Tanne gegeben.

Einerseits schliessen diese Böden die Buche aus, deren sonst starke Konkurrenzskraft durch die Neigung zu Staunässe reduziert wird. Ferner vermögen die Buchen-Früchte wegen zu geringer Sauerstoffversorgung offensichtlich nicht oder nur in geringer Masse zu keimen (vgl. ELLENBERG, 1963).

Andrerseits wird auch die Esche zurückgedrängt. Bei fehlendem Grundwassereinfluss ist ihr die Tanne als Schattholzart im Konkurrenzkampf deutlich überlegen.

Die klimaxnahe Situation des Circaeo-Abietetum wird weiterhin gut dokumentiert durch die Krautschicht mit einer numerisch hohen Artengarnitur typischer Waldpflanzen.

– Natürliche Verjüngung der Weisstanne

Der arten- und mengenmässig sehr geringe Anteil der Sträucher im Bestandesbild ist charakteristisch für das Circaeo-Abietetum und stimmt mit dem Eu-Fagion überein. Dagegen ist in fast allen untersuchten Beständen der Jungwuchs von *Abies alba* in der Strauchschicht gut vertreten und dominiert oft. Ebenso regelmässig und häufig finden sich Keimlinge und junge Pflanzen in der Krautschicht.

Diese regelmässig natürliche Verjüngung entspricht den lokalen klimatologischen und edaphischen Bedingungen der Standorte der Weisstannenwälder in den tieferen Lagen. Vergleiche mit dem niederschlagsärmeren Schaffhauser Randen zeigen, dass dort, selbst in höheren Lagen bis gegen 900 m, kaum natürliche Verjüngung der Tanne beobachtet werden kann (vgl. ZOLLER, 1954b, S. 147 ff.).

5.2.5 Kontaktgesellschaften

Durch die Kombination von Eu-Fagion und Fraxino-Carpinion-Arten der Krautschicht sowie durch edaphische Faktoren ist die Stellung des Circaeo-Abietetum innerhalb der Fagetalia silvaticae gut gekennzeichnet. Kontaktgesellschaften im feuchteren Flügel der Fagetalia sind das Carici-remotae-Fraxinetum bzw. das Aceri-Fraxinetum.

Das Fagetum typicum bevorzugt etwas trockenere Böden. Es ist Kontaktgesellschaft im trockenen Flügel der Fagetalia.

5.2.6 Archivalischer Nachweis des Circaeo-Abietetum im Kanton Baselland

Für den Standort Chilpen weisen die im Kapitel 4 erwähnten archivalischen Dokumente darauf hin, dass das Gebiet des heutigen Circaeo-Abietetum mit grosser Wahrscheinlichkeit mindestens seit 1680 ständig bewaldet war.

Um 1970 standen die älteren, 30–35 m hohen Tannen in einem Alter von ungefähr 120 bis 140 Jahren.

Einige Angaben von BALSIGER (1898), die sich auf die Weisstannenwälder beziehen, seien hier erwähnt. Als Ergänzung zu den archivalischen Beweisen im Chilpen sind sie doch recht instruktiv. So wird unter anderem erwähnt, dass noch bis gegen Ende des 19. Jahrhunderts reine Weisstannenwälder eine bedeutend grössere Ausdehnung hatten als heute. Ihre Fläche wird im Kanton Baselland um 1880 mit 580 ha angegeben, wobei ein Waldbestand als rein bezeichnet wurde, «wenn ein und dieselbe Holzart mit mehr als 90% der Masse und Schirmfläche darin auftritt».

Als Region der Nadelhölzer bezeichnet Balsiger die Hochebenen des Tafeljuras. Diese werden mit einer Fläche von 2700 ha angegeben, das waren 18% der damaligen gesamten Waldfläche. Über diesen Standort schreibt er (S. 66 ff.): «Die Hochebenen liegen schon in der Region des Nadelholzes, welches von Natur hauptsächlich durch die Weisstanne und die Föhre, in geringerem Grade auch durch die Rottanne vertreten ist. Die reinen Nadelholzbestände haben sich zwar in den letzten Jahrzehnten sichtlich vermindert, aber auf den Plateaus von Rothenfluh, Wenslingen, Gelterkinden, Zunzgen etc. sind doch noch so ansehnliche Reste stehen geblieben, dass sie auch jetzt noch für ihren Standort höchst charakteristisch erscheinen. Dieser rasche Vegetationswechsel erklärt sich nicht etwa durch die grössere Erhebung über Meer, denn dieselbe beträgt im Mittel bloss 600 m, sondern eher durch die Ortslage und die Bodenbeschaffenheit.»

Von drei weiteren, tektonisch bedingten Höhenregionen charakterisiert BALSIGER (1898) den Waldbestand folgendermassen:

«Tiefebene: 270–400 m, mild, vor allem Eiche, dann Hagebuche und viele andere Laubhölzer, 1400 ha.

Einhänge der Täler: 350–600 m, Buche herrschend, dazu Eichen, Eschen, Ahorne und verschiedene Weichhölzer, wenn trocken auch Föhren, 6800 ha.

Hochketten: Region der Nadelhölzer und Buchen. Naturgemäss müsste hier die Weisstanne weit vorherrschen. Infolge einer summarischen Hiebsart hat sie an Terrain verloren und kommt nur noch in einzelnen älteren Beständen rein, sonst aber mit Buche und Rottanne gemischt vor. Fläche 3600 ha.»

Nach diesen Angaben betrug die damalige Waldfläche ungefähr 14 500 ha, heute (Stat. Jahrbuch des Kantons Basel-Landschaft 1975) sind es 15 204 ha. Erwähnenswert scheint mir noch eine Aufstellung von «Gemeinden mit viel Nadelholz» (BALSIGER, 1898). In diesen Zahlen sind allerdings auch Bestände enthalten mit weniger als 90% Weisstannenanteil, jedoch immer noch mit dominanter *Abies alba*. Aufgeführt ist hier nur eine kleine Auswahl von Gemeinden mit grösseren Nadelholzbeständen unter 650 m ü. M. Angaben in ha:

Rothenfluh 300, Liestal 145, Gelterkinden 100, Wenslingen 100, Zunzgen 60, Sissach 50, Bubendorf 46, Hemmiken 40, Zeglingen 40, Lupsingen 40, Buus, Oltingen, Ormalingen, Rünenberg mit je 30.

Übereinstimmend geht aus allen Angaben der letzten 100 Jahre eine deutliche Abnahme der Weisstannenwälder infolge Bewirtschaftung hervor.

Auf Grund der Tatsache, dass zur Zeit der Dreifelderwirtschaft der Waldbestand sehr viel kleiner war als heute, ist anzunehmen, dass auch Weisstannenwälder gerodet wurden. Wo sich der Boden zur Bewirtschaftung eignete, wurde er als Ackerland oder als Wytweide genutzt.

Die Waldungen, die im alten Kanton Basel zum grössten Teil im Besitze des Staates waren, gingen nach der Trennung an die Gemeinden über. Die Loskaufsumme, die gemäss Gesetz vom 18. August 1836 an den neuen Kanton Baselland zu bezahlen war (Staatsachtel), brachte viele Gemeinden in fast unüberwindbare finanzielle Schwierigkeiten. Zur Bezahlung der Schulden wurden entweder ganze Wälder wieder verkauft, oder man verwendete dazu den Erlös aus grösseren Holzschlägen. Auch später diente oft der Verkauf beträchtlicher Mengen von Holz zur Tilgung der Gemeindeschulden. So erhielt Anwil 1858 die Bewilligung, 400 Tannen abzuholzen, um die Schuld von Fr. 6000.– bezahlen zu können.

Dass sich diese anthropogen bedingten Strukturänderungen zeitlich viel weiter zurückverfolgen lassen, beweist ZOLLER (1962) auf Grund der oben erwähnten pollenanalytischen Untersuchungen für das Schweizer Mittelland. Seine Profile zeigen, dass sich, nach einer Periode des Ackerbaus und der Weidewirtschaft im Mittelalter, *Abies* zusammen mit *Picea* und *Pinus* neuerdings zu behaupten vermag. Von einer Wiederbewaldung mit *Abies* auf ehemaliger Viehweide aus neuerer Zeit berichtet BALSIGER (1898, S. 2): «Auf ein-

zelenen, besseren Stellen, wie zum Beispiel auf dem Plateau des Rothenflüher Berges, hat sich durch Absamung aus der Nachbarschaft ein schöner Weiss-tannenjungwuchs unter den alten Föhren angesiedelt.»

Ebenso wurde bis in die zweite Hälfte des letzten Jahrhunderts ein bedeutender Anteil des Grossholzes von Wenslingen als Viehweide benutzt. Alte Weidgräben sind heute noch erkennbar. Aus dem zur Verfügung stehenden Material muss der Schluss gezogen werden, dass heute neben ursprünglichen Circaeo-Abieteten auch anthropogen bedingte sekundäre Abies-Wälder bestehen.

5.3 Querco-Carpinetum

5.3.1 Standort und Vorkommen

Das Querco-Carpinetum ist, neben anderen Gesellschaften, Klimaxvegetation in der collinen Stufe. In Mittel- und Osteuropa gedeiht es in seiner reinsten Ausbildung in ziemlich trockenem, sommerwarmem Klima mit Niederschlägen unter 600 mm. In bezug auf die Böden nimmt es eine Mittelstellung ein. Sowohl zu trockene, sandige und wasserdurchlässige als auch zu nasse und zu stark grundwasserbeeinflusste Böden schliessen den Eichen-Hagebuchenwald aus. Das Trockenklima in diesen Gebieten hemmt *Fagus sylvatica* stärker als *Carpinus betulus*. Zunehmende Feuchtigkeit bei jährlichen Niederschlagsmengen von über 550–600 mm (vgl. ELLENBERG 1963, S. 196) fördert die Rotbuche in ihrer Konkurrenzkraft. Sie wirkt dann als bestandbildender Baum in den mehr oder weniger rotbuchenreichen Eichen-Hagebuchenwäldern mit. Im Gegensatz zu den von ELLENBERG erwähnten Angaben liegt in der Rheinebene um und unterhalb Basel der Übergang von den reinen zu den mit Rotbuchen durchsetzten Querco-Carpineten bei höheren Niederschlagsmengen. Die Grenze liegt dort bei ungefähr 700–750 mm. In der Schweiz sind ausschliesslich diese mit *Fagus* durchsetzten Gesellschaften beheimatet, so zum Beispiel das Querco-Carpinetum aretosum (ETTER 1943) des Mittellandes. Auf den kalkreichen Böden des Juras sind es die Kalk-Eichen-Hagebuchenwälder, die von der collinen Stufe bis auf die Plateauflächen des Tafeljuras, also bis ca. 600 m, reichen können. Sie sind dort Kontaktgesellschaft mit dem Carici-Fagetum, meist mit gleitendem Übergang. Der Uneinheitlichkeit dieser mehr oder weniger breiten Übergangszone ist es wohl zuzuschreiben, dass MOOR (1952, S. 191) das Querco-Carpinetum calcareum von ETTER (1943) seinem Carici-Fagetum calcareum zuordnet. Dabei darf nicht übersehen werden, dass das Querco-Carpinetum, ausser *Carpinus betulus* selbst, besonders in der Kontaktzone keine guten Charakter- und Differentialarten aufweist. Es gibt kaum Arten, die nicht auch in Fageten und andern Waldgesellschaften vorkommen. So entspricht die Bodenflora der Kalk-Eichen-Hagebuchenwälder weitgehend derjenigen

der im Jura auftretenden Buchenwälder. Besonders mit dem nicht zu trockenen Flügel des Carici-Fagetum ist die Artengarnitur der Krautschicht nahezu identisch.

Wenn oben die Verbreitung des Querco-Carpinetum bis zu einer Höhe von 600 m angegeben wird, so geschieht dies in der Annahme einer vermittelnden Stufe, die sich zwischen die reinen Buchenwälder und die reinen Eichen-Hagebuchenwälder einschiebt. Eine Ansicht, die in der Frage der Eichen-Hagebuchenwälder heute von vielen Autoren vertreten wird (vgl. ELLENBERG, 1963, S. 208 ff.).

5.3.2 Standort und Vorkommen im Untersuchungsgebiet

Es ist durchaus verständlich, dass im Untersuchungsgebiet über dem Carici-Fagetum, am Rande des Plateaus von Wittinsburg, Reste eines Querco-Carpinetum vorhanden sind. Nach der geologischen Karte des Hauensteingebietes von MÜHLBERG (1914) stockt es auf Haupttrogenstein. Dadurch weist dieser Boden eine bessere Drainage auf als die nach unten anschließenden Effingermergel mit dem darauf stockenden Carici-Fagetum. Der trockenere Boden ist damit ausgleichender Faktor für das doch eher feuchte Buchenklima im Untersuchungsgebiet.

5.3.3 Floristische Zusammensetzung

In der Baumschicht dominieren eindeutig *Carpinus betulus*, *Quercus petraea* und *Q. robur*. Am Gesamtbestand der Bäume mit einem Stammdurchmesser über 5 cm beläuft sich ihr Anteil auf ungefähr 75%. Etwa 10% beträgt der Anteil an *Fagus sylvatica*. Der Rest entfällt auf *Acer campestre*, *Acer pseudoplatanus*, *Prunus avium*, *Ulmus scabra*, *Sorbus aria* und *Tilia platyphyllos*. Von allen Arten erreicht *Carpinus betulus* die höchsten Deckungswerte, in den wenigen Aufnahmen wurde sie immer mit 5 notiert. Alle diese Angaben sind mit Vorsicht zu gebrauchen, da die Bestände infolge Bewirtschaftung durch Mittelwaldbetrieb stark gestört sind und die Artengarnitur zahlenmässig sicher verändert wurde. Die Bestandeshöhe beträgt knapp 20 m. Kurze, knickige Schaftformen herrschen vor, die Kronen sind meist grobästig und knorrig, vegetativ weit vom Wachstumsoptimum entfernt.

Die Strauchschicht ist artenarm und deckt im Durchschnitt höchstens 5%. Am häufigsten vertreten ist *Lonicera xylosteum*. Spärlich eingestreut sind *Rosa arvensis*, *Viburnum lantana*, *Corylus avellana*, *Ligustrum vulgare*, *Cornus sanguinea* und *Crataegus oxyacantha*.

Im Kapitel 5.3.2 wurde auf den unterschiedlichen Feuchtigkeitsgrad der beiden benachbarten Böden hingewiesen. Einen Hinweis darauf gibt das

Fehlen einiger hygrophiler *Carices*, vor allem von *Carex flacca* und *C. silvatica*. Von den Seggen ist einzig *Carex digitata* vertreten. Randliche Einstrahlungen von *Carex*-Arten aus der Krautschicht des benachbarten Seggen-Buchenwaldes sind allerdings möglich. Es scheint, dass *Carex montana* und *Carex alba* wegen Lichtmangel nicht aufzukommen vermögen. Ausserdem fehlen von den Fagion-Arten *Cephalanthera longifolia* und *C. damasonium*. Im Kapitel 5.3.1 wurde bereits allgemein auf die nahe Verwandtschaft der Krautschichten des trockenen Querco-Carpinetum und der Buchenwälder hingewiesen. Im Untersuchungsgebiet ist das Carici-Fagetum Kontaktgesellschaft; auch hier sind die beiden Krautschichten nahezu identisch (vgl. ELLENBERG, 1963, S. 192 und 204). Folgende wichtigste Arten sind zu verzeichnen: *Bromus benekeni*, *Fragaria vesca*, *Vicia sepium*, *Mercurialis perennis*, *Viola silvestris*, *Lamium galeobdolon*, *Asperula odorata* und *Glechoma hederacea*. Auch *Hedera helix* ist in der Krautschicht gut vertreten. Die Moos-schicht wird einzig durch *Fissidens taxifolius* repräsentiert, kümmerlich und ohne Deckungswert.

5.3.4 Sukzession und Entstehung

Wieweit das besprochene Querco-Carpinetum einen natürlichen Bestand darstellt, ist schwer zu beurteilen. Sicher ist, dass es durch den früheren Mittelwaldbetrieb in seinem Gefüge stark beeinflusst wurde und die Dominanz von Hagebuche und Eiche eine Folge der Bewirtschaftung darstellt (vgl. ELLENBERG, 1963, S. 209; MOOR, 1972, S. 32).

Ob und wieweit edaphische Faktoren in diesem Fall das Aufkommen eines Carici-Fagetum verhindern könnten, ist schwierig zu beurteilen. Eigentlich müsste, gerade wegen der Bewirtschaftung früherer Jahrzehnte, *Fagus silvatica* weit stärker vertreten sein oder sogar dominieren. Wurde doch im Mittelwaldbetrieb vor allem die Rotbuche auf Kosten anderer Laubholzarten stark gefördert. Wenn die Eichen als Überständler bevorzugt wurden und dies ihr heutiger starker Anteil am Bestand erklärt, so gilt dies nicht für *Carpinus betulus*. Als Brennholzlieferant ist sie *Fagus silvatica* unterlegen und bei der Durchforstung wurde sie jeweils der Buche untergeordnet (Aussage von Förstern).

Demgegenüber ist allerdings zu erwähnen, dass in bezug auf die Verjüngungskraft aus Stockausschlägen *Carpinus betulus* allen anderen Laubholzarten überlegen ist. Zusammen mit den Bodenbedingungen könnte dies ihren bedeutenden Anteil am Gesamtbestand erklären. Die starke Neigung des Bodens, im Mittel 30°–35°, schloss wahrscheinlich auch zur Zeit der Dreifelderwirtschaft eine landwirtschaftliche Nutzung aus. Der Nachweis, dass das Gebiet auch vor 300 Jahren schon bewaldet war, ist jedoch anhand alter Zeichnungen (MEYER, 1681, BÜCHEL, 1749) nicht möglich, da die Unterlagen zu wenig genau sind.

5.4 Coronillo-Quercetum

5.4.1 Standort und Vorkommen

Auf einem relativ flachgründigen Boden mit wenig mächtiger Mullhumusaufgabe stockt auf wasserdurchlässigem Haupttrogenstein ein verarmtes Coronillo-Quercetum.

Das ungeschichtete, teilweise gerundete, plattige Gestein wurde auf die Effingermergel aufgeschoben. F. MÜHLBERG (1915) bemerkt zur Entstehung dieser umgekehrten Reihenfolge der geologischen Schichten: «Da die Unterlage und Umgebung aus Effingerschichten bestehe, kann ich diese Erscheinung nur als Folge einer Ausschürfung durch ehemalige Gletscher erklären.» Vorherrschend ist südwestliche Exposition mit einer Neigung von 10°–15°. Hohes Porenvolumen mit einer guten Durchlüftung des Bodens ist kombiniert mit einer starken Wasserdurchlässigkeit. Diese Faktoren erklären hier das Gedeihen einer wärmeliebenden Gesellschaft.

5.4.2 Floristische Zusammensetzung

In der Baumschicht dominiert eindeutig *Quercus petraea* mit einem Anteil von ca. 90% der Individuenzahl.

Dazu gesellen sich *Sorbus aria*, *Prunus avium* und *Pinus silvestris*. Etwas weniger häufig treten auf: *Sorbus torminalis*, *Acer campestre*, *Acer pseudo-platanus*, *Fagus sylvatica* und *Pyrus communis*. Reichlich vertreten mit 17 Arten und einer Deckung zwischen 25% und 50% ist die Strauchschicht. Am häufigsten treten auf: *Ligustrum vulgare*, *Coronilla emerus*, *Lonicera xylosteum*, *Viburnum lantana* und *Prunus spinosa*. Weiter sind vorhanden: *Berberis vulgaris*, *Crataegus monogyna* et *oxyacantha*, *Rubus spec.*, *Rubus caesius*, *Rhamnus cathartica*, *Daphne mezereum*, *Cornus sanguinea*, *Rosa arvensis*, *Frangula alnus* und *Corylus avellana*. Reichlich bedeckt *Hedera helix* den Boden.

Die Krautschicht weist einen mittleren Deckungsgrad von ca. 20%–30% auf. Folgende wichtige Arten wurden notiert:

Bromus benekeni, *Brachypodium pinnatum et silvaticum*, *Carex flacca*, *Carex montana*, *Polygonatum officinale*, *Asarum europaeum*, *Fragaria vesca*, *Euphorbia amygdaloides*, *Viola silvestris*, *Sanicula europaea*, *Melittis melissophyllum*, *Asperula odorata*, *Galium mollugo*, *Solidago virgaurea*, *Bupleurum falcatum*, *Melica nutans*, *Carex digitata* und *Helleborus foetidus*.

5.4.3 Systematik

Die Zugehörigkeit zum (verarmten) Coronillo-Quercetum wird durch folgende Artengruppe dokumentiert:

Quercus petraea, *Sorbus aria*, *Acer campestre*, *Pyrus communis*, *Sorbus torminalis*, *Berberis vulgaris*, *Coronilla emerus*, *Rhamnus cathartica*, *Ligustrum vulgare*, *Bupleurum falcatum*, *Polygonatum officinale*, *Helleborus foetidus*.

Das Coronillo-Quercetum befindet sich unter solchen Standortbedingungen an seiner Existenzgrenze.

Der Einfluss aus den Fagetalia wird demonstriert durch das Auftreten folgender Ordnungscharakterarten:

Daphne mezereum, *Asperula odorata*, *Sanicula europaea*, *Asarum europaeum*, *Euphorbia amygdaloides*, *Melica nutans*, *Bromus benekenii*, *Viola silvestris*.

Er ist derart offensichtlich, dass sich die Frage stellt, ob diese Bestände nicht trotz der dominierenden *Quercus petraea* in den trockeneren Flügel des Carici-Fagetum zu stellen sind. Eine Zuordnung zu den entsprechenden Subassoziationen (vgl. MOOR 1972) ist allerdings nicht möglich. In Frage käme nach MOOR'scher Interpretation noch die Zuordnung zur deutlich mesophileren Assoziation des Lithospermo-Quercetum (MOOR, 1962, S. 177), obwohl die Charakterart *Lithospermum purpureo-coeruleum* nicht auftritt. Andererseits fehlen die Charakterarten *Quercus pubescens*, *Chrysanthemum corymbosum*, *Campanula persicifolia* und *Carex humilis*, um die Gesellschaft eindeutig dem xerophileren Coronillo-Quercetum zuzuordnen.

6 Anthropogene Ersatzgesellschaften

6.1 Tetragonolobo-Molinietum litoralis

6.1.1 Einleitung

In seiner Arbeit «Die Typen der Bromus-erectus-Wiesen des Schweizer Juras» (1954) beschreibt ZOLLER eingehend das Tetragonolobo-Molinietum litoralis als Assoziation des Mesobromion (S. 134 ff.). Auf Grund seines umfangreichen Untersuchungsmaterials gliedert er die Wiesen in eine trockene Asperula-cynanchica- und in eine feuchte Tofieldia calyculata-Subassoziation. In seiner Analyse über den Einfluss von Düngung, Mahd und Beweidung auf das Mesobromion (ebenda, S. 238 ff.) weist er bereits auf die Initialstadien und Schlussgesellschaften hin. Auf Grund dieser ersten Untersuchungen ging es nun darum, den Verlauf der Serie eingehender zu studieren und die einzelnen Stadien zu definieren.

6.1.2 Standort und Vorkommen

Das Hauptverbreitungsgebiet des Tetragonolobo-Molinietum litoralis liegt im Aargauer Jura. Vereinzelt finden sich Bestände im Basler, Solothurner und Berner Jura, oft fragmentarisch und mit Übergängen zu ihm nahestehenden Assoziationen des Mesobromion. Nach meinen Beobachtungen sind im Jura die *Ophrys sphecodes*-Standorte identisch mit dem Auftreten des Tetragonolobo-Mesobrometum. Es bevorzugt im allgemeinen südliche Expositionen, häufig sind jedoch auch nach West und Ost gerichtete Standorte anzutreffen. Es zeigt eine starke Bindung an tonig-mergelige Unterlage und konzentriert sich infolgedessen auf die Effingerschichten des Argovien im unteren Malm.

Im benachbarten Albisgebiet (Kanton Zürich) wird das Tetragonolobo-Mesobrometum ersetzt durch das Saturejo-Molinietum (KLÖTZLI, 1969). Vom östlich anschliessenden Randen beschrieb ZOLLER (1954b) das Thesio-bavari-Mesobrometum, das durch ganz ähnliche Standortbedingungen gekennzeichnet ist wie das Tetragonolobo-Molinietum litoralis. Ersatz-Gesellschaft ist ferner das Tetragonolobo-Mesobrometum der Schwäbischen Alb (KUHN, 1937). Ähnliche Bestände finden wir auch auf wechselfeuchten Stellen der Rhein-Alluvionen unterhalb Basel.

Die Höhenverbreitung der Gesellschaft liegt in der collin-submontanen Stufe. Nur ausnahmsweise wurde einmal ein kümmerlicher Standort auf 700 m ü. M. gefunden. (Genauere Angaben über die Assoziation in ZOLLER 1954b, S. 134 ff.) R. SCHMID (1972) beschreibt eine Tetragonolobo-Molinietum-Assoziation am Bürersteig. Trotz dem Auftreten von *Teucrium monta-*

num und *Carex humilis*, die normalerweise in dieser Gesellschaft fehlen, scheint uns die Zuordnung zu der von ZOLLER beschriebenen Assoziation eindeutig. Das Vorkommen dieser beiden Arten an Pionierstadien wird von SCHMID zu Recht als Einstrahlung von der benachbarten Chammerenfluh mit ihrem hohen Anteil an xerophilen Arten gedeutet.

6.1.3 Standort im Untersuchungsgebiet

Die Standorte des Tetragonolobo-Molinietum bieten im Untersuchungsgebiet sehr unterschiedliche Wachstumsbedingungen. Einerseits entstand durch tektonische Vorgänge eine vielfältige Oberflächengliederung, zum andern wechseln die hydrologischen Verhältnisse auf kurze Distanzen ganz erheblich. Quellhorizonte und Hangdruckwasser bewirken feuchte bis nasse Böden, die auch über längere Trockenzeiten feucht bleiben. Daneben finden sich trockene Kuppen, wechselfeuchte bis trockene, nach Süd und Südost geneigte Hänge sowie kleinflächige Mulden mit Staunässe. Bedingt durch die topographischen Verhältnisse bestehen wesentliche Unterschiede auch in der Insolation.

Alle diese Faktoren führten zu den heute feststellbaren Abweichungen in der Artengarnitur. Diese Unterschiede beziehen sich nicht auf die Differenzierung in die zwei Subassoziationen. Sie bestehen vielmehr innerhalb dieser beiden Ausbildungen des Tetragonolobo-Mesobrometum und gelten im wesentlichen nur für das Untersuchungsgebiet.

Folgende kurze Übersicht soll dies näher erläutern:

- Südwesthang: Arten- und mengenmässig reichhaltigste Flora des ganzen Untersuchungsgebietes. Auffallend reicher Bestand an *Gymnadenia odoratissima*. *Ophrys sphecodes* sehr häufig.
Nur hier gedeihend: *Cirsium tuberosum* und *Globularia cordifolia*. Sehr selten: *Ophrys apifera*. Es fehlt *Ophrys fuciflora*.
In Stadium 5: *Goodyera repens*.
- Westhang: Floristisch ähnlich wie der Südwesthang, jedoch ohne *Globularia cordifolia*, *Linum tenuifolium*, *Ophrys apifera*, *Ophrys fuciflora*.
Gut vertreten: *Ophrys insectifera*.
Teilweise dichter *Pinus silvestris*-Jungwuchs.
- Osthang: Nur hier gedeihend: *Cephalanthera rubra*, *Amelanchier ovalis*. Einziger Standort mit allen 4 im Gebiet vorkommenden *Ophrys*-Arten, jedoch *Ophrys apifera* und *O. fuciflora* selten. *O. sphecodes* weniger häufig als in den beiden oben erwähnten Standorten, *Inula salicina* fehlt.
- Plateau: *Ophrys sphecodes* fehlt, obwohl Stadien 2 und 3 vorhanden. Weiter fehlen: *Ophrys apifera*, *O. fuciflora*, *Linum tenuifo-*

lium, *Globularia elongata*. *Juniperus communis* stark dominierend. Stadium 1 nicht mehr vorhanden, Stadien 2–4 wesentlich artenärmer als an allen andern Standorten mit gleichen Stadien.

Im Gegensatz zu den unterschiedlichen Artengarnituren in den Stadien 1–4 ist die floristische Zusammensetzung in den wiederbewaldeten Stadien 5 und 6 homogen. Wesentlich unterscheiden sich natürlich in der Artenzahl der Krautschicht die feuchte und die trockene Subassoziation.

6.1.4 Floristische Zusammensetzung

ZOLLER (1954b) differenziert das Tetragonolobo-Molinietum litoralis in eine trockene *Asperula cynanchica*- und eine feuchte *Tofieldia calyculata*-Subassoziation. Diese Trennung stimmt auch mit den Untersuchungsbefunden im Chilpen überein. Dabei ist zu erwähnen, dass infolge der geologischen und tektonischen Verhältnisse beide Subassoziationen kleinflächig und mosaikartig eng nebeneinander auftreten können. Fliessende Übergänge auf kleinstem Raum sind vor allem dann gegeben, wenn infolge der Wasserundurchlässigkeit der Unterlage Mulden stärker bewässert werden als deren Randgebiete. Dabei ist die feuchte Subassoziation in den Stadien mit mehr oder weniger offener Vegetation wenig ausgeprägt und nur noch kleinflächig vorhanden.

Es steht deshalb zu wenig Aufnahmestoffmaterial der feuchten Subassoziation zur Verfügung, und vor allem wäre es wegen der zu geringen Grösse der Aufnahmeflächen zu wenig repräsentativ ausgefallen. Für das Fehlen grossflächiger Anfangsstadien der feuchten Sukzessionsreihe seien kurz folgende Gründe angeführt.

Es ist anzunehmen, dass schon bei der Einstellung der landwirtschaftlichen Nutzung im letzten Jahrhundert die feuchte Sukzession eine dichtere Rasendecke aufwies als die trockene Variante mit ihren teilweise fast vegetationslosen Initialstadien. Vor allem gilt dies, über den Rahmen vom Chilpen hinaus, für aufgelassene Rebberge. Es gilt jedoch auch für nicht mehr bewirtschaftete, trockene Äcker und Weidegebiete. Durch Viehtritt wird die Rasendecke auf trockenen, geneigten Böden sehr viel stärker und langanhaltender gestört als auf feuchten. Durch Abbau von Mergel, der den trockenen Stadien entnommen und als Dünger oder, auch in späterer Zeit noch, als Belag für Tennböden verwendet wurde, war zudem der normale Verlauf der Sukzession noch längere Zeit gestört.

Durch den schnelleren Abbau der Streuschicht ist die Humusbildung grösser als auf den vor allem im Sommer stark austrocknenden Böden der *Asperula cynanchica*-Subassoziation.

Die biologische Aktivität des Bodens unter dem dichten *Molinia*-Rasen war damit auch zu Beginn der feuchten Sukzessionsreihe grösser als im Roh-

boden der trockenen Variante. Der Holzzuwachs im aufwachsenden Wald ist auf frischen, feuchten Böden ungleich grösser als auf den nitratarmen, wenig aktiven der trockenen Serie.

Frühzeitiger als auf dem Mergelrohboden sind auch die Keimbedingungen für Laubbäume gegeben. Zu den initialen *Pinus silvestris* und *Quercus petraea* gesellen sich sehr bald *Acer pseudoplatanus*, *Sorbus aria*, *Fagus sylvatica* und in den feuchten Partien *Fraxinus excelsior*.

Es müssen demnach die Wachstumsbedingungen auf den feuchteren Böden der Effingermergel wesentlich günstiger sein als auf den trockenen. Damit erreicht die Sukzession in sehr viel kürzerer Zeit die artenärmeren Stadien 4 bis 6.

Grossflächiger sind im Untersuchungsgebiet die feuchten Stadien 4 und 5 erhalten (*Molinia litoralis*- und *Pinus silvestris*-*Molinia litoralis*-Stadium). Das Aufnahmematerial erlaubt hier, Beziehungen herzustellen zu der von ZOLLER (1954b) herausgearbeiteten feuchten Subassoziation des *Tetragonolobo-Molinietum litoralis*. Ein Vergleich der Differentialarten dieser Subassoziation von ZOLLER mit denjenigen im Untersuchungsgebiet zeigt folgendes Bild:

Tofieldia calyculata, *Parnassia palustris*, *Epipactis palustris* und *Potentilla erecta* nehmen im Chilpen eine eigenartige Sonderstellung ein. Während sie ZOLLER als Differentialarten der feuchten Entwicklungsreihe verwenden konnte, besiedeln sie im Chilpen regelmässig auch die trockensten Standorte der *Asperula cynanchica*-Subassoziation.

So gedeiht infolge der wechselfeuchten Eigenschaften der Effingermergel nachstehende eigenartige Kombination xerophiler und hygrophiler Arten: *Anthericum ramosum*, *Epipactis atropurpurea*, *Linum tenuifolium*, *Asperula cynanchica*, *Globularia cordifolia*, *Globularia elongata*, *Potentilla verna*, *Bupleurum falcatum*, *Aster amellus*, *Tofieldia calyculata*, *Parnassia palustris*, *Epipactis palustris*.

In Übereinstimmung mit ZOLLER (1954b) bleiben noch die Differentialarten *Equisetum arvense* und *Orchis maculata*.

Equisetum maximum, *Carex tomentosa* und *Silaum silaus* sind im Gebiet zu wenig verbreitet. Sie konzentrieren sich jedoch auch hier auf feuchte bis nasse Standorte. Dagegen ist es möglich, im *Pinus silvestris*-*Molinia litoralis*-Stadium weitere Differentialarten auszuscheiden: *Colchicum autumnale*, *Angelica silvestris* und *Lathyrus pratensis*. Letztere tritt auch bei ZOLLER nur in der feuchten Subassoziation auf, während die beiden ersteren in seinen Aufnahmen nicht erscheinen.

Dass bei ihm *Colchicum autumnale* und *Angelica silvestris* fehlen, erklärt sich aus der Tatsache, dass die beiden Arten erst in den Stadien der Wiederbewaldung auftreten, während das eigentliche, von ZOLLER beschriebene *Tetragonolobo-Molinietum litoralis* im Untersuchungsgebiet nur die Stadien 1–4 umfasst. *Colchicum autumnale* könnte im Chilpen geradezu als lokale Differentialart für das potentielle *Carici remotae*-*Fraxinetum* gelten.

Auch SCHMID (1972) erwähnt in seiner Arbeit das gemeinsame Vorkommen von Arten trockener und nasser Standorte. In offener Vegetation gedeihen dort in optimaler Ausbildung *Tofieldia calyculata* neben *Carex humilis*, *Asperula cynanchica*, *Teucrium montanum* und *Linum tenuifolium*. Diese eigenartige Artengarnitur ist für diese Subassoziation geradezu charakteristisch.

Potentilla erecta wird von ihm als indifferent bezeichnet, was auch durch den Befund im Chilpen bestätigt wird.

Eine gute Übereinstimmung der Differentialarten ergibt sich bei der trockenen Subassoziation.

Gemeinsam treten auf und gelten auch im Untersuchungsgebiet als Trennarten:

Anthericum ramosum, *Potentilla verna*, *Linum tenuifolium*, *Bupleurum falcatum*, *Teucrium chamaedrys*, *Globularia elongata*, *Asperula cynanchica*, *Campanula rotundifolia*, *Aster amellus*, *Carlina vulgaris*, *Centaurea jacea* ssp. *angustifolia*.

Zusätzlich zu diesen Spezies beschränken sich im Chilpen auf trockene Standorte: *Epipactis atropurpurea*, *Polygonatum officinale* und *Centaurea scabiosa*.

Epipactis atropurpurea fehlt in den Aufnahmen von ZOLLER, die beiden andern Arten kommen auch bei ihm nur in der trockenen Subassoziation vor (vgl. dazu untenstehende Tabelle).

Es ergibt sich folgender Vergleich der Differentialarten der beiden Subassoziationen:

Asperula cynanchica-Subassoziation

nur von ZOLLER (1954b) verwendet	gemeinsame Differentialarten	nur in vorliegender Arbeit verwendet
<i>Geranium sanguineum</i>	<i>Anthericum ramosum</i>	<i>Epipactis atropurpurea</i>
<i>Senecio erucifolius</i>	<i>Potentilla verna</i>	<i>Centaurea scabiosa</i>
	<i>Sanguisorba minor</i>	<i>Polygonatum officinale</i>
	<i>Linum tenuifolium</i>	
	<i>Euphorbia cyparissias</i>	
	<i>Bupleurum falcatum</i>	
	<i>Teucrium chamaedrys</i>	
	<i>Globularia elongata</i>	
	<i>Asperula cynanchica</i>	
	<i>Campanula rotundifolia</i>	
	<i>Aster amellus</i>	
	<i>Carlina vulgaris</i>	
	<i>Centaurea jacea</i>	
	ssp. <i>angustifolia</i>	

Tofieldia calyculata-Subassoziation

<i>Equisetum maximum</i>	<i>Equisetum arvense</i>	<i>Colchicum autumnale</i>
<i>Tofieldia calyculata</i>	<i>Carex tomentosa</i>	<i>Angelica silvestris</i>
<i>Parnassia palustris</i>	<i>Orchis maculata</i>	<i>Lathyrus pratensis</i>
<i>Potentilla erecta</i>	<i>Silaum silaus</i>	
<i>Centaurea jacea</i>		
ssp. <i>eu-jacea</i>		

Unter den «gemeinsamen Differentialarten» wurden alle Spezies aufgeführt, die in den Artenlisten übereinstimmend auftreten. Also auch diejenigen, die im Chilpen zu wenig verbreitet sind, um sie als Trennarten verwenden zu können.

Alle 11 Bromion-Verbandscharakterarten, die ZOLLER (1954b, S. 138 ff.) aufführt, sind auch im Untersuchungsgebiet vertreten:

Koeleria (ciliata) cristata, *Bromus erectus*, *Ophrys apifera*, *Ophrys sphecodes*, *Potentilla verna*, *Sanguisorba minor*, *Hippocrepis comosa*, *Gentiana germanica*, *Globularia elongata*, *Plantago media*, *Scabiosa columbaria*.

Weitere Charakterarten des Mesobromion erwähnt ELLENBERG (1963, S. 601). Davon sind in unseren Aufnahmen enthalten: *Ononis spinosa*, (von ZOLLER 1954b als lokale Charakterart ausgeschieden), *Anacamptis pyramidalis*, *Ophrys fuciflora*, *Orchis militaris*, *Carlina acaulis*, *Cirsium acaulon*, *Euphorbia verrucosa*, *Gentiana ciliata*, *Senecio erucifolius*.

Die Zuordnung der Pflanzengesellschaft im Untersuchungsgebiet zum Tetragonolobo-Mesobrometum wird weiter eindeutig belegt sowohl durch die Artengarnitur als auch durch die gemeinsam auftretenden Assoziationscharakterarten, wie sie ZOLLER (1954b, S. 138 ff.) für das Mesobrometum typicum und das Molinietum litoralis anführt.

Auf einige floristische Besonderheiten des Chilpen gegenüber der von ZOLLER (1954b) beschriebenen Assoziation sei noch kurz hingewiesen. Das Fehlen von *Tetragonolobus maritimus* ist sicher das auffallendste Merkmal. Eine Erklärung dafür würde einige Schwierigkeiten bieten. Ist sie doch in den Aufnahmen von ZOLLER (1954b) mit einer Stetigkeit von 70 bzw. 90 angegeben. Auch sind ihre nächsten Standorte nicht sehr weit vom Chilpen entfernt. Ferner fehlen *Filipendula hexapetala* und *Geranium sanguineum*, die in den andern Tetragonolobo-Mesobrometen immerhin noch mit einer Stetigkeit von 20 bzw. 40 auftreten. Nur an einer Stelle ist *Cirsium tuberosum* zu finden, die sonst zusammen mit *Filipendula hexapetala* engste Bindung an die oben erwähnte Gesellschaft aufweist. Als Besonderheit für den Chilpen muss noch das auffallend reiche Vorkommen von *Gymnadenia odoratissima* erwähnt werden, eine Art, die auch in andern Mesobrometen eher selten auftritt.

Eine weitere Bereicherung der Flora des Untersuchungsgebietes bilden *Epipactis atropurpurea*, *Crepis praemorsa*, *Hieracium piloselloides*, *Globularia cordifolia*, *Cynanchum vincetoxicum*, *Goodyera repens* und *Amelan-*

chier ovalis. Wohl sind diese Arten nicht selten, pflanzensoziologisch müssen sie aber doch andern Assoziationen zugeordnet werden und gehören nicht unbedingt zur Artengarnitur des Tetragonolobo-Molinietum litoralis.

6.1.5 Sonderstellung der floristischen Zusammensetzung gegenüber anderen Mesobrometen

Das Tetragonolobo-Molinietum litoralis gehört zur jurassisch-helvetischen Fazies des Mesobromion (ZOLLER 1954b). Unter den Assoziationen des Mesobromion nimmt es in bezug auf seine Artengarnitur eine Sonderstellung ein. Es vereinigt in sich xerophile und hygrophile Arten aus den trockenen und feuchten Assoziationen der jurassischen Mesobrometen. Wir finden, zumindest im Jura, in keiner Pflanzengesellschaft eine ähnliche Kombination ökologischer Gruppen auf gleichem Standort wie im Tetragonolobo-Molinietum. Wie schon mehrfach erwähnt, ist der uneinheitliche floristische Bestand bedingt durch die besonderen strukturellen und hydrologischen Eigenschaften des Bodens (s. ZOLLER 1954b, S. 145 ff., in vorliegender Arbeit Kap. 6.1.6).

In der Assoziation finden sich nach den Aufnahmen von ZOLLER (1954b), ergänzt durch eigene Aufnahmen, ungefähr 35% aller Spezies, die im Teucro-Xerobrometum und ungefähr 55%, die im Teucro-Mesobrometum vorkommen.

Darunter figurieren die ausgesprochen wärmeliebenden und trockene Standorte «bevorzugenden» Arten *Anthericum ramosum*, *Ophrys apifera*, *Epipactis atropurpurea*, *Potentilla verna*, *Geranium sanguineum*, *Linum tenuifolium*, *Bupleurum falcatum*, *Cynanchum vincetoxicum*, *Globularia elongata*, *Globularia cordifolia*, *Thymus serpyllum*, *Asperula cynanchica*, *Scabiosa columbaria* und *Aster amellus*.

Mit dem Colchico-Mesobrometum, der frischesten Mesobromion-Assoziation im Jura, weist das Tetragonolobo-Molinietum litoralis ungefähr 45% gemeinsame Arten auf. Meso- bis hygrophile Arten im Tetragonolobo-Molinietum sind *Equisetum maximum*, *E. arvense*, *Molinia coerulea* ssp. *litoralis*, *Carex panicea*, *C. tomentosa*, *Tofieldia calyculata*, *Orchis maculata*, *Epipactis palustris*, *Parnassia palustris*, *Silaum silaus* und *Succisa pratensis*.

Mit Ausnahme von *Equisetum maximum*, *E. arvense* und *Orchis maculata* treten nun alle die oben genannten xerophilen und hygrophilen Arten auf engstem Raum gemeinsam auf (vgl. Kap. 6.1.6). Im Untersuchungsgebiet Chilpen, wo diese mosaikartige Durchdringung von Pflanzen feuchter und trockener Standorte besonders augenfällig ist, mag es mit den starken tektonischen Störungen zusammenhängen. Die hydrologischen Verhältnisse der Effingermergel sind an sich schon recht kompliziert. Infolge von Quellhorizonten geringen Ausmasses liegen trockene und feuchte bis nasse Areale kleinflächig in dauerndem Wechsel nebeneinander. Der starken Wasserun-

durchlässigkeit wegen kann auch Oberflächenwasser, das sich in Mulden ansammelt, zu einer zeitweisen Vernässung des obersten Horizontes führen, ohne dass Bodenwasser stark daran beteiligt ist. Bezeichnend für die wechselfeuchten Böden der Effingermergel ist jedoch auch die Tendenz zur starken Austrocknung bei fehlenden Niederschlägen. Der Rohboden wird bei längerer Trockenheit bald einmal rissig, wodurch die Wasserverdunstung durch Poren zusätzlich verstärkt wird (vgl. ZOLLER 1954b, S. 146).

Diese gemeinsame Besiedlung eines Areales von Pflanzen sonst unterschiedlicher Standortansprüche ist eine Eigenheit aller Tetragonolobomolineten. Erhebliche Schwierigkeiten ergeben sich aus dieser Tatsache sehr oft bei den pflanzensoziologischen Aufnahmen und bei der Differenzierung der Assoziation in eine trockene und feuchte Variante, da eine bestimmte Grösse des Minimalareals der Aufnahmeflächen nicht unterschritten werden kann. Diese Schwierigkeiten ergeben sich vor allem bei der Abgrenzung homogener und genügend grosser Aufnahmeflächen bei der trockenen *Asperula cynanchica*-Subassoziation. Es treten in dieser zahlenmässig mehr Vertreter der feuchten Variante auf als umgekehrt (vgl. Kap. 6.1.6). So finden sich in der trockenen Variante ziemlich regelmässig folgende Spezies feuchter Standorte: *Carex panicea*, *C. tomentosa*, *Tofieldia calyculata*, *Epipactis palustris*, *Parnassia palustris*, *Succisa pratensis*, *Potentilla erecta* und *Molinia coerulea* ssp. *litoralis*.

Hingegen treten auf feuchten bis nassen Böden, die nur selten austrocknen, keine ausgesprochen trockenheitsliebenden Arten auf. Vereinzelt finden sich noch einige wenige Arten mit Hauptverbreitung in der trockenen Subassoziation wie *Genista tinctoria*, *Peucedanum cervaria*, *Hippocrepis comosa* usw. Das bedeutet, dass die Krautschicht der feuchten *Tofieldia calyculata*-Subassoziation in den meisten Beständen homogener zusammengesetzt ist als die trockene *Asperula cynanchica*-Subassoziation.

So ergibt sich in bezug auf die soziologische Struktur des Tetragonolobomolinetum *litoralis* folgendes Bild: Zwischen den zwei floristisch mehr oder weniger homogenen trockenen und feuchten Subassoziationen befindet sich eine breite Kontaktzone mit einem gemischten Bestand xerophiler, mesophiler und hygrophiler Arten, welche für die Assoziation zum mindesten ebenso charakteristisch ist wie die beiden definierten Subassoziationen selbst (vgl. ZOLLER 1954b, S. 134 ff.). Im Feld nimmt diese Kontaktzone mit ihrer gemischten Artengarnitur einen wesentlichen Teil des Gesamtareals ein.

Die Forderung der Einheitlichkeit der Gesellschaft in bezug auf den floristischen, ökologischen und dynamisch-genetischen Inhalt ist in dieser Assoziation nicht durchwegs erfüllt (vgl. BRAUN-BLANQUET, 1951, S. 17 ff.). Eine Trennung in zwei oder mehr Assoziationen ist nach unserer Meinung trotzdem kaum möglich. Einerseits wäre zu oft die Grösse des Minimal-Areals nicht gewährleistet, zum andern blieben in der breiten Kontaktzone der feuchten und trockenen Subassoziation die Probleme der Uneinheitlichkeit weiter bestehen, lediglich eingeschränkt auf ein etwas kleineres Areal.

6.1.6 Zur Konkurrenzkraft und ökologischen Amplitude einiger Arten des Tetragonolobo-Molinietum litoralis

Bei der Besiedlung jener Böden, auf welchen heute das Tetragonolobo-Molinietum litoralis gedeiht, spielten in bezug auf die zukünftigen Artenkombinationen verschiedene Faktoren eine wesentliche Rolle. Entscheidend war jene Bewirtschaftungsart, die vor Aufgabe der landwirtschaftlichen Nutzung zuletzt praktiziert worden war. Durch intensive Nutzung des Landes, so bei Ackerbau und Rebbau, wurden gegen Störung empfindliche Arten stärker zurückgedrängt als andere. Bei Weidebetrieb konnten sich Arten, die vom Vieh verschont wurden oder gegen Frass und Tritt wenig empfindlich waren, bereits ihren Platz sichern. Unter anderen sind dies *Pinus silvestris*, *Juniperus communis*, viele Gräser sowie *Carex*-, *Cirsium*- und *Carlina*-Arten. Bei extensiver Nutzung der oft nicht sehr ertragreichen Böden gab es jedoch auch einzelne Gebiete wie Waldränder, Borde, Ränder von Äckern und Rebbergen, auf welchen sich empfindlichere, konkurrenzschwache Arten halten konnten. Dies vor allem auch deshalb, weil anzunehmen ist, dass zumindest siedlungsferne Gebiete kaum oder gar nicht gedüngt wurden, so dass sich Arten des Flaumeichenwaldes, der submediterranen Flora und andere anzusiedeln und in die Nachbargebiete auszustrahlen vermochten. Dazu war eine langandauernde Selektion der Arten von Anfang an durch die unterschiedliche Qualität des Bodens gegeben, durch Unterschiede in Neigung und Exposition sowie durch mehr oder weniger grossen Wasser- und Tongehalt. In Verbindung mit der Konkurrenzkraft der Arten entwickelte sich auf Grund zahlreicher weiterer Faktoren das heutige Tetragonolobo-Molinietum litoralis als mehr oder weniger brachliegendes Folgestadium alter Wirtschaftsformen.

Solange die Bewirtschaftung andauert, befinden sich die Rasen in einem mehr oder weniger stabilen Gleichgewicht. Brache führt unterschiedlich schnell zu neuen Artenkombinationen. Ein entscheidender Faktor in der nun einsetzenden Sukzession stellt die Konkurrenzkraft der Arten dar. Sie bestimmt nun vor allem, welche Arten eliminiert werden und aus welchen Spezies sich die Schlussgesellschaft aufbaut.

Nach BRAUN-BLANQUET (1951, S. 391) kann die Konkurrenzkraft aus der Stoffproduktion und aus der daraus resultierenden Raumverdrängung indirekt ermittelt werden.

Die Auswertung der soziologischen Aufnahmen der Krautschicht ergab unter anderem eine Gruppierung der Arten in Abhängigkeit ihrer ökologischen Amplitude (Tab. 29 als Beilage). Auf Grund der Aussage von BRAUN-BLANQUET war es nun naheliegend, die Stoffproduktion dieser Arten näher zu betrachten, um zu vergleichen, ob die Zugehörigkeit zu einer bestimmten ökologischen Gruppe auch aus dieser Sicht gerechtfertigt erscheint.

Unsere Beobachtungen über Stoffproduktion und Konkurrenzkraft der einzelnen Arten erstreckten sich einerseits auf Pflanzen im Feld unter Wett-

bewerbsbedingungen und bei unterschiedlichem Nährstoffangebot. Andererseits wurde während sieben Jahren die vegetative Entwicklung von 32 Arten aus der Krautschicht des Untersuchungsgebietes im Versuchsbeet verfolgt. Der Abstand der Pflanzen wurde hier so gewählt, dass die Sprosse sich gegenseitig nicht konkurrenzieren konnten, ausserdem war das Nährstoffangebot für alle Pflanzen gleich gross.

Messungen des Trockengewichtes wurden nicht durchgeführt, die Stoffproduktion wurde lediglich auf Grund der pflanzensoziologischen Aufnahmen und zum Teil anhand von Spross- und Blattlängen bewertet (vgl. Tab. 29 sowie Tab. 25, Kap. 7.6.3).

In bezug auf die Stoffproduktion der Individuen lässt sich nun in den ersten vier Sukzessionsstadien folgendes feststellen: Beginnend mit dem Stadium 1 nimmt die Dichte der Krautschicht bis Ende Stadium 4 kontinuierlich zu. Diese Zunahme ist einerseits bedingt durch eine steigende Individuenzahl, andererseits durch vermehrte Stoffproduktion der einzelnen Individuen. Offenbar ist diese Tendenz die Folge eines Entwicklungs- und Reifeprozesses des Bodens.

Die noch unentwickelten und unreifen Böden des Tetragonolobol-Molinietum – es sind vor allem die Sukzessionsstadien 1 bis 3 mit mehr oder weniger offener Krautschicht – sind unter anderem durch eine ausserordentliche Nährstoffarmut gekennzeichnet. Vor allem sind in diesen tonig-mergeligen Rohböden die Stickstoff- und Phosphatverbindungen im Minimum enthalten (vgl. GIGON, 1967). Zudem sind bei fehlender oder nur schwach deckender Krautschicht die Bedingungen für die biologische Aktivität des Bodens äusserst ungünstig. Dies vor allem bei stärkerer Neigung in allgemein südlicher Exposition. Dementsprechend erfolgt hier der Sukzessionsverlauf bis zum geschlossenen Rasen bedeutend langsamer als auf ebenem Gelände oder in westlicher, östlicher und nördlicher Hanglage. Mit zunehmender Dichte der Vegetation erhöht sich auch langsam die Humusbildung, beginnend ab Stadium 3. Damit ändern sich auch die vorher recht ungünstigen Lebensbedingungen für die Bodenlebewesen. Extremwerte der Temperatur, der sommerlichen Austrocknung und des Bodenfrostes im Winter werden durch die Pflanzendecke erheblich gemindert, im Sommer verkrustet die Oberfläche des Bodens nicht mehr so stark. Die Mehrzahl der Faktoren, die in den Stadien 1 und 2 das Bodenleben störten oder weitgehend verhinderten, werden ausgeschaltet oder in ihrer Wirkung zumindest abgeschwächt.

Auffallend ist nun, dass die Arten der Krautschicht auf die sich stetig verbessernde Nährstoffversorgung ungleich reagieren. Während einige Arten ihre Stoffproduktion bis zum Stadium 5 um ein Vielfaches erhöhen, bleibt sie bei andern ungefähr gleich wie in den Stadien 1 und 2 mit dem geringsten Nährstoffangebot. Auf Grund ihrer unterschiedlichen Zunahme der produzierten Masse können die Arten im wesentlichen in zwei Gruppen zusammengefasst werden.

Eine erste Gruppe umfasst diejenigen Arten, die in den Stadien 1 bis 4 eine ungefähr gleichbleibend grosse Stoffproduktion aufweisen. Ihre Raumverdrängung nimmt in den dichteren, nährstoffreicheren Stadien 3 und 4 folglich nicht oder nur unbedeutend zu. Es sind dies die Arten der *Globularia elongata*-, der *Linum catharticum*- und der *Rhinanthus angustifolius*-Gruppe. In diese gleiche Gruppe gehören auch *Globularia cordifolia*, *Hieracium piloselloides* sowie alle im Gebiet vorkommenden Vertreter der Orchideen (vgl. Tab. 26).

Diese erste Gruppe umfasst demnach alle mehr oder weniger ausgeprägten stenöken Arten, die nur bis in die Stadien 3 oder 4 reichen. Im weiteren Verlauf der Sukzession unterliegen sie der zunehmend stärkeren Konkurrenz der übrigen Arten der Krautschicht sowie der nun dichter werdenden Strauch- und Baumschicht. Offensichtlich ist vor allem ein zu geringer Lichtgenuss auslesender Faktor.

In einer zweiten Gruppe sind alle jene Arten vereinigt, die bei allmählich besserer Nährstoffversorgung die Masse der Sprosse um ein Vielfaches erhöhen. Mit Ausnahme von *Gentiana ciliata* sind es die Spezies der *Hippocrepis comosa*-, der *Buphthalmum salicifolium*- und der *Euphorbia verrucosa*-Gruppe sowie die ersten sechs Vertreter der *Molinia-coerulea*-Gruppe.

Diese Arten vermögen sich infolge ihrer grösseren Stoffproduktion und auf Grund ihrer Lebensform an die veränderten Lichtverhältnisse in der dichteren Krautschicht anzupassen. Es muss bei dieser generellen Feststellung natürlich mit berücksichtigt werden, dass der Lichtbedarf der Arten unterschiedlich gross ist und dass gewisse Arten wahrscheinlich Baumschatten besser zu ertragen vermögen als den Schatten einer dichten Krautschicht. Allgemein bestätigt sich jedoch die Regel, dass die Konkurrenzkraft einer Art ungefähr parallel zur Grösse der Stoffproduktion verläuft.

Der zu Beginn dieses Kapitels erwähnte Versuch bestätigte übrigens die Beobachtungen im Feld. Bei gleich grossem Nährstoffangebot und unter Ausschaltung der Konkurrenz zeigten auch im Versuchsbeet die in der zweiten Gruppe erwähnten Arten ein ungleich stärkeres Wachstum des Sprosses als die in der Gruppe eins aufgeführten.

Dieser Zusammenhang zwischen gleichem Nährsalzangebot und ungleich grosser Wachstumsleistung erklärt auch die unheilvolle Wirkung intensiver Düngung auf die Artengarnitur der Mesobromion-Rasen. Im *Tetragonolobus-Molinietum litoralis* vermögen sich die stenöken Arten in den nährstoffärmeren Stadien deshalb zu behaupten, weil die potentiell konkurrenzstärkeren Pflanzen infolge Nährstoffmangels nur schlecht zu gedeihen vermögen. Diese stenöken Arten zeigen bereits bei geringem Nährstoffangebot eine fast optimale Wachstumsleistung. Dadurch sind sie in den ersten Sukzessionsstadien oder in ungedüngten Rasen im Wettbewerb den andern Arten zumindest ebenbürtig. Das Verschwinden stenöker Arten ist nach den bisherigen Untersuchungen nicht als Folge einer direkten Schädigung durch den Dünger zu betrachten. Vielmehr ist es eine indirekte Wirkung infolge Licht-

entzuges durch die nun grösseren Sprosse konkurrenzstärkerer Arten. Im oben erwähnten Versuchsbeet konnten jedenfalls bei keiner der Pflanzen aus dem Tetragonolobo-Molinietum offensichtliche Schäden festgestellt werden, auch nicht bei versuchsweise sehr intensiver Düngung mit handelsüblichen Kunstdüngern.

Während mehreren Jahren wurden in weiteren Versuchen vierzehn Orchideen-Arten, darunter die vier einheimischen *Ophrys*-Arten, in Kultur gehalten und ebenfalls zum Teil stark überdüngt. Auch hier traten keine Schäden auf, obwohl das Substrat periodisch mit einem Insektizid (Diazinon) behandelt werden musste. Eine Düngerfeindlichkeit der Orchideen konnte nicht beobachtet werden.

Folgende Beobachtung liess sich bei diesen Untersuchungen im Versuchsbeet anstellen: In Kultur gehaltene Erdorchideen werden, öfters als im Freiland, von Insektenlarven befallen. Die Frassschäden in den Knollen bringen die Pflanzen zum Absterben, das heisst die Knollen beginnen zu faulen. Fast ausschliesslich werden Knollen befallen, die in einer lockeren Erdmischung gezogen werden oder im Freiland in lockerem, humosem Boden wachsen. Nur ganz selten konnten diese Schäden bei Pflanzen auf schweren, tonigen Böden beobachtet werden. Frassschäden konnten auch bei fingerförmigen Knollen (*Gymnadenia*) sowie bei *Platanthera* beobachtet werden, nie jedoch bei Rhizomen. Das könnte zum Teil auch erklären, dass Orchideen mit Rhizomen (*Epipactis*, *Cypripedium* u. a.) im Garten leichter zu kultivieren sind als Orchideen mit Knollen (*Orchis*, *Ophrys* usw.).

Ich möchte an dieser Stelle Herrn Dr. Willi Eglin, Basel, für die Bestimmung des Insektes danken. Es handelt sich in den beobachteten Fällen um *Eumerus spec.*, eine Schwebfliegenart, deren Larven vor allem Liliaceen befallen.

ZOLLER (1954b, S. 145 f.) weist bei der Differenzierung des Tetragonolobo-Molinietum litoralis in eine feuchte und eine trockene Subassoziation auf die extremen edaphischen Verhältnisse der Standorte dieser Gesellschaft hin. Er zeigt, dass die xerothermen Differentialarten der *Asperula cynanchica*-Subassoziation um so häufiger auftreten, je tiefer im Sommer der Wassergehalt der Effingermergel absinkt. Umgekehrt ist eine Zunahme der feuchtigkeitsliebenden Differentialarten der *Tofieldia calyculata*-Subassoziation dort zu beobachten, wo der Boden auch im Sommer nicht allzu stark auszutrocknen vermag. Wir haben im Kapitel 6.1.5 bereits auf die Durchdringung der beiden Subassoziationen und auf die daraus resultierende Kombination xerophiler und hygrophiler Arten hingewiesen. Je nach den hydrologischen Verhältnissen des Standortes sind die beiden ökologischen Gruppen gleich stark vertreten oder es kann die eine die andere dominieren. Diese Kombination zweier ökologischer Gruppen unter gleichen Standortbedingungen ist pflanzensoziologisch eher eine Ausnahme. Einerseits vermögen danach im Tetragonolobo-Molinietum hygrophile Arten längere Trockenperioden zu überdauern, auch wenn, wie ZOLLER 1954b festgestellt hat, der Wasserver-

lust des Bodens bei starker Austrocknung grösser sein kann als im Teucrio-Mesobrometum (ZOLLER, 1954b). Andererseits vermögen sich xerophile Arten den meist feucht-kalten, tonig-mergeligen Böden anzupassen und zu überleben.

Typische Standorte für die beiden ökologischen Gruppen ausserhalb des Tetragonolobo-Molinietum sind im Jura normalerweise der Humuskarbonatboden für die wärmeliebenden und trockenheitsertragenden Arten und die Rendzina für die feuchtigkeitsliebenden Spezies. Je extremer die Eigenschaften dieser beiden Bodentypen werden, um so ausgeprägter und homogener erscheint die jeweils entsprechende ökologische Gruppe. Extremwerte ergeben sich bei den Humuskarbonatböden an sehr flachgründigen Südhängen mit intensiver Insolation über Rauracien oder Séquanien, bei der Rendzina (Argovien, Oxfordien) in schattigen Mulden mit Staunässe und Vergeleyung.

Welchen edaphischen Bedingungen die beiden ökologisch unterschiedlichen Artengruppen unterliegen, möge eine kleine Gegenüberstellung der «normalen» Eigenschaften der zwei Bodentypen zeigen.

	Bodeneigenschaften	
	Humuskarbonatboden (Kalksteinrendzina) Standort mehr oder weniger xerophiler Arten, zum Beispiel Teucrio-Xerobrometum	Rendzina (Mergelrendzina) Standort mehr oder weniger hygrophiler bis mässig xerophiler Ar- ten, zum Beispiel Tetragonolobo-Meso- brometum
Profil	meist flachgründig	meist tiefgründig
Textur		
Tongehalt	gering	sehr gross
Feinerdegehalt	gering	gross
Durchlüftung	stark	sehr gering
Luftkapazität	sehr gross	sehr gering
Wasserkapazität	gering	gross bis sehr gross
Struktur, Chemismus		
Humusgehalt	mässig bis gross	kein Humus
Krümelstruktur	gut	keine, nur Einzelkorn- struktur
pH-Wert	meist um 7	stark alkalische Reak- tion, über 7,5
CaCO ₃ -Gehalt an Oberfläche	gering	sehr gross

Allgemeine Eigenschaften

Wasserhaushalt	neigt zur Austrocknung	neigt zur Vernässung
Wasserdurchlässigkeit	sehr stark	sehr gering
Wärmehaushalt	warm	kalt
Bodenfauna	reich	sehr arm
Biologische Aktivität	gut	sehr gering bis mässig

Auffallend im Untersuchungsgebiet ist nun der mengenmässig unterschiedlich grosse Anteil der Xerophyten und Hygrophyten in den trockenen und feuchten Stadien 1 bis 4. Um diesen zahlenmässig erfassen zu können, wurde auf Grund von je zehn Aufnahmen an feuchten und trockenen Standorten die Stetigkeit folgender Arten ermittelt:

Hygrophyten: *Molinia coerulea* ssp. *litoralis*, *Tofieldia calyculata*, *Epipactis palustris*, *Parnassia palustris*, *Succisa pratensis*.

Xerophyten: *Anthericum ramosum*, *Epipactis atropurpurea*, *Linum tenuifolium*, *Bupleurum falcatum*, *Globularia elongata*, *Asperula cynanchica*.

Die Auswertung ergab folgendes Resultat:

	Stetigkeit in %
Xerophyten auf trockenem Standort	95
Xerophyten auf feuchtem Standort	10
Hygrophyten auf trockenem Standort	95
Hygrophyten auf feuchtem Standort	98

Dass sich die Stetigkeit der Xerophyten auf trockenem und diejenige der Hygrophyten auf feuchtem Standort im normalen Rahmen bewegen würden, war vorauszusehen. Hingegen überrascht der hohe Anteil der Hygrophyten an der Krautschicht der trockenen Standorte, ebenso sehr aber auch der umgekehrt geringe Anteil der Xerophyten auf feuchtem Standort.

Im Feld äussert sich dieses unterschiedliche Verhalten so, dass alle oben erwähnten Hygrophyten auch auf trockensten Kuppen zum Beispiel neben *Globularia cordifolia* zu gedeihen vermögen. Hingegen sinkt die Individuenzahl der trockenheitsertragenden Arten auf feuchten Böden sehr rasch ab, und sie verschwinden vollständig in den feuchtesten Stadien des Untersuchungsgebietes. Aus zahlreichen ökologischen Untersuchungen mit einer grösseren Anzahl Arten aus den Trocken- und Halbtrockenrasen, vor allem auch mit *Bromus erectus*, weiss man, dass diese Arten in Reinkultur eine weit grössere Amplitude aufweisen als bei natürlicher Konkurrenz (ELLENBERG, 1963, S. 626 ff.).

Da sich die Pflanzen in den ersten, noch lichten Sukzessionsstadien gegenseitig nicht oder kaum konkurrenzieren, wird die Besiedlung gleicher Standorte durch verschiedene ökologische Gruppen verständlich. Dass im

weiteren Verlauf der Sukzession die Xerophyten auf feuchten Standorten früher ausscheiden als die Hygrophyten auf trockenem Areal, ist höchstwahrscheinlich auch wieder eine Funktion der Konkurrenzkraft. Die oben vermerkte Stetigkeit von 10% bedeutet den Durchschnitt aus den ersten vier Sukzessionsstadien. Nur auf die beiden ersten Stadien bezogen, wäre die Stetigkeit höher.

Die meisten der hier beteiligten Xerophyten gehören zu den stenöken Arten, sie besitzen geringe Deckungswerte und müssen daher als konkurrenzschwach gelten. Auf trockenen Standorten sind sie den Hygrophyten ebenbürtig, da sie infolge morphologischer und physiologischer Anpassung Trockenheit besser zu ertragen vermögen und daher in ihrem Wachstum weniger stark gehemmt werden als die Hygrophyten. Diesen und andern konkurrenzstärkeren Arten fehlt auf trockenen Böden vor allem das Wasser, um zur optimalen Grösse heranwachsen zu können. Ihr Deckungswert und demzufolge auch der Lichtentzug gegenüber den Konkurrenten bleiben gering.

Anders gestalten sich die Verhältnisse auf feuchten Böden. Hier gedeiht *Molinia coerulea* optimal, ihre Wuchsleistung ist um ein Vielfaches grösser als an trockenen Standorten, sie gelangt zur absoluten Dominanz (vgl. Tab. 22 und Tab. 23, Kap. 7.6.2). In dichteren Stadien unterdrückt sie sowohl die Xerophyten als auch die konkurrenzschwachen Arten unter den Hygrophyten, obwohl diese hier in ihrem physiologischen Optimalbereich leben.

6.2 Tetragonolobo-Molinietum litoralis und seine Beziehungen zum Molinio-Pinetum silvestris (Pineto-Molinietum litoralis)

Auf Grund der floristischen Zusammensetzung der Krautschicht weist ZOLLER (1954b, S. 137 ff. und S. 238 ff.) auf den erheblichen Verwandtschaftsgrad zwischen dem Tetragonolobo-Molinietum und dem Molinio-Pinetum hin. Vergleicht man das Sukzessionsstadium 5 des Tetragonolobo-Molinietum mit den natürlichen Föhrenwäldern (Molinio-Pinetum), so stellt man auch in der Baum- und Strauchschicht eine weitgehende Übereinstimmung fest. In beiden dominiert *Pinus silvestris* bei den Bäumen, beigemischt finden sich in beiden Assoziationen zudem *Acer pseudoplatanus*, *Quercus petraea*, *Sorbus aria*, *Fagus sylvatica* und etwas seltener einige weitere Arten. Die Strauchschicht mit einem ebenfalls hohen Prozentsatz gemeinsamer Arten ist vertreten durch *Juniperus communis*, *Viburnum lantana*, *Ligustrum vulgare*, *Berberis vulgaris* und *Cornus sanguinea*.

Von den in beiden Assoziationen auftretenden Arten der Krautschicht seien nur die wichtigsten erwähnt. Es sind dies: *Calamagrostis varia*, *Sesleria coerulea*, *Molinia coerulea* ssp. *litoralis*, *Bromus erectus*, *Brachypodium pinnatum*, *Carex montana*, *C. flacca*, *Tofieldia calyculata*, *Anthericum ramo-*

sum, *Gymnadenia conopea*, *G. odoratissima*, *Epipactis atropurpurea*, *Potentilla erecta*, *Trifolium montanum*, *Lotus corniculatus*, *Hippocrepis comosa*, *Geranium sanguineum*, *Euphorbia cyparissias*, *Peucedanum cervaria*, *Gentiana ciliata*, *Teucrium chamaedrys*, *Prunella grandiflora*, *Origanum vulgare*, *Thymus serpyllum*, *Rhinanthus angustifolius*, *Galium verum*, *Succisa pratensis*, *Scabiosa columbaria*, *Aster amellus*, *Bupthalmum salicifolium*, *Crepis praemorsa*, *Centaurea scabiosa* und *Leontodon hispidus*.

Abgesehen von der meist stark unterschiedlichen Neigung besiedeln beide Gesellschaften Böden mit gleichen oder sehr ähnlichen edaphischen Bedingungen. Entweder handelt es sich beim Boden um mehr oder weniger stark tonhaltigen Mergel oder dann um Molasse, wie beim Molinio-Pinetum am Albis bei Zürich. Immer sind jedoch Neigung zur zeitweisen Vernässung oder oberflächlich starken Austrocknung, Wasserundurchlässigkeit und geringe biologische Aktivität Hauptmerkmale des Bodens. Bei ungefähr gleicher Exposition – beide Gesellschaften bevorzugen südöstliche bis westliche Lage – wird nun dementsprechend das Territorium auch durch gleiche ökologische Gruppen besiedelt, wobei der hohe Verwandtschaftsgrad der beiden Assoziationen offensichtlich wird. Die Kombination zweier ökologischer Gruppen mit xerophilen und hygrophilen Arten wird im Kapitel 6.1.5 dargestellt.

Beim Molinio-Pinetum sind es die regressiven Eigenschaften des Bodens, welche diese Assoziation zur Dauergesellschaft werden lassen, beim Stadium 5 des Tetragonolobo-Molinietum wurde der Boden sekundär zu einem Rohboden degradiert. Während das Molinio-Pinetum als eine primäre, natürliche Waldgesellschaft angesehen wird, entstand das Tetragonolobo-Molinietum sekundär auf Böden, die zum Teil während Jahrhunderten bewirtschaftet worden waren. Auch bei extensiver Wirtschaft wird der Boden in seiner Struktur und in seinem Nährstoffgehalt wesentlich beeinflusst.

Um den Verwandtschaftsgrad der beiden Gesellschaften charakterisieren zu können, ist es notwendig, beim Tetragonolobo-Molinietum das Sukzessionsstadium 5 zum Vergleich heranzuziehen. Nur hier entspricht die Deckung durch die Baum- und Strauchschicht denjenigen Werten, wie sie im Molinio-Pinetum auftreten, während in der Krautschicht der offenen Stadien 3 und 4 noch zahlreiche lichtliebende Arten vorhanden sind, die sowohl im Stadium 5 als auch im Molinio-Pinetum nicht mehr zu konkurrieren vermögen. Vor allem gilt dies für *Ophrys sphecodes*, *Linum tenuifolium*, *Globularia elongata*, *Ononis spinosa*, *Tetragonolobus maritimus*, *Centaureum pulchellum* u. a. (vgl. ZOLLER, 1954 b, ETTER, 1947 a, DAFIS, 1962, ELLENBERG und KLÖTZLI, 1972).

In bezug auf die soziologische Stellung ist nach unserer Auffassung zu unterscheiden zwischen dem primären, natürlichen Molinio-Pinetum silvestris und einem sekundären, anthropogen bedingten Sukzessionsstadium des Tetragonolobo-Molinietum litoralis.

1. Das natürliche Molinio-Pinetum, eng gefasst, stockt auf steilen, instabilen Mergel- oder Molasse-Rutschhängen. Durch Quellung und Rutschung des Bodens wird auf natürliche Weise verhindert, dass an Stelle der Föhre anspruchsvollere Laubbäume zur Dominanz gelangen und das Molinio-Pinetum im Bereich der Fagetalia in ein Carici-Fagetum oder in einen Laubmischwald umwandeln mit *Quercus petraea*, *Sorbus aria*, *Acer pseudoplatanus* und *Fraxinus excelsior*. Weitere Bodeneigenschaften wie Flachgründigkeit, Nässe und Austrocknung spielen dabei ebenfalls eine wichtige Rolle. Von entscheidender Bedeutung scheint jedoch die Steilheit des Hanges zu sein, die 1. eine frühere Bewirtschaftung ausschloss, 2. durch die Instabilität die Föhre als Pionier und Lichtholzart weniger stark beeinträchtigt als andere Baumarten und 3. die Bildung eines tiefgründigen Bodens verhindert.

Ein Beispiel dazu bieten die Föhrenwälder am Albis (DAFIS, 1962). Das reine Molinio-Pinetum findet sich hier nur auf flachgründigen, steilen Böden mit einer Neigung zwischen 40 und 45° (Gesellschaftseinheit I in DAFIS, 1962). Wird der Boden tiefgründiger und weniger steil, Neigung zwischen 25 und 30°, dominiert zwar immer noch *Pinus silvestris*, jedoch werden *Fagus sylvatica*, *Acer pseudoplatanus* und *Fraxinus excelsior* vitaler und steigen bereits in die Oberschicht auf (Gesellschaftseinheit III in DAFIS, 1962). In der Krautschicht fehlen alle charakteristischen Arten des Molinio-Pinetum; an ihre Stelle treten Arten der Buchenwälder: *Mercurialis perennis*, *Convallaria majalis*, *Euphorbia amygdaloides*, *Neottia nidus-avis*, *Paris quadrifolia*, *Sanicula europaea*, *Lilium martagon*, *Epipactis latifolia*, *Daphne mezereum*, *Viola silvestris* u. a.

ELLENBERG und KLÖTZLI (1972) vereinigen verschiedene Molinio-Pineten zu einem Cephalanthero-Pinetum silvestris. Die Standorte werden charakterisiert mit «mehr oder minder stabilisierten Mergelhängen». Anscheinend stehen auch diese Assoziationen dem Carici-Fagetum näher als dem Molinio-Pinetum, was durch die Dominierenden in der Krautschicht belegt wird. Unter anderen werden aufgeführt: *Carex montana*, *Cephalanthera longifolia*, *Epipactis latifolia*, *Knautia silvatica*, *Laserpitium latifolium*, *Melittis melissophyllum*, *Prenanthes purpurea*, *Carex alba*, *Hedera helix*, *Rosa arvensis*. Auch hier zeichnet sich die Tendenz ab, dass bei Stabilisierung des Bodens das Molinio-Pinetum durch andere Gesellschaften abgelöst wird.

2. Sekundäres, anthropogen bedingtes Molinio-Pinetum

Diese Gesellschaft findet sich, in der Schweiz vor allem im Jura, auf mäßig geneigten bis nicht allzu steilen Hängen, also in jenem heute aufgelassenen Gelände, das zur Zeit der alten Dreifelderwirtschaft noch als Acker oder Weideland genutzt worden war. Unter der Voraussetzung, dass nur an steilen, rutschigen Hängen die Bedingungen für das Molinio-Pinetum als Dauergesellschaft gegeben sind, muss das Molinio-Pinetum auf ehe-

maligem Kulturboden als Sukzessionsstadium des Tetragonolobo-Molinietum litoralis angesehen werden. Je nach Lage und Wassergehalt des Bodens führt die Sukzession im Bereich der Buchenwälder entweder zu einer eher trockenen Gesellschaft mit *Quercus petraea*, *Sorbus aria*, *S. torminalis* und *Acer pseudoplatanus*, zu einem Carici-Fagetum oder zu einer feuchteren Gesellschaft mit *Fraxinus excelsior*.

6.3 Sukzessionsstadien

6.3.1 Methode und Probleme zur Differenzierung der Sukzessionsstadien

Zur Differenzierung der sechs Sukzessionsstadien wurden folgende Kriterien verwendet:

- Differentialartengruppen der Krautschicht
- Deckung und Artenzahl der Krautschicht
- Differentialartengruppen der Moosschicht
- Deckung der Moosschicht
- Deckung und Artenzahl der Strauchschicht
- Deckung, Artenzahl und Höhe der Baumschicht

Die Differentialartengruppen wurden auf Grund von 102 Vegetationsaufnahmen erarbeitet. Arten mit gleicher ökologischer Amplitude wurden nach dem Verfahren von ELLENBERG (1956) zu ökologischen Zeigergruppen zusammengefasst und nach einer für die Gruppen besonders kennzeichnenden Spezies benannt. Abundanz und Dominanz wurden, wie bei den Waldgesellschaften, nach der Methode BRAUN-BLANQUET (1951) in einer kombinierten siebenteiligen Skala geschätzt. Auch hier wurde die von ZOLLER (1954 b) modifizierte Skala angewandt (vgl. Kap. 3.1).

Weitere soziologische Aufnahmen der Stadien 1 bis 4 in den Gebieten Hessenberg und Nettenberg N Effingen (Fricktal) wurden zu vergleichenden Studien herangezogen. Sie bestätigen die Befunde im Untersuchungsgebiet Chilpen. Es ist ebenfalls das kleinflächige Mosaik verschiedener, nebeneinanderliegender Stadien festzustellen. Mit Ausnahme von *Tetragonolobus maritimus* (im Chilpen nicht vorhanden), das in den Stadien 2 bis 5 auftritt, stimmen Artengarnitur und Differentialartengruppen mit denjenigen im Chilpen überein.

Vor allem der Frage des Verschwindens stenöker Arten galt die Begehung fast aller im Aargauer und Basler Jura noch vorhandenen und bereits verschwundenen Tetragonolobo-Mesobrometen. Als Zeigerarten für das Vorhandensein und den Zustand des Tetragonolobo-Molinietum litoralis dienten *Tofieldia calyculata*, *Ophrys sphecodes*, *O. insectifera*, *Rhinanthus*

angustifolius, *Cirsium tuberosum*, *Centaurium pulchellum*, *Gymnadenia odoratissima*, *Linum tenuifolium*, *Globularia elongata* und *Tetragonolobus maritimus*. Alle diese Arten weisen für die Stadien mit mehr oder weniger offener Krautvegetation einen grossen soziologischen Zeigerwert auf. Dabei zeigt im untersuchten Raum nur *Ophrys sphecodes* engste Bindung an das Tetragonolobo-Molinietum litoralis. In geringem Masse gilt es noch für *Filipendula hexapetala* und *Cirsium tuberosum*, die mit geringer Stetigkeit auch noch im Colchico-Mesobrometum erscheinen. Die übrigen Arten treten regelmässig auch in den andern Assoziationen des Bromion-Verbandes auf.

Der Befund stimmt auf allen untersuchten Standorten der Assoziation mit den Resultaten im Chilpen überein. Immer ist das Verschwinden dieser stenöken Arten dort festzustellen, wo intensive anthropogene Einflüsse oder aufwachsender Wald die synökologische Struktur grundlegend verändern. Bei 51 Aufnahmen konnten nur zweimal *Ophrys sphecodes* festgestellt werden, die sich auf regelmässig gemähten Wiesen noch kümmerlich zu halten vermochten. Bei beiden handelt es sich, trotz Düngung, um magere Wiesen auf Effingerschichten. Die eine befindet sich «Uf der Höhi» NE Densbüren, auf feuchter, tonig-lehmiger Unterlage stockend, die zweite im Raume «Ankenmatt» W Mahren, in südlicher Exposition und trocken.

Zur Differenzierung der Stadien müssen folgende Bemerkungen vorausgeschickt werden:

- Bei der Trennung pflanzensoziologischer Einheiten können im Gelände nie absolute Grenzen festgelegt werden. Kontaktzonen und fließende Übergänge zwingen den Pflanzensoziologen zu mehr oder weniger willkürlicher Abtrennung zweier Gesellschaftseinheiten.

Eine der Folgen davon ist, dass je nach Verlauf der Grenze die Zahl der Arten bei den Aufnahmen innerhalb einer Gesellschaft mehr oder weniger grossen Schwankungen unterworfen ist.

- Gleiche Schwierigkeiten gelten für die Differenzierung von Sukzessionsstadien.

Für die Artenzahl und Deckung der Krautschicht im Untersuchungsgebiet ergeben sich daraus in einzelnen Stadien oft beträchtliche Schwankungen. So kann zum Beispiel auf dem artenärmeren Plateau und am Osthang die Artenzahl dem Durchschnitt von Stadium 1 entsprechen, während die Aufnahme auf Grund der Deckung dem Stadium 3 zugeordnet werden musste. Für die 6 Stadien ergeben sich folgende Werte:

Stadium	1	2	3	4	5	6
Zahl der Arten	18–29	33–46	32–51	29– 51	19– 47	8–20
Deckung der Krautschicht (%)	3– 8	20–70	50–90	60–100	70–100	5–95

Obwohl die mittleren Werte für den Verlauf der Sukzession ein recht charakteristisches Bild ergeben (vgl. Tabelle 11, Kap. 6.5.1), sind zwischen den einzelnen Aufnahmen eines Stadiums doch beträchtliche Schwankungen

festzustellen. Die Gründe dafür werden, ausser den oben erwähnten, im Kapitel 6.1.3 erläutert.

Wegen der unterschiedlichen Artengarnitur bei verschiedener Exposition hätte man nun konsequenterweise die Aufnahmen eines jeden topographisch einheitlichen Gebietes zu einer eigenen Vegetationstabelle zusammenstellen müssen. Eine grössere Einheitlichkeit der Aufnahmen wäre damit gewährleistet gewesen.

Aus zwei Gründen konnte dieses Verfahren im Untersuchungsgebiet nicht angewendet werden:

- An keinem Standort sind alle 6 Stadien vereinigt.
- Je nach Standort (Exposition) sind einzelne Stadien in nur wenigen, kleinflächigen Arealen vorhanden, so dass zu wenig Aufnahmematerial zur Verfügung stand.

6.3.2 Differentialartengruppen (vgl. Tab. 29)

Differentialarten der Krautschicht

Im Rohboden und im Pionierstadium konstante Arten (ab Stadium 1). Konstant nur in mehr oder weniger offener Krautvegetation (Stadien 1 und 2).

Globularia elongata-Gruppe:

Globularia elongata, *Linum tenuifolium*, *Centaurium pulchellum*.

Konstant bis in den geschlossenen Rasen (Stadien 1-4)

Linum catharticum-Gruppe:

Linum catharticum, *Polygala amarella*, *Asperula cynanchica*, *Euphrasia rostkoviana*, *Gentiana germanica*, *Scabiosa columbaria*.

Konstant bis in den Föhrenwald (Stadien 1-5)

Hippocrepis comosa-Gruppe:

Hippocrepis comosa, *Sanguisorba minor*, *Campanula rotundifolia*, *Prunella grandiflora*, *Festuca ovina*, *Bupleurum falcatum*.

In mehr oder weniger offener Krautvegetation konstante Arten (ab Stadium 2)

Konstant nur in Rasenvegetation (Stadien 2-4)

Rhinanthus angustifolius-Gruppe:

Rhinanthus angustifolius, *Gymnadenia odoratissima*, *Tofieldia calyculata*, *Carex caryophyllea*, *Ophrys insectifera*.

Konstant bis in den Föhrenwald (Stadien 2-5)

Bupthalmum salicifolium-Gruppe:

Bupthalmum salicifolium, *Gymnadenia conopsea*, *Leontodon hispidus*, *Succisa pratensis*, *Epipactis palustris*, *Koeleria cristata*, *Parnassia palustris*, *Lotus corniculatus*, *Gentiana ciliata*.

In mehr oder weniger geschlossenem Rasen konstante Arten (ab Stadium 3)

Konstant bis in den Föhrenwald (Stadien 3–5)

Euphorbia verrucosa-Gruppe:

Euphorbia verrucosa, *Pimpinella saxifraga*, *Centaurea scabiosa*, *Crepis praemorsa*, *Aster amellus*, *Genista tinctoria*, *Briza media*, *Trifolium montanum*, *Platanthera bifolia*, *Carlina acaulis*, *Carlina vulgaris*, *Plantago media*, *Cirsium acaulon*.

In aufwachsendem Laubwald konstante Arten (Stadium 6)

Hedera helix-Gruppe:

Hedera helix, *Fragaria vesca*, *Cephalanthera damasonium*, *Mercurialis perennis*, *Sanicula europaea*, *Prenanthes purpurea*, *Viola silvestris*, *Rubus spec.*, *Lonicera xylosteum*, *Viburnum opulus*.

Differentialarten der Mooschicht

In mehr oder weniger offener Krautvegetation konstante Arten. Konstant bis in den geschlossenen Rasen (Stadien 2–4)

Ctenidium molluscum-Gruppe:

Ctenidium molluscum, *Ditrichum flexicaule*, *Rhytidium rugosum*, *Tortella tortuosa*.

Diese Artengruppe verhält sich ökologisch sehr ähnlich wie die *Rhinanthus angustifolius*-Gruppe unter den Kräutern.

In mehr oder weniger geschlossenem Rasen bis in den aufwachsenden Laubwald konstante Arten (Stadien 3–6)

Scleropodium purum-Gruppe:

Scleropodium purum, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Dicranum undulatum*, *Pleurozium schreberi*, *Fissidens taxifolius*, *Dicranum scoparium*.

In aufwachsendem Laubwald konstante Arten (Stadium 6)

Thuidium tamariscifolium-Gruppe:

Thuidium tamariscifolium, *Eurhynchium striatum*.

6.4 Trockene *Asperula cynanchica*-Subassoziation

6.4.1 Sekundäres Initialstadium, Stadium 1

6.4.1.1 Floristische Zusammensetzung

Bei 9 Aufnahmen (Tab. 29) beträgt die durchschnittliche Artenzahl der Krautschicht 21, bei den einzelnen Aufnahmen schwankt sie zwischen 18 und 29. Die Deckung der Krautschicht reicht von 3% bis zu 8% und beträgt im

	Chilpen			Hessenberg		
Höhenlage (m)	530	530	530	510	510	510
Exposition	SW	SW	SW	SSW	SSW	SSW
Neigung (°)	45	50	50	25	30	40
Deckung der Krautschicht (%)	5	5	5	5	5	5
<i>Globularia elongata</i>	-	+	-			-
<i>Linum tenuifolium</i>	-	-	-	-	-	-
<i>Centaureum pulchellum</i>		-	-			
<i>Epipactis atropurpurea</i>	-	-	-	-	-	
<i>Linum catharticum</i>	-	-	-	-		
<i>Polygala amarella</i>	-	-	-			-
<i>Asperula cynanchica</i>	-	-	-		-	
<i>Euphrasia rostkoviana</i>	-	+	-		-	-
<i>Gentiana germanica</i>	-	+	-	-		
<i>Scabiosa columbaria</i>	-	-	-		-	
<i>Hippocrepis comosa</i>	+	+	+	-		
<i>Sanguisorba minor</i>		+	-	+	-	-
<i>Campanula rotundifolia</i>	-	+	+	-		-
<i>Prunella grandiflora</i>	-	-	-			
<i>Festuca ovina</i>		-	-	-		
<i>Bupleurum falcatum</i>	-	-	-		-	
<i>Molinia coerulea ssp. litoralis</i>	-	+	-	+		
<i>Carex flacca</i>	+	+	-		-	-
<i>Carex montana</i>		+	-			
<i>Bromus erectus</i>	+	+	-	+	+	+
<i>Anthericum ramosum</i>	-		-	-	-	-
<i>Teurium chamaedrys</i>	+	+		+	+	+
<i>Viola hirta</i>	-					
<i>Potentilla verna</i>				-		-
<i>Bupthalmum salicifolium</i>				-		
<i>Salvia pratensis</i>					-	

Tab. 2: Aufnahmebeispiele aus dem sekundären Initialstadium im Tetragonolobo-Molinietum litoralis, trockene *Asperula cynanchica*-Subassoziation

Mittel 5%. Eine Baumschicht fehlt in den Aufnahme­flächen, randlich stehende *Pinus silvestris* wurden hingegen häufig notiert, ebenso deren Keimpflanzen in der Krautschicht. Die Strauchschicht fehlt ebenfalls. Als Keim- und Jungpflanzen treten folgende Straucharten auf: *Juniperus communis*, *Frangula alnus*, *Viburnum lantana*, *Cotoneaster tomentosa*.

Vergleichsaufnahmen in einem weiteren Tetragonolobo-Molinietum litoral­is auf dem Hessenberg (Fricktal, AG) ergeben folgendes Bild (Tab. 2): Bei gleichen durchschnittlichen Deckungswerten der Krautschicht liegt die durchschnittliche Zahl der Arten unter derjenigen im Chilpen. Sie beträgt dort, bei allerdings nur 3 Aufnahmen, 12 gegenüber 21 im Chilpen. Ein Umstand, der wohl darauf zurückzuführen ist, dass im ersteren grössere initiale Stadien vorhanden sind, so dass die Einstrahlung aus benachbarten, dichter besiedelten Flächen wesentlich geringer ist. Um die Einheitlichkeit der Aufnahmen zu wahren, konnte auch im Chilpen eine bestimmte minimale Grösse der Aufnahme­fläche nicht unterschritten werden. Infolgedessen mussten oft Übergänge zum Stadium 2 in die Aufnahme­flächen miteinbezogen werden.

Wie aus der Tabelle 2 hervorgeht, stimmt die Artengarnitur in den beiden Tetragonolobo-Molinieten weitgehend überein. Eine Abweichung in den Aufnahmen vom Hessenberg gegenüber denjenigen im Chilpen besteht lediglich in der Homogenität der einzelnen Aufnahme­flächen.

Das sekundäre Initialstadium ist floristisch durch drei Differentialarten­gruppen charakterisiert:

Globularia elongata-, Linum catharticum- und Hippocrepis comosa-Gruppe. Gegenüber dem Stadium 2 wird es abgegrenzt durch die Rhinanthus angustifolius- und durch die Buphthalmum salicifolium-Gruppe. Ausserdem wird es gegenüber 2 abgetrennt durch vier ausserhalb dieser beiden Gruppen auftretende Arten, die ebenfalls erst im Stadium 2 einsetzen: *Hieracium piloselloides*, *Ophrys sphecodes*, *Peucedanum cervaria* und *Potentilla erecta* (vgl. Tab. 29).

Die Zusammensetzung der Artengarnitur, welche das sekundäre Initialstadium besiedelt, wird vor allem durch drei Faktoren bestimmt:

- Sekundäre Initialstadien, die im heutigen Zeitpunkt durch den Menschen nur unwesentlich beeinflusst werden, finden sich nur noch an relativ steilen und allgemein nach Süden exponierten Hängen. Dadurch wird ein Mikroklima für xerophile Arten geschaffen. Der Boden und die bodennahen Luftschichten erwärmen sich relativ rasch. Im Winter schmilzt der Schnee sehr viel schneller weg als in der Umgebung, im Sommer wird die Austrocknung der oberen Bodenschichten stark begünstigt.
- Dadurch, dass der Boden in diesem Stadium im Winter meist aper ist – nach unseren Beobachtungen vermag sich der Schnee nur an wenigen Tagen zu halten –, tritt Bodenfrost mit Bildung von Kammeis sehr häufig auf (vgl. Kap. 6.4.1.2). Solange die Vegetationsdecke eine bestimmte Dichte nicht überschreitet und dadurch die Kammeisbildung verhindert,

vermögen sich nur jene Pflanzen zu halten, deren Wurzeln bereits im ersten Winter nach der Keimung genügend tief reichen. Andernfalls werden sie durch die Frostwirkung aus dem Boden herausgehoben und trocknen aus.

- Die hydrologischen Verhältnisse der Effingermergel werden als wechselfeucht bezeichnet. Das heisst, der Boden neigt zur Vernässung, trocknet aber andererseits auch sehr stark aus. Für den Wasserhaushalt der Pflanzen spielen der hohe Tongehalt und das geringe Porenvolumen eine weitere wichtige Rolle. Beide Faktoren bewirken eine Vergrösserung der Bodensaugkräfte, so dass die Saugkraft der Wurzeln sehr oft zu gering ist, um alles Kapillarwasser aufnehmen zu können. Der Boden ist dadurch, trotz noch vorhandenem Wasser, für die Pflanzen physiologisch trocken (vgl. MÜLLER, 1969, S. 34 ff., ZOLLER, 1954b, S. 145 ff.).

Weiter wechseln die hydrologischen Verhältnisse auch räumlich gesehen auf engstem Raume. Nahe nebeneinander finden sich trockene Standorte auf Kuppen, kleinen Wällen oder grösseren, tektonisch bedingten Erhöhungen und Quellhorizonte mit feuchten Arealen und wasserzügige Senken.

Aus diesen mikroklimatischen und edaphischen Gegebenheiten wird nun auch die floristische Zusammensetzung des Initialstadiums, eine Mischung aus xerophilen und hygrophilen Arten, verständlich. Daneben nimmt eine dritte Gruppe indifferenter Arten an der Erstbesiedelung teil. Diese Zusammensetzung der Artengarnitur gilt übrigens für alle Sukzessionsstadien 1 bis 5 der trockenen *Asperula cynanchica*-Subassoziation, nicht nur für das sekundäre Initialstadium. Ausgenommen davon sind alle feuchten Standorte der *Tofieldia calyculata*-Subassoziation. Hier fehlen die trockenheitsliebenden Spezies. Die Aufnahmen dieser Areale zeigen eine in bezug auf die Bodenansprüche homogene, aber artenarme Gesellschaft. Zu den mehr oder weniger xerophilen Arten, die im Initialstadium auftreten, zählen aus den drei oben erwähnten Differentialartengruppen die folgenden:

Globularia elongata, *Linum tenuifolium*, *Asperula cynanchica*, *Scabiosa columbaria* und *Bupleurum falcatum*. Dazu kommen vier weitere, ebenfalls wärmeliebende Arten, die nicht in eine der drei Artengruppen eingegliedert werden konnten:

Epipactis atropurpurea, *Anthericum ramosum*, *Teucrium chamaedrys* und *Bromus erectus*.

Von jenen Arten, die auf Grund der wechselfeuchten und zur Vernässung neigenden Eigenschaften des Bodens auch in der trockenen *Asperula cynanchica*-Subassoziation des *Tetragonolobo-Molinietum* vorkommen, sind im Stadium 1 folgende Spezies vertreten:

Centaurium pulchellum, *Parnassia palustris*, *Gentiana ciliata*, *Succisa pratensis*, *Molinia coerulea* ssp. *litoralis* und *Carex flacca*.

Weitere Arten, die im sekundären Initialstadium mit hoher Stetigkeit auftreten, sind in bezug auf Boden und Temperatur mehr oder weniger indiffe-

rent: *Linum catharticum*, *Polygala amarella*, *Euphrasia rostkoviana*, *Gentiana germanica* ssp. *eu-germanica*, *Hippocrepis comosa*, *Sanguisorba minor*, *Campanula rotundifolia*, *Prunella grandiflora*, *Festuca ovina*, ssp. *vulgaris* und *Carex montana*.

Eigentliche Mergelrohdboden-Pioniere fehlen, obwohl für die Erstbesiedlung karbonatreicher, trockenwarmer Standorte Arten wie *Linum tenuifolium*, *Asperula cynanchica*, *Anthericum ramosum*, *Teucrium chamaedrys*, *Epipactis atropurpurea*, *Bupleurum falcatum* und *Hippocrepis comosa* doch sehr charakteristisch sind.

Die ökologische Amplitude der Differentialarten reicht bei der *Globularia elongata*-Gruppe bis zum Beginn des dritten Stadiums. Bis Ende Stadium 4, also bis zur vollständigen Deckung der Krautschicht, reicht die *Linum catharticum*-Gruppe, bis Ende Stadium 5 die *Hippocrepis comosa*-Gruppe.

Noch konkurrenzstärker und offenbar noch mehr Schatten ertragend sind 6 Spezies, die in allen 6 Sukzessionsstadien auftreten: *Molinia coerulea* ssp. *litoralis*, *Carex flacca*, *C. montana*, *Bromus erectus*, *Anthericum ramosum*, *Teucrium chamaedrys*. In der Vitalität ist die Mehrzahl der im Stadium 4 noch auftretenden Arten stark bis sehr stark reduziert.

Zur Illustration des oft lebensfeindlichen Milieus sei als extremes Beispiel ein blühendes Exemplar von *Peucedanum cervaria* erwähnt. Statt einer normalen Sprosshöhe von ungefähr 70 bis 100 cm wies diese Pflanze eine solche von 5 cm auf. Entsprechend reduziert waren Blätter und Blütenstand ausgebildet (s. Abb. 7).

Es wurde bereits erwähnt, dass seit längerer Zeit bestehende, relativ unbeeinflusste sekundäre Initialstadien nur noch an stark geneigten Hängen in südlicher Exposition zu finden sind. Unter anderen Bedingungen ist die Sukzession längst weiter fortgeschritten. Diese Feststellung gilt sowohl für das nähere Untersuchungsgebiet Chilpen als auch für die übrigen Tetragonolobo-Molinieten im Raume des Basler und Aargauer Juras. Weitere Initialstadien sind dort noch vorhanden, wo durch neuere wirtschaftliche Massnahmen (Wegbau usw.) die Vegetation wieder zerstört wurde oder wo sie sich bei starker Besucherzahl infolge menschlichen Tretes nicht weiter entwickeln kann. Ein Gang durchs Gelände zeigt jedenfalls, dass nur noch vereinzelt Initialstadien anzutreffen sind, die seit längerer Zeit keinem intensiven menschlichen Einfluss mehr unterliegen. Ob dieser Zeitpunkt – das Ende jeglicher Bewirtschaftung – bei diesen Stadien in jene Epoche zurückreicht, wo auf Effingermergeln Rebberge aufgelassen, Acker- und Weidebetrieb sowie Mergelabbau eingestellt wurden, ist schwer zu entscheiden. Wenn dem so wäre, würde das bedeuten, dass diese initialen Stadien ein Alter zwischen ungefähr 50 und 80 Jahren aufweisen könnten.

6.4.1.2 Ökologie

Wie in anderem Zusammenhang erwähnt, handelt es sich beim Boden im Stadium 1 um eine initiale Rendzina. Über einer kompakten, tonig-mergeli-

gen Unterlage liegt eine wenig mächtige Schicht Feinerde mit Einzelkornstruktur. Der Übergang der beiden Horizonte vollzieht sich allmählich, ohne sichtbare Grenze. Das Porenvolumen ist vor allem bei Nässe sehr gering, ändert sich jedoch auch bei Austrocknung kaum, weil dann die oberste Schicht zu einer harten, bald einmal rissigen Kruste zusammenbackt. In nassem Zustand verwandelt sich dieser skelettreiche Boden in eine quelligplastische Masse, die bei stärkerer Neigung stark erodiert wird, was eine Besiedlung erschwert. Das erklärt auch, dass initiale Stadien vor allem bei stärkerer Neigung über einen längeren Zeitraum hinweg erhalten bleiben. Nur Pflanzen mit frühzeitig tiefgreifendem Wurzelwerk vermögen der Erosion standzuhalten. Dazu gesellt sich im Winter ein weiteres lebensfeindliches Element, der Bodenfrost. Bei aperem Boden gefriert in Strahlungs Nächten der nicht durch Vegetation bedeckte oberste Horizont. Die Wirkung des Frostes ist dabei wesentlich anders als beim Boden mit einer mehr oder weniger dichten Pflanzendecke. Im Extremfall, bei ausgeprägtem Frostwechsel-Wetter mit Tagstemperaturen über dem Gefrierpunkt und nächtlichem Frost, kommt es dabei zur Bildung von Kammeis (vgl. MÜLLER, 1969). Gruppen und einzelne Büschel faseriger Eisnadeln «wachsen» aus dem Boden heraus und heben die oberste Erdschicht vom Boden ab. Dabei entsteht ein bis zu 10 cm hohes, lockeres Gefüge aus Eis und Bodenteilchen mit zahlreichen kleineren und grösseren Hohlräumen. Beim Gefrierprozess werden Wurzeln zerrissen und ganze Pflanzen blossgelegt, wie man es vom «Auswintern» des Getreides her kennt. Flachwurzeln Arten und junge Pflanzen, deren Wurzelwerk nach den ersten Vegetationsperioden noch zu wenig tiefgreifend ist, werden durch diesen Prozess vernichtet, und zwar sowohl durch Frostwirkung als auch durch Austrocknung der nun freiliegenden Wurzeln.

Dass der Anteil an Pflanzen trockener Standorte in diesem offenen Stadium recht gross ist, kann nicht verwundern, sind doch die sich ansiedelnden Pflanzen recht oft extremen mikroklimatischen Bedingungen ausgesetzt. So kann zum Beispiel der Boden im Sommer, bei südlicher Exposition und ohne schützende Pflanzendecke, recht stark austrocknen. Gefördert wird diese Tendenz noch dadurch, dass der Boden keine Krümelstruktur, sondern Einzelkornstruktur aufweist. Beim Austrocknen wird er bald einmal rissig, so dass die Wasserverdunstung infolge Kapillarwirkung noch intensiver einsetzt (vgl. ZOLLER, 1954b, S. 146).

Treten zur Trockenheit noch hohe Bodentemperaturen hinzu – Temperaturmessungen in verschiedenen Tiefen und unterschiedlichen Stadien sind nachstehend in Tabelle 3 zusammengefasst –, so besteht die Wahrscheinlichkeit, dass viele Keimpflanzen austrocknen und zugrunde gehen.

Dass die Neigung des Bodens, seine Exposition und potentielle Trockenheit für die verzögerte Besiedlung des Stadiums 1 von ausschlaggebender Bedeutung sein müssen, ist im Chilpen deutlich zu erkennen. Angrenzend an das Stadium 1 mit Neigungen, die durchwegs grösser sind als ungefähr 25°, hat sich das nächstdichtere Stadium 2 überall dort entwickelt, wo der Boden

Tiefe in cm:	0,5	1	5	10	4 unter <i>Festuca ovina</i> - Horst
Temperaturen in °C	50°, 50° 51°, 55° 59°	40°, 40° 42°, 42° 42°	30°, 35° 36° 38°, 38°	30°, 30° 30°, 31° 31°	45°, 46° 46°, 46° 46°

Tab. 3: Bodentemperaturen im Stadium 1 vom 27. Juli 1971 um 14 h. Exposition SW, Neigung zwischen 30° und 40°. Lufttemperatur um 13.30 h 32,5°C, 1,70 m über Boden gemessen.

In jeder Tiefe wurden 10–15 Werte gemessen, gleichmässig verteilt auf die gesamte untersuchte Fläche. Es sind der untere und obere Extremwert sowie drei mittlere Werte aufgeführt. Gemessen wurde mit Quecksilber-Tauchrohrthermometern und mit Bimetall-Bodenthermometern.

Der einfacheren Vergleichsmöglichkeit wegen sind anschliessend auch die Temperaturmessungen in den Stadien 2–4 angeführt. Alle Messungen stammen vom gleichen Südwesthang wie diejenigen in Tab. 3. Wesentlich ist jedoch die Neigung in diesen drei Stadien. Die Messungen wurden an sonnigen Standorten durchgeführt. Baum Schatten wurde gemieden.

eine schwächere Neigung aufweist oder in eine weniger zur Austrocknung neigende Nordwest-Exposition übergeht. In ebener Lage oder bei geringeren Neigungen als ungefähr 25° ist die Sukzession überall weiter fortgeschritten. Bodenbedeckung durch die Vegetation unter 30% sind in diesem Falle nur noch an stark begangenen Orten vorhanden.

Im Sommer können im Stadium 1 extrem hohe Bodentemperaturen auftreten. Obwohl der Boden normalerweise eine geringe Wärmeleitfähigkeit aufweist – möglicherweise ändert sie sich bei oberflächlicher Zerbröckelung

Tiefe in cm:	1	5	10
Stadium 2	38°, 38° 38°, 40°	31°, 32° 33°, 34°	28°, 28° 29°, 29°
Stadium 3	24°, 25° 25°, 28°	23°, 24° 24°, 24°	21°, 21° 21°, 22°
Stadium 4	23°, 24° 25°, 26°	21°, 21° 22°, 22°	20°, 20° 21°, 21°

Tab. 4: Bodentemperaturen in den Sukzessionsstadien 2 bis 4. Messungen vom 27. Juli 1971 zwischen 13.30 h und 14.30 h. Temperaturangaben in °C. Lufttemperatur siehe Tab. 3. Es sind der untere und obere Extremwert sowie zwei mittlere Werte aufgeführt.

während längerer Trockenperioden – treten in Tiefen bis zu 5 cm Temperaturen auf, die an jene Werte heranreichen, die in skelettreichen und sich stark erwärmenden Humuskarbonatböden in extremer Lage gemessen werden.

In jeder Tiefe wurden 10–15 Werte gemessen, gleichmässig verteilt auf die gesamte untersuchte Fläche. Es sind der untere und obere Extremwert sowie drei mittlere Werte aufgeführt.

Gemessen wurde mit Quecksilber-Tauchrohrthermometern und mit Bimetall-Bodenthermometern.

Der einfacheren Vergleichsmöglichkeit wegen sind anschliessend auch die Temperaturmessungen in den Stadien 2–4 angeführt. Alle Messungen stammen vom gleichen Südwesthang wie diejenigen in Tab. 3. Wesentlich geringer ist jedoch die Neigung in diesen drei Stadien. Die Messungen wurden an sonnenigen Standorten durchgeführt, Baumschatten wurde gemieden.

Zwischen den Stadien 3 und 4 mit mehr oder weniger geschlossener Vegetationsdecke treten keine wesentlichen Temperaturdifferenzen mehr auf, während im Stadium 2 bis zu Tiefen um 5 cm die Werte doch noch wesentlich höher liegen, jedoch deutlich unter denjenigen im Stadium 1.

Wie die während einiger Jahre sporadisch durchgeführten Messungen zeigten, sind die winterlichen Bodentemperaturen in den ersten vier Stadien wesentlich ausgeglichener. Trotzdem können im Stadium 1 und im beginnenden Stadium 2 bei Frostwetter, aperem Boden und nur spärlich deckender Krautschicht gelegentlich Temperaturen auftreten, welche Wurzeln und Knollen von *Ophrys sphecodes* zu schädigen vermögen (vgl. Kap. 7.2.5.1).

Tiefe in cm	1	5	10
Stadium 1	-3° , -3° -4° , -4°	-2.5° , -2.5° -2.5° , -3°	-2° , -2° -2° , -2°
Stadium 2	0° , 0° -0.5° , -1°	0.5° , 0° 0° , -0.5°	1° , 0° 0° , -0.5°
Stadium 3	1° , 1° 0.5° , 0°	1° , 1° 0.5° , 0°	1.5° , 1.5° 1° , 0.5°
Stadium 4	2.5° , 2° 1° , 0.5°	2° , 1° 0.5° , 0°	2° , 1.5° 1.5° , 1°

Tab. 5: Bodentemperaturen in den Stadien 1 bis 4 vom 14. Dezember 1968, Messungen zwischen 14 und 15 h. Lufttemperatur -2,5°C, 1,70 m über Boden. Boden ohne Schneebedeckung, Himmel bedeckt. Die Temperaturmessungen wurden an den gleichen Standorten und mit gleicher Methodik durchgeführt wie in Tab. 3 angeben.

Tiefe in cm	1	5	10	20
Stadium 1	0°	0°	1°	1°
Stadium 2	0°	0.5°	1°	1°
Stadium 3	0.5°	1.5°	1.5°	2°
Stadium 4	0.5°	1.5°	1.5°	2°
Stadium 5	1.5°	2°	3°	3°

Tab. 6: Bodentemperaturen in den Stadien 1 bis 5 vom 31. Dezember 1968 um 16 h. Boden mit 5–10 cm Schnee bedeckt. Boden im Stadium 1 oberflächlich gefroren, in den übrigen Stadien nicht gefroren. Lufttemperatur -5°C , 1,70 m über Boden. Die folgenden Temperaturangaben sind Mittelwerte aus je vier Messungen.



Abb. 6: Sekundäres Initialstadium am Südwesthang. Nach links und nach unten ist das Gelände weniger steil, die Krautschicht geht über in das Stadium 2.



Abb. 7: Die «Grösse» der blühenden *Peucedanum cervaria* illustriert deutlich die extremen Lebensbedingungen, denen die Pflanzen im Stadium 1 teilweise unterliegen. Die Pflanze erreicht bei optimalen Bedingungen eine Höhe bis zu 150 cm.

Im etwas dichter bewachsenen Stadium 2 und im Stadium 3, den Standorten von *Ophrys sphecodes*, treten schädigende Temperaturen, wenn überhaupt, wohl nur ausnahmsweise auf; denn solange der Gefrierprozess im Boden andauert, bleibt durch Wärmeabgabe des gefrierenden Wassers die Temperatur konstant um 0°C. Infolge geringer Wärmeleitfähigkeit dauert der Gefrierprozess, je nach Tiefe der Lufttemperatur, ausserordentlich lange an, so dass tiefere Bodentemperaturen erst im Verlaufe recht strenger und langer Frostperioden auftreten.

Bei Schneebedeckung sind nur unwesentliche Differenzen der Bodentemperaturen festzustellen. Die Unterschiede zwischen den einzelnen Stadien wie auch in verschiedenen Tiefen sind gering.

Bei Vergleichsmessungen in einem Teucrio-Mesobrometum wurden am 30. Dezember 1968 mittlere Temperaturwerte ermittelt, die etwas höher liegen als im Tetragonolobo-Molinietum. Bei einer Schneebedeckung von 10cm und ähnlicher Neigung und Exposition wie im Chilpen schwankten die Temperaturen in den Tiefen von 1 cm bis zu 20 cm zwischen 1 und 4°C.

6.4.2 *Globularia elongata*-*Hieracium piloselloides*-Stadium, Stadium 2

6.4.2.1 Floristische Zusammensetzung

Bei 18 Aufnahmen beträgt die durchschnittliche Artenzahl in der Krautschicht 39, in den einzelnen Aufnahmen schwankt sie zwischen 33 und 46. Die Deckung der Krautschicht weist relativ grosse Schwankungen auf. Sie reicht von 20% bis 70% und beträgt im Mittel ungefähr 60%. Die Ursache dieser unterschiedlichen Deckungswerte innerhalb des gleichen Sukzessionsstadiums ist durch die Exposition der Aufnahmeflächen, durch deren Lage im Gelände sowie durch den wechselnden Wassergehalt des Bodens gegeben.

An sonnigen, eher trockenen Standorten vermögen sich die lichtliebenden Arten, die unter anderen das zweite Stadium kennzeichnen, auch bei relativ dichter Krautschicht noch zu behaupten. Die Krautschicht ist in diesem Stadium noch niedrig, da die in späteren Stadien stark konkurrenzierenden Arten nur reduziert gedeihen. Deshalb ist ein minimaler Lichtgenuss auch für lichtbedürftige, stenöke Arten gewährleistet. So erreicht zum Beispiel *Molinia coerulea* ssp. *litoralis* – eine potentiell konkurrenzstarke Art – eine durchschnittliche Blattlänge von nur 15 bis 20 cm, ihr durchschnittlicher Deckungswert liegt unterhalb 10%.

Liegt die Aufnahmefläche in bezug auf die Insolation ungünstiger oder im Baumschatten, so ändert sich die Artengarnitur rasch, auch wenn der Deckungswert der Krautschicht unterhalb von 50% liegt. Infolge des allgemein geringeren Lichtgenusses der Pflanzen setzen heliophile Arten in diesem Fall bereits bei weniger dichter Krautschicht aus als an sonnigen Standorten.

Das Stadium 2 ist gegenüber 1 floristisch gekennzeichnet durch das Auftreten dreier neuer Differentialartengruppen. In der Krautschicht sind es die *Rhinanthus angustifolius*- und die *Buphthalmum salicifolium*-Gruppe. Bei den Moosen tritt die *Ctenidium molluscum*-Gruppe auf mit *Ctenidium molluscum*, *Ditrichum flexicaule*, *Rhytidium rugosum* und *Tortella tortuosa*. *Ctenidium molluscum* erreicht beträchtliche Deckungswerte bis zu 30%, während *Tortella tortuosa* bei einer Stetigkeit von 27 nur in kleinflächigen Polstern gedeiht. Abgetrennt gegen das Stadium 3 wird es durch das Fehlen der *Euphorbia verrucosa*-Gruppe, deren 13 Arten jedoch bereits auch in den dichteren Partien des Stadiums 2 auftreten. Eine weitere Abgrenzung ist gegeben durch die *Globularia elongata*-Gruppe, deren Arten *Globularia elongata*, *Linum tenuifolium* und *Centaurium pulchellum* im Stadium 3 aussetzen.

Nicht in den Differentialartengruppen enthalten sind folgende Spezies, die im Stadium 2 erstmals auftreten: *Globularia cordifolia*, *Hieracium piloselloides*, *Ophrys sphecodes*, *Peucedanum cervaria* und *Potentilla erecta*. *Globularia cordifolia* und *Hieracium piloselloides* sind im Untersuchungsgebiet die einzigen stenöken Arten, die eng nur an das Stadium 2 gebunden

Tab. 7

	Chilpen		Hessenberg	
Höhenlage (m.ü.M.)	525	530	510	510
Exposition	SW	SW	SSW	SSW
Neigung (°)	5	20	15	10
Deckung Strauchschicht	3	-	-	-
Deckung Krautschicht (%)	60	60	25	30
Deckung Mooschicht (%)	1	3	1	-
<i>Molinia coerulea ssp. litoralis</i>	1	2	1	1
<i>Festuca ovina</i>	+	+	+	-
<i>Bromus erectus</i>	1	1	+	+
<i>Carex flacca</i>	1	2	+	+
<i>Carex montana</i>	1	1	+	+
<i>Tofieldia calyculata</i>	1	+	-	-
<i>Anthericum ramosum</i>	-	-	-	-
<i>Ophrys muscifera</i>	-	-	-	-
<i>Ophrys sphecodes</i>	-	+	-	-
<i>Gymnadenia conopea</i>	-	-	-	-
<i>Gymnadenia odoratissima</i>	-	-	-	-
<i>Epipactis atropurpurea</i>	-	-	-	-
<i>Epipactis palustris</i>	-	-	-	-
<i>Parnassia palustris</i>	+	+	-	-
<i>Potentilla erecta</i>	1	2	+	-
<i>Sanguisorba minor</i>	-	-	-	-
<i>Lotus corniculatus</i>	+	+	+	+
<i>Tetragonolobus maritimus</i>	-	-	1	+
<i>Hippocrepis comosa</i>	+	1	+	+
<i>Linum catharticum</i>	-	-	-	-
<i>Linum tenuifolium</i>	+	-	-	-
<i>Polygala amarella</i>	-	-	-	-
<i>Polygala vulgaris</i>	-	-	-	-
<i>Euphorbia verrucosa</i>	-	-	-	-
<i>Bupleurum falcatum</i>	-	-	-	-
<i>Peucedanum cervaria</i>	-	-	+	+
<i>Gentiana germanica</i>	+	-	-	-
<i>Prunella grandiflora</i>	1	2	1	+
<i>Euphrasia rostkoviana</i>	+	+	-	-
<i>Rhinanthus angustifolius</i>	+	+	-	-

	Chilpen		Hessenberg	
Höhenlage (m.ü.M.)	525	530	510	510
Exposition	SW	SW	SSW	SSW
Neigung (°)	5	20	15	10
Deckung Strauchschicht	3	-	-	-
Deckung Krautschicht (%)	60	60	25	30
Deckung Mooschicht (%)	1	3	1	-
<hr/>				
<i>Globularia elongata</i>	+	-	-	-
<i>Asperula cynanchica</i>	+	-	-	-
<i>Succisa pratensis</i>	1	2	-	-
<i>Scabiosa columbaria</i>	+	-	-	-
<i>Buphthalmum salicifolium</i>	+	-	-	-
<i>Leontodon hispidus</i>	+	-	-	-
<i>Hieracium piloselloides</i>	+	-	-	-

Tab. 7: Aufnahmebeispiele aus dem Stadium 2 des Tetragonolobo-Molinietum litoralis. Es sind je zwei Aufnahmen aus den Gebieten Chilpen und Hessenberg aufgeführt.

sind, während die ökologische Amplitude bei allen andern Arten oder Artengruppen weiter reicht und mehrere Stadien umfasst.

Neben den im Stadium 1 bereits erwähnten hygrophilen Arten erscheinen im Stadium 2, auch in der trockenen *Asperula cynanchica*-Subassoziation: *Tofieldia calyculata*, *Epipactis palustris*, *Succisa pratensis*. Dabei zeigen alle normales Wachstum mit Ausnahme von *Succisa pratensis*, deren Sprosshöhe etwas geringer ist als in den Stadien 3 und 4, in bezug auf die Ausbildung der Blattrosetten jedoch ebenfalls optimales Gedeihen zeigt. Den bedeutendsten Anteil an der dichter werdenden Krautschicht haben, neben der bereits erwähnten *Succisa pratensis*: *Molinia coerulea* ssp. *litoralis*, *Carex flacca*, *Carex montana*, *Bromus erectus*, *Hippocrepis comosa*, *Prunella grandiflora*, *Festuca ovina*, *Potentilla erecta*, *Lotus corniculatus* und *Parnassia palustris*.

Ophrys sphecodes tritt im beginnenden Stadium 2 erstmals auf, während der Keimphase ausschliesslich im Schutze anderer Pflanzen gedeihend (vgl. Kap. 7.4).

Erstmals treten im Stadium 2 Sträucher auf: *Juniperus communis* und – auf Grund der geringen Höhe ebenfalls zur Strauchschicht zählend – *Pinus silvestris*. An verschiedenen Standorten, so vor allem in Südwest-Exposition, weisen diese verkrüppelt wachsenden Föhren ein recht bedeutendes Alter auf. *Berberis vulgaris* und *Frangula alnus* gesellen sich gegen Ende des Stadi-

ums 2 ebenfalls zur Strauchschicht, während sie im Stadium 1 nur als kümmerliche Pflänzchen zu gedeihen vermögen.

Für den Sukzessionsverlauf ist es übrigens diagnostisch nicht unerheblich, dass im Schutze der Krautschicht bereits Samen von folgenden Laubbäumen zu keimen vermögen: *Sorbus aria*, *Acer pseudoplatanus*, *Quercus petraea* und bereits *Fagus sylvatica*. Allerdings gedeihen sie nur kümmerlich.

6.4.2.2 Ökologie

Der Boden ist bis an die Oberfläche skelettreich, weiterhin ohne Krümelstruktur und ohne Humusanlagerung. Sein pH-Wert liegt um 7,5. Infolge der teilweise geringen Bedeckung kann er auch im Stadium 2, ähnlich wie im Initialstadium, im Sommer stark austrocknen. Im Winter ist immer noch Bildung von Kammeis möglich. Beide Faktoren tragen erheblich dazu bei, dass der Verlauf der Sukzession verlangsamt wird, so dass im Untersuchungsgebiet immer noch Standorte des Stadiums 2 vorhanden sind, wenn auch nicht mehr in bedeutendem Ausmass. Es vermag sich vor allem dort noch zu halten, wo eine gewisse Neigung des Bodens und starke menschliche Beeinflussung durch Tritt eine dichtere Besiedlung erschweren.



Abb. 8: Stadium 2 am Südwesthang im Sommer.



Abb. 9: Stadien 2 (rechts) und 3 (links) mit markierten *Ophrys sphecodes*. Die Aufnahme zeigt einen Ausschnitt aus der Dauerfläche 2 (vgl. Kap. 7.6.4).

6.4.3 *Ophrys sphecodes*-*Scleropodium purum*-Stadium, Stadium 3

6.4.3.1 Floristische Zusammensetzung

Die Artenzahl der Krautschicht liegt im Stadium 3 etwas höher als im vorhergehenden Stadium. Bei 13 Aufnahmen schwankt sie zwischen 32 und 51 und beträgt im Durchschnitt 43. Ihre Deckung liegt zwischen 50% und 90%, im Mittel bei ungefähr 80%.

Die Moosschicht setzt sich aus 11 bodenbewohnenden Arten zusammen mit einer mittleren Deckung von 10%–15%.

9 Straucharten, vier davon regelmässig vorkommend, weisen eine durchschnittliche Deckung von ungefähr 10% auf. Eine eigentliche Baumschicht fehlt, hingegen tritt *Pinus silvestris* wie im Stadium 2 in der Strauchschicht regelmässig auf.

Gegenüber dem Stadium 2 wird das dritte Sukzessionsstadium durch die 13 Arten umfassende *Euphorbia verrucosa*-Gruppe floristisch getrennt. Entsprechend der Kontinuität einer Sukzession treten diese Arten bereits Ende Stadium 2 auf, ihre ökologische Amplitude reicht bis Ende des *Pinus silvestris*-*Molinia litoralis*-Stadiums. Diagnostisch wichtig aus dieser Artengruppe, zugleich auch mit hoher Stetigkeit auftretend, sind die folgenden:

Euphorbia verrucosa, *Pimpinella saxifraga*, *Centaurea scabiosa*, *Crepis praemorsa*, *Aster amellus*, *Genista tinctoria*, *Trifolium montanum* und *Plantago media*. Eine weitere Differenzierung gegenüber den beiden vorhergehenden Stadien ist durch die *Globularia elongata*-Gruppe möglich. Ihre drei Arten, die bereits erwähnte sowie *Linum tenuifolium* und *Centaureum pulchellum* setzen im beginnenden Stadium 3 aus. *Linum tenuifolium* kann zwar in lichterem Partien des dritten Stadiums noch optimal gedeihen, ihre Stetigkeit nimmt jedoch in der dichter werdenden Krautschicht rasch ab.

Die Trennung gegenüber dem folgenden vierten Stadium ist nur durch zwei Arten gegeben: *Ophrys sphecodes* und *Epipactis atropurpurea*. Der differentialdiagnostische Wert der beiden Arten, vor allem von *Ophrys sphecodes*, ist jedoch so evident, dass eine Trennung in zwei Sukzessionsstadien gerechtfertigt erscheint. *Ophrys sphecodes* reagiert mit ihrer wintergrünen Blattrosette sehr empfindlich auf den verminderten Lichtgenuss im Stadium 4, verursacht durch die zunehmende Dichte der Streueschicht (vgl. Kap. 7.3.4). Im Tetragonolobo-Molinietum litoralis kann sie daher ausnahmsweise auch als Einzelart zur Trennung zweier Sukzessions-Stadien herangezogen werden.

Die Deckung der meisten Arten der Krautschicht ändert sich gegenüber dem Stadium 2 kaum, ihre Artmächtigkeit wurde in den Aufnahmen meist mit +, das heisst mit einer Deckung bis zu 5% notiert. An der zunehmend grösseren Dichte der Krautschicht, im Stadium 4 die grössten Werte erreichend, sind vornehmlich folgende Arten beteiligt: *Prunella grandiflora*, *Succisa pratensis*, *Carex flacca*, *C. montana* und vor allem *Molinia coerulea* ssp. *litoralis* und *Brachypodium pinnatum*. Sieben Moose treten im Stadium 3 neu auf, es sind die Arten der *Scleropodium purum*-Gruppe, mit grösserer Stetigkeit vorerst nur *Scleropodium purum* und *Hylocomium splendens*.

Die Arten- und Individuenzahl nimmt auch in der Strauchschicht zu. Regelmässig treten im Stadium 3 auf: *Juniperus communis*, *Frangula alnus*, *Viburnum lantana*, *Ligustrum vulgare*. Die übrigen fünf Arten erscheinen vorerst nur sporadisch. Die Strauchschicht wird zusammen mit *Juniperus* dominiert von zum Teil nur sehr schlecht gedeihenden *Pinus silvestris*.

Die Tabelle 8 veranschaulicht die Übereinstimmung der Artenkombination der Krautschicht des Untersuchungsgebietes mit dem entsprechenden Stadium eines weiteren Tetragonolobo-Mesobrometum im Aargauer Jura.

6.4.3.2 Ökologie

Die dichtere Bodenbedeckung durch die Vegetation wirkt nun immer mehr temperaturlausgleichend. Kammeisbildung konnte im Stadium 3 nicht mehr beobachtet werden. Abgesehen von sehr extremen Trockenperioden sinkt auch der Wassergehalt des obersten Bodenhorizontes nicht mehr so stark ab wie in den beiden vorhergehenden Stadien. Eine geringe Feuchtig-

Tab. 8

	Chilpen		Hessenberg	
Höhenlage (m.ü.M.)	530	540	515	515
Exposition	WSW	W	S	SSW
Neigung (°)	20	35	2	5
Deckung der Krautschicht (%)	90	90	60	90
<i>Molinia coerulea ssp. litoralis</i>	3	3	1	4
<i>Festuca ovina</i>	+	+	+	-
<i>Bromus erectus</i>	1	1	+	1
<i>Carex flacca</i>	1	2	1	+
<i>Carex montana</i>	2	2	1	2
<i>Tofieldia calyculata</i>	+		-	-
<i>Anthericum ramosum</i>	+		-	1
<i>Ophrys insectifera</i>	-	-	-	-
<i>Ophrys sphecodes</i>	-	+	-	-
<i>Gymnadenia conopsea</i>	-	+	-	-
<i>Gymnadenia odoratissima</i>	-	-	-	
<i>Epipactis palustris</i>	-	-		
<i>Epipactis atropurpurea</i>	-	-	-	-
<i>Parnassia palustris</i>	+	+		-
<i>Potentilla erecta</i>	1	1	-	1
<i>Sanguisorba minor</i>	+	+	-	-
<i>Genista tinctoria</i>		+	+	+
<i>Trifolium montanum</i>	-	-		-
<i>Lotus corniculatus</i>	1	+	-	-
<i>Tetragonolobus maritimus</i>			-	+
<i>Hippocrepis comosa</i>	+	+	+	-
<i>Linum tenuifolium</i>	-		-	
<i>Euphorbia verrucosa</i>	+		-	+
<i>Bupleurum falcatum</i>	+	+	-	+
<i>Peucedanum cervaria</i>	2	+	-	1
<i>Pimpinella saxifraga</i>	+	+	-	+
<i>Teucrium chamaedrys</i>	+	+	+	+
<i>Prunella grandiflora</i>	2	2	2	1
<i>Rhinanthus angustifolius</i>	+		-	-
<i>Asperula cynanchica</i>	+	+	-	-
<i>Succisa pratensis</i>	+	1		+
<i>Aster amellus</i>	+	-	-	+

	Chilpen		Hessenberg	
Höhenlage (m.ü.M.)	530	540	515	515
Exposition	WSW	W	S	SSW
Neigung (°)	20	35	2	5
Deckung der Krautschicht (%)	90	90	60	90
<i>Buphthalmum salicifolium</i>	+	+	-	+
<i>Cirsium tuberosum</i>		-	+	+
<i>Centaurea scabiosa</i>	+	-		
<i>Centaurea Jacea ssp. angustifolia</i>		-	-	-
<i>Crepis praemorsa</i>	+	-		

Tab. 8: Aufnahmebeispiele der wichtigsten Arten aus dem Stadium 3 des Tetragonolob-Molinietum litoralis.



Abb. 10: Stadium 3 im Herbst. Trockene Subassoziation mit wenig niedrigen Sprossen von *Molinia coerulea ssp. litoralis*.

keit bleibt im Schatten der Pflanzendecke normalerweise erhalten. Dadurch sind oberflächlich wurzelnde Arten der Austrocknung weniger stark ausgesetzt als in den Stadien 1 und 2. Die Streueschicht im Stadium 3 aus unzersetzten, vorjährigen Pflanzenteilen ist locker und bedeckt den Boden zu einem nur geringen Prozentsatz. In der Regel ist eine dünne Rohhumusaufgabe bis zu einem Zentimeter Mächtigkeit aus noch unvollständig zersetzten Pflanzenresten vorhanden. Oft ist sie von Pilzmyzel durchwachsen. Ein Mullhorizont fehlt. Der Übergangshorizont ist durch beginnende Einlagerung von Humusstoffen bis in eine Tiefe von ein bis drei Zentimetern etwas dunkler gefärbt und lockerer als die nach unten anschließende, graugelbliche Mineralerde aus Effingermergeln. Der pH-Wert der Rohhumusaufgabe und des Übergangshorizontes liegt um 7,5. In diesem Stadium der Bodenentwicklung wurden erstmals Regenwürmer festgestellt.



Abb. 11: Stadium 3 mit blühenden *Rhinanthus angustifolius*.



Abb. 12: Die Aufnahme aus dem Jahre 1972 zeigt den Verlauf der Sukzession in einem lokal eng begrenzten Gebiet. Der Durchmesser des Trichters (ehemalige Maschinengewehrstellung) beträgt ungefähr zwei Meter, ausgegraben wurde er zwischen 1940 und 1950 am Südwesthang.

Die steile, nach Südwest geneigte Trichterwand links befindet sich nach rund 25 Jahren immer noch im sekundären Initialstadium. Das Stadium 2 in der Mitte des Trichters geht rechts an der nach Norden geneigten Trichterwand in das Stadium 3 über. Dem unteren Bildrand entlang verläuft ein Fussweg.

6.4.4 *Molinia litoralis*-Stadium, Stadium 4

6.4.4.1 Floristische Zusammensetzung

Die Artenzahl der Krautschicht im Stadium 4 bleibt gegenüber derjenigen des dritten Stadiums konstant. Sie schwankt in den einzelnen Aufnahmen ebenfalls zwischen 32 und 51 und liegt im Durchschnitt bei 43.

Die Deckung beträgt in der Regel 100%, bei 22 Aufnahmen wurde dieser Wert 15mal notiert, niedrigere Werte kommen gelegentlich vor.

Während bei den vorangehenden Stadien eine Baumschicht fehlt – randlich stehende Bäume wurden nicht als eigentliche Baumschicht notiert –, tritt sie nun im Stadium 4 erstmals auf. Das heisst, bei fortschreitender, ungestörter Wiederbewaldung bleibt das Stadium 4 bei lichtem Baumbestand noch längere Zeit erhalten. Bei der Hälfte der Aufnahmeflächen ist eine



Abb. 13: Die Aufnahme zeigt einen Ausschnitt aus dem Südwesthang. Trockene Sukzessionsstadien 3 und 4 mit mosaikartiger Verteilung bilden hier die Krautschicht.

Baumschicht mit Deckungswerten bis zu 50% vorhanden. Die Zahl der Straucharten erhöht sich gegenüber dem Stadium 3 um acht auf deren 17, fünf davon sind bestandesbildend. Ihre durchschnittliche Deckung beträgt nunmehr 20%. Die Zahl der Moosarten bleibt gleich wie im vorhergehenden Stadium, ihre Deckung ist zwischen den einzelnen Aufnahmeflächen und in diesen selbst recht uneinheitlich, im gesamten aber ebenfalls höher als im Stadium 3. Den von ZOLLER (1954b, S. 141) beschriebenen 20 Aufnahmen des *Tetragonolobo-Molinietum litoralis* entsprechen die Sukzessionsstadien 3 und 4 unserer Untersuchung. In der *Asperula cynanchica*-Subassoziation schwankt die Artenzahl in seinen Aufnahmen zwischen 20 und 43, sie beträgt im Mittel 37. Sie liegt demnach im jurassischen Bereich etwas tiefer als im Einzel-Untersuchungsgebiet Chilpen mit 43 Arten.

Die Differenzierung des vierten Sukzessionsstadiums gegenüber dem Stadium 3 erfolgt durch die oben erwähnten *Ophrys sphecodes* und *Epipactis atropurpurea*, erwähnt wurde auch bereits deren diagnostischer Wert. *Brachypodium pinnatum* und *Rosa arvensis* können, mit weniger genauer Abgrenzung, ebenfalls als Differentialarten herangezogen werden. *Brachypodium pinnatum* erscheint bereits in Aufnahmeflächen, die zum Stadium 4 überleiten, und besiedelt in der Folge die Stadien 4 bis 6 mit einer Stetigkeit um 100 und mit zunehmendem Deckungswert.



Abb. 14: Stadium 4 bei Vegetationsbeginn im Frühjahr. Der Boden ist dicht bedeckt mit einer Streueschicht. Diese besteht vor allem aus den Sprossen von *Molinia coerulea* ssp. *litoralis*. Weiter sind wesentlich daran beteiligt: *Brachypodium pinnatum*, *Carex flacca* und *C. montana*.

Neben *Molinia coerulea* ssp. *litoralis* ist *Brachypodium pinnatum* massgeblich an der dichter werdenden, schlecht abbaubaren Streueschicht und damit am Lichtentzug für wintergrüne Orchideen beteiligt. Mit *Rosa arvensis*, die in der Mitte des Stadiums 4 einsetzt, taucht bereits eine jener Arten auf, welche im Stadium 6 den Übergang zum Carici-Fagetum andeuten.

Ende Stadium 4 setzen zwei Artengruppen der Krautschicht aus, die *Linum catharticum*- und die *Rhinanthus angustifolius*-Gruppe. Zusammen mit der *Ctenidium molluscum*-Gruppe der Moose, welche ebenfalls gegen Ende Stadium 4 aussetzt, wird dieses floristisch gegenüber dem folgenden fünften Stadium getrennt.

In den beiden Artengruppen, welche das Stadium 4 gegenüber 5 abgrenzen, sind durchwegs heliophile Arten vertreten. *Linum catharticum*, *Polygala amarella*, *Asperula cynanchica*, *Euphrasia rostkoviana*, *Gentiana germanica* und *Scabiosa columbaria* sind bis Ende des Stadiums in der Krautschicht vertreten, auch dann noch, wenn *Pinus silvestris* bereits einen lockeren Bestand bildet. Etwas empfindlicher auf den verminderten Lichtgenuss reagieren dagegen die Arten der *Rhinanthus angustifolius*-Gruppe. Ihr Existenzminimum beginnt, sobald ein vorerst nur lichter Baumbestand eine



Abb. 15: Sommeraspekt im Stadium 4. Die Krautschicht besteht an dieser lokal feuchten Stelle zum grössten Teil aus *Molinia coerulea* ssp. *litoralis*. Zum Zeitpunkt der Aufnahme (Mitte Juli) dominieren noch die Blätter von *Molinia*, Stengel sind kaum sichtbar.

bestimmte Dichte überschritten hat. Grob geschätzt liegt dieser Wert zwischen ungefähr 20% und 30% Deckung, sofern die Strauchschicht ebenfalls nur sehr locker ist.

Die Arten dieser Gruppe erreichen demzufolge nur selten das Ende des Stadiums 4. *Rhinanthus angustifolius*, *Gymnadenia odoratissima*, *Tofieldia calyculata*, *Carex caryophyllea* und *Ophrys muscifera* sind die Vertreter dieser lichtliebenden Gruppe. *Centaurea jacea* ssp. *angustifolia*, *Thymus serpyllum*, *Ophrys fuciflora*, *O. apifera*, *Anacamptis pyramidalis* sowie einige weitere Vertreter der Orchideen weisen die gleich starke Schattenunverträglichkeit auf. Sie treten jedoch im Untersuchungsgebiet entweder gar nicht oder dann nur sporadisch auf und fehlen daher in den Artengruppen der Vegetationstabelle.

Molinia coerulea ssp. *litoralis* erreicht nun ihre höchsten Deckungswerte. Die durchschnittliche Blattlänge beträgt an feuchteren Standorten ungefähr 70 bis 80 cm, die Sprosshöhe um 150 cm, an trockeneren Standorten liegen die Werte um ungefähr 20 bis 30 cm tiefer. Überall dominiert sie jedoch die Krautschicht, ihr mittlerer Deckungswert beträgt in den meisten Fällen 50% und mehr. *Carex montana* zeigt ebenfalls eine erhöhte Vitalität, während



Abb. 16: Stadium 4 im Herbst. Das Bild wird beherrscht durch die gelbbraunen Stengel von *Molinia*. Im Hintergrund ist das Stadium 5 sichtbar.

C. flacca gegenüber dem Stadium 3 mengenmässig bereits niedrigere Werte aufweist.

In der Moosschicht bekunden *Ctenidium molluscum*, *Ditrichum flexicaule*, *Tortella tortuosa* und *Rhytidium rugosum* ungefähr die gleichen ökologischen Ansprüche wie die *Rhinanthus angustifolius*-Gruppe in der Krautschicht. Auch sie erreichen das Ende des Stadiums nicht, an ihrer Stelle treten nun vermehrt *Scleropodium purum*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidadelphus triquetrus*, *Dicranum undulatum* und *Pleurozium schreberi* auf. Zusammen mit den weniger häufigen *Fissidens taxifolius* und *Dicranum scoparium* bilden sie den Hauptbestand der Moosschicht.

Wie bereits erwähnt, zeigt sich im Stadium 4 in einigen Aufnahmeflächen erstmals eine Baumschicht. *Pinus silvestris* ist Hauptbaumart, *Sorbus aria* ist nur ganz vereinzelt beigemischt. Zunehmende Bestandesdichte zeichnet sich bei *Sorbus* jedoch auf Grund vieler niedriger, zur Strauch- und Krautschicht zählender Exemplare ab. In diesen beiden Schichten tritt sie in allen Aufnahmeflächen auf und dokumentiert dadurch, dass sie bei ungestörtem Wachstum bald einmal einen wesentlichen Raum in der Baumschicht beanspruchen wird. Das gleiche gilt auch für den Jungwuchs von *Quercus petraea*

und *Fagus sylvatica*, während *Acer pseudoplatanus* und *Fraxinus excelsior* erst sporadisch vorkommen. Der Beginn der Sukzession zum Mischwald ist deutlich erkennbar.

In der Strauchschicht ist *Juniperus communis* stark vertreten. Zusammen mit *Berberis vulgaris*, *Frangula alnus*, *Ligustrum vulgare* und *Viburnum lantana* bildet er den Hauptbestand. Ab Mitte des Stadiums tritt *Rosa arvensis*, Differentialart des Carici-Fagetum, regelmässig auf.

6.4.4.2 Ökologie

Die Dichte der Streueschicht nimmt gegenüber dem Stadium 3 erheblich zu, in der Regel zeigt sie einen Deckungswert zwischen 70 und 100%. Oft ist sie mit einer mehr oder weniger hohen Moosschicht locker verflochten. Der Rohhumus weist eine Mächtigkeit von durchschnittlich ein bis vier Zentimetern auf. Auch in der untersten Schicht der Rohhumusaufgabe sind die Pflanzenreste noch unvollständig abgebaut, so dass ein eigentlicher Mullhorizont noch nicht feststellbar ist. Pilzmyzel ist meist reichlich vorhanden. Es durchzieht öfters auch die obersten Schichten des Übergangshorizontes. Dieser ist bis in eine Tiefe von sechs bis acht Zentimetern lockerer und dunkler gefärbt als die nach unten anschliessende gelbliche, lehmige Mineralerde. Der pH-Wert der Rohhumusaufgabe und des Übergangshorizontes liegt bei ungefähr 7,5.

6.4.5 *Pinus silvestris*-*Molinia litoralis*-Stadium, Stadium 5

6.4.5.1 Floristische Zusammensetzung

Die Artenzahl der Krautschicht hat in den Stadien 3 und 4 ihren höchsten Wert erreicht, bei zunehmender Dichte des Baumbestandes sinkt sie nun in den folgenden Stadien ab. Bei 14 Aufnahmen schwankt sie im Stadium 5 in den einzelnen Aufnahmeflächen zwischen 19 und 47 und beträgt im Mittel noch 31. Die Dichte der Krautschicht erreicht im Durchschnitt noch ungefähr 80%. Drei Arten sind in der Baumschicht vertreten, sie decken mit durchschnittlich 30%. Die Zahl der Sträucher steigt weiter, sie beträgt nunmehr 19 mit einer Deckung von 25%. Die letztere ist gegenüber dem Stadium 4 ebenfalls erhöht. An der Moosschicht mit 25% mittlerer Deckung sind im wesentlichen noch 7 Arten beteiligt.

Die Differenzierung gegenüber dem Stadium 4 erfolgt durch zwei Artengruppen der Krautschicht sowie durch die *Ctenidium molluscum*-Gruppe der Moose. Die sechs Arten der *Linum catharticum*-Gruppe setzen ziemlich einheitlich Ende Stadium 4 aus und trennen es damit floristisch recht deut-

lich gegenüber dem Stadium 5. Etwas enger ist die ökologische Amplitude der fünf Arten der *Rhinanthus angustifolius*-Gruppe. Sie finden sich noch in etwa 60% der Aufnahmeflächen im Stadium 4, sind jedoch bereits verschwunden, bevor sich der Übergang zum nächstfolgenden Stadium 5 abzeichnet.

Die gleiche ökologische Amplitude wie die *Rhinanthus angustifolius*-Gruppe, ab Stadium 2 bis gegen Ende Stadium 4, weisen die vier Moose der *Ctenidium molluscum*-Gruppe auf. *Ctenidium molluscum* selbst erscheint zwar wieder in den Wäldern, dann jedoch meist auf Steinen wachsend.

Gegenüber dem Stadium 6 erfolgt eine deutliche Trennung durch drei Artengruppen mit zusammen 28 Arten. Es sind dies die *Hippocrepis comosa*-, die *Buphthalmum salicifolium*- und die *Euphorbia verrucosa*-Gruppe. In diesen drei Gruppen ist die Mehrzahl jener Arten vertreten, deren ökologische Amplitude von den offenen Stadien des *Tetragonolobo-Molinietum* bis in das *Molinio-Pinetum* reicht (vgl. auch ZOLLER, 1954b, S. 238 ff.). Es sind demgemäss diejenigen Arten, die sowohl das eigentliche *Tetragonolobo-Molinietum* als auch das erste Stadium der Wiederbewaldung durch *Pinus silvestris* besiedeln. Führt die Sukzession weiter zum Laubmischwald, setzen auch sie aus. Damit ändert sich grundlegend die Krautschicht, da nun an ihre Stelle Buchenwaldarten treten. Die wichtigsten Vertreter der drei oben erwähnten Artengruppen, die durchwegs mit hoher Stetigkeit auftreten und Ende Stadium 5 aussetzen, sind die folgenden:

Hippocrepis comosa, *Sanguisorba minor*, *Campanula rotundifolia*, *Prunella grandiflora*, *Festuca ovina*, *Bupleurum falcatum*. Dadurch, dass diese sechs Spezies bereits im sekundären Initialstadium, Stadium 1, auftreten, zeigen sie ihre grosse Anpassungsfähigkeit an die oft recht unterschiedlichen Standortbedingungen. Ab Stadium 2 kommen vor: *Buphthalmum salicifolium*, *Gymnadenia conopsea*, *Leontodon hispidus*, *Succisa pratensis*, *Epipactis palustris*, *Koeleria cristata*, *Parnassia palustris*, *Lotus corniculatus*. Die dritte Artengruppe, gegen Ende des zweiten Stadiums auftretend, umfasst unter anderen: *Euphorbia verrucosa*, *Pimpinella saxifraga*, *Centaurea scabiosa*, *Crepis praemorsa*, *Aster amellus*, *Genista tinctoria*, *Trifolium montanum*, *Carlina vulgaris*. In ihrer Ökologie verhalten sich *Peucedanum cervaria* und *Potentilla erecta* ganz ähnlich wie die Arten der *Buphthalmum salicifolium*-Gruppe, sie finden sich jedoch auch noch in einigen Aufnahmeflächen des beginnenden sechsten Stadiums. Die vegetative Vitalität von *Brachypodium pinnatum* ist gegenüber dem Stadium 4 erhöht, die Blattlänge und die Zahl der Sprosse nimmt zu, damit auch ihr Deckungswert. Umgekehrt verhält sich *Molinia coerulea* ssp. *litoralis*. Zwar dominiert sie immer noch sehr deutlich in der Krautschicht, gegenüber dem Stadium 4 ist jedoch sehr oft eine Abnahme der Dominanz und Abundanz festzustellen.

An der Mooschicht sind *Ctenidium molluscum*, *Ditrichum flexicaule*, *Rhytidium rugosum* und *Tortella tortuosa* nicht mehr beteiligt. Sie setzt sich nun vorwiegend aus folgenden Arten zusammen: *Scleropodium purum*, *Hy-*



Abb. 17: Im Hintergrund Stadium 5, relativ scharf abgegrenzt gegenüber dem Stadium 4 (vgl. Abb. 18).

locomium splendens, *Rhytidadelphus triquetrus*, *Dicranum undulatum* und *Pleurozium schreberi*. Eine Baumschicht mit einer mittleren Höhe zwischen 8 und 10 m ist nun stets vorhanden. *Pinus silvestris* ist immer noch dominant. *Sorbus aria* und *Quercus petraea* sind gegen Ende des Stadiums beigemischt. *Pinus silvestris* ist zwar auch im Stadium 6 immer noch Hauptbaumart, im Stadium 5 ist jedoch bereits deutlich erkennbar, dass sie als lichtliebende Art bei fortschreitender Sukzession zum Laubmischwald nach und nach unterdrückt wird. In der Strauchschicht ist diese Tendenz deutlich sichtbar. In ihr ist *Pinus silvestris* in den Stadien 2 bis 4 fast ausschliesslich bestandesbildend. In wenigen Aufnahmen tritt im Stadium 4 *Sorbus aria* hinzu. Im Stadium 5 ändert sich das Mischungsverhältnis zugunsten der letzteren. *Sorbus aria* ist nun bestandesbildend, *Pinus* tritt noch in der Hälfte der Aufnahmen auf und verschwindet im Stadium 6 in der Strauchschicht vollständig. Die gleiche Tendenz zeigt sich auch bei den kleineren, zur Krautschicht zählenden Exemplaren. Als Sämling kommt *Pinus silvestris* im Stadium 6 in jenen Beständen noch regelmässig vor, in welchen sie in der Baumschicht noch dominiert. Steigt der Anteil an Laubbäumen, *Fagus sylvatica*, *Sorbus aria*, *Quercus petraea* und *Acer pseudoplatanus*, weiter an, sinkt die



Abb. 18: Stadium 5. Eingestreut sind Areale, die in ihrer Ökologie und in der Krautschicht dem Stadium 4 entsprechen.

Lichtintensität am Boden ab und *Pinus silvestris* ist als Sämling nicht mehr konkurrenzfähig.

Zu den fünf bestandesbildenden Arten der Strauchschicht, die schon im Stadium 4 regelmässig vorkamen und dort bereits erwähnt wurden, treten gegen Ende des fünften Stadiums *Cornus sanguinea*, *Crataegus monogyna*, *C. oxyacantha*, *Prunus spinosa* immer stetiger und in zunehmender Individuenzahl auf. Dass der Lichtgenuss für *Juniperus communis* immer noch genügend gross ist, zeigt sich an ihrer dominierenden Stellung in der Strauchschicht, kleinflächig ist sie öfters fast alleinige Art. Ihr Habitus jedoch hat gewechselt, säulenförmig strebt sie nun meistens in die höhere Strauchschicht, im Gegensatz zu den meist breitausladenden Exemplaren in den offenen Stadien.

6.4.5.2 Ökologie

Die Streueschicht besteht immer noch zum grössten Teil aus abgestorbenen Pflanzen der Krautschicht, der Anteil der Blätter von Laubbäumen ist

noch gering. Die Rohhumusaufgabe von ungefähr vier bis sechs Zentimetern Mächtigkeit weist einen etwas tieferen pH-Wert auf als im Stadium 4. Er liegt jetzt bei ungefähr 7. Beide Schichten sind reichlich mit Pilzmyzel durchwachsen, ebenso der bis in eine Tiefe von zehn bis zwölf Zentimetern reichende Übergangshorizont. Nach unten setzt sich das Bodenprofil fort mit der noch unverwitterten grauen, lehmigen Mineralerde. In den obersten Schichten des Übergangshorizontes ist teilweise beginnende Krümelstruktur erkennbar.

6.4.6 Pinus-Quercus-Lonicera xylosteum-Stadium, Stadium 6

6.4.6.1 Floristische Zusammensetzung

Infolge des immer dichter werdenden Baumbestandes, in welchem nun verschiedene Laubbaumarten mehr und mehr an Bedeutung zunehmen, sinkt die Artenzahl der Krautschicht rasch ab. Bei 18 Aufnahmen schwankt sie zwischen 8 und 20 und beträgt im Durchschnitt noch 13. Sie liegt demnach deutlich tiefer als im Stadium 5 mit immer noch 31 Arten. Grösste Unterschiede weist innerhalb und zwischen den einzelnen Standorten die Deckung der Krautschicht auf. Sie reicht von 5% bis zu 95% und liegt im Mittel bei ungefähr 40%. Ihre Dichte beträgt damit noch etwa die Hälfte gegenüber derjenigen im Stadium 5. Die mittlere Höhe der Bäume, die Zahl der Arten und ihre Deckung nehmen gegenüber dem Stadium 5 wesentlich zu. Waren es im Stadium 5 noch drei Arten mit einer durchschnittlichen Deckung von ungefähr 30%, so sind nun 13 Arten am Baumbestand beteiligt, welche den Boden zu ungefähr 65%–70% decken.

Die Artenzahl der Strauchschicht bleibt gleich wie im Stadium 5, ihre Deckung nimmt jedoch noch einmal zu und erreicht damit im Stadium 6 ihren höchsten Wert von ungefähr 35%. Im Verlauf der weiteren Sukzession reduziert sich ihre Dichte, sie weist im Carici-Fagetum des Untersuchungsgebietes durchschnittlich noch einen Wert von ungefähr 10% auf.

Vier Artengruppen trennen das Stadium 6 floristisch vom Stadium 5. Drei davon, es sind die letzten Differential-Artengruppen des eigentlichen Tetragonolobo-Molinietum litoralis, scheiden Ende Stadium 5 aus. Es sind dies die Hippocrepis comosa-Gruppe, die Buphthalmum salicifolium- und die Euphorbia verrucosa-Gruppe. *Peucedanum cervaria*, *Potentilla erecta*, *Viola hirta*, *Knautia silvatica*, *Galium verum*, *G. mollugo* und *Stachys officinalis* sind weitere Spezies, die Ende Stadium 5 ihre ökologische Grenze erreichen.

Damit tritt in der soziologischen Struktur der Krautschicht ein wesentlicher Wechsel ein. Mit dem Ausscheiden der drei oben erwähnten Artengruppen verschwinden im beginnenden Stadium 6 alle Arten, die zur Differenzierung der Sukzessionsstadien 1 bis 5 herangezogen werden konnten, also alle jene Spezies, die nur in einer mehr oder weniger offenen Vegetation zu gedei-

hen vermögen. Sie werden abgelöst durch Arten, deren Hauptverbreitung im Laub- oder Laubmischwald liegt. Demzufolge treten sie erst im Stadium 6 auf und trennen es damit ebenfalls vom Stadium 5. Aus dieser *Hedera helix*-Gruppe (s. Tab. 29) gehören *Mercurialis perennis*, *Prenanthes purpurea* und *Sanicula europaea* zu den Verbandscharakterarten des Fagion silvaticae; *Viola silvestris* ist Ordnungscharakterart der Fagetalia silvaticae und *Cephalanthera damasonium* ist Charakterart des Carici-Fagetum. Weitere Ordnungs- und Verbandscharakterarten der Buchenwälder, innerhalb der Artengruppe nicht aufgeführt, treten in den Stadien 5 und 6 öfters auf: *Neottia nidus-avis*, *Festuca gigantea*, *Epilobium montanum*, *Asperula odorata*, *Paris quadrifolia*, *Phyteuma spicatum*, *Polygonatum multiflorum*, *Bromus benekeni*, *Asarum europaeum* und andere. Dichte und Vitalität von *Molinia coerulea*, ssp. *litoralis* nehmen weiterhin ab, öfters deckt sie noch zwischen 5 und 10% oder erscheint in einzelnen Aufnahmeflächen überhaupt nicht mehr. Noch rascher verschwindet der heliophile *Bromus erectus*, vereinzelt finden sich noch sterile Horste. Ausser für die drei oben erwähnten Artengruppen ist mit Beginn des Stadiums 6 für weitere lichtliebende Spezies das Existenzminimum der Lichtintensität erreicht: *Peucedanum cervaria*, *Potentilla erecta*, *Viola hirta*, *Polygala vulgaris*, *Galium verum* und *Stachys officinalis*.

Eine weitere Differenzierungsmöglichkeit gegenüber dem vorhergehenden Stadium ergibt sich durch das Auftreten zweier weiterer Moosarten, *Thuidium tamariscifolium* und *Eurhynchium striatum*. Es sind Vertreter typischer Waldbodenmoose. Ihr Erscheinen gibt, ebenso wie viele Arten der Krautschicht, Hinweise auf die veränderten ökologischen Bedingungen, vor allem des Lichtes und des obersten Bodenhorizontes.

Die Artenzahl in der Baumschicht steigt erheblich an. *Pinus silvestris* herrscht zwar meist noch vor, doch treten nun regelmässig und mit steigender Individuenzahl weitere Arten dazu. *Sorbus aria* ist wesentlich häufiger anzutreffen als im Stadium fünf, auch *Quercus petraea*, *Acer pseudoplatanus*, *Sorbus torminalis* und *Acer campestre*, letztere vor allem in der Strauch- und Krautschicht, nehmen im Stadium 6 einen zunehmend breiteren Raum ein. Vor allem aber breitet sich nun *Fagus silvatica* mehr und mehr aus und bestimmt dadurch den Übergang zu einem Fagetum s. 1., der Dauergesellschaft im submontanen Bereich des Untersuchungsgebietes.

Weitere Baumarten wie *Prunus avium*, *Juglans regia*, *Pyrus communis*, *Pyrus malus* deuten mit den bereits erwähnten Arten *Sorbus torminalis* und *Acer campestre* an, dass die weitere Sukzession hauptsächlich in Richtung eines Carici-Fagetum verlaufen wird.

Damit stimmt auch die artenreiche Strauchschicht überein, die im Stadium 6 22 Spezies aufweist, eine Reichhaltigkeit, wie sie im Bereich der Fagetalia einzig im Carici-Fagetum zu verzeichnen ist. Von den 22 Arten sind 12 bestandesbildend: *Berberis vulgaris*, *Ligustrum vulgare*, *Cornus sanguinea*, *Crataegus monogyna*, *Rosa arvensis*, *Viburnum opulus*, *Frangula alnus*,

Viburnum lantana, *Crataegus oxyacantha*, *Lonicera xylosteum*, *Prunus spinosa*, *Rubus spec.* Die ersten sechs der hier aufgeführten Arten sind zugleich Differentialarten des Carici-Fagetum (vgl. MOOR 1952). *Juniperus communis*, welcher die Strauchschicht bis Ende Stadium 5 dominiert, wird nun mehr und mehr zurückgedrängt. Er tritt bei dichtem Laubbaumbestand nurmehr in kümmerlichen Exemplaren auf und verschwindet schliesslich ganz.

6.4.6.2 Ökologie

Auch in diesem Stadium ist der Boden flachgründig; Humusaufgabe und Übergangshorizont weisen in den untersuchten Profilen eine Mächtigkeit von fünfzehn bis zwanzig Zentimetern auf. Statt der Durchschnittswerte sei hier ein einzelnes Profil wiedergegeben:

Die Streueschicht besteht im Stadium 6 zum grössten Teil aus den Blättern der Laubbäume, vor allem der Eiche. Der Anteil der Krautschicht nimmt stetig ab.

Es folgt eine Rohhumusaufgabe mit einem pH-Wert zwischen 6,5 und 7.

Dieser Rohhumus geht ohne sichtbare Grenze über in eine Humusschicht mit einem pH-Wert von 5. Beide Humusschichten sind ohne wesentlichen Skelettanteil und feinerdereich. Zusammen weisen sie eine Mächtigkeit zwischen acht und zwölf Zentimetern auf. In trockenem Zustand ist die Humusschicht sehr feinkrümelig.

Mehr oder weniger scharf gegen die Humusaufgabe abgegrenzt folgt nach unten der Übergangshorizont. Es ist ein gelber, bröckelig zerfallender, stark toniger Mergel mit einer Teilchengrösse um fünf Millimeter. Nach unten wird er weicher und bindiger. Die Mächtigkeit beträgt zwölf Zentimeter, sein pH-Wert liegt bei 4,5.

Es folgt eine graue, schmierige Lehmschicht mit Einzelkornstruktur. Der pH-Wert an ihrer Obergrenze liegt bei ungefähr 5.

6.5 Feuchte *Tofieldia calyculata*-Subassoziation

6.5.1 Floristische Zusammensetzung der Stadien 5 und 6

Wie im Kapitel 6.1.4 bereits erwähnt, sind grössere Flächen der feuchten Stadien 1–4 nicht mehr vorhanden, eine Besprechung erübrigt sich deshalb.

Mit Vegetationsaufnahmen aus dem restlichen Stadium 4 und aus dem Stadium 5 war eine Differenzierung in eine feuchte *Tofieldia calyculata*- und in eine trockene *Asperula cynanchica*-Subassoziation jedoch möglich. Die Differentialarten der beiden Gesellschaften sind aus Tabelle 9 ersichtlich.

Tab. 10

Nr der Aufnahme	13	112	126	129	128	117	133	115	103
Deckung Baumschicht (%)		25	10	30	30	20	50	50	50
Deckung Strauchschicht (%)		3	10		5		5	10	10
Deckung Krautschicht (%)	100	95	100	100	100	100	95	100	80
Deckung Moosschicht (%)	15		1		3				

Bäume

<i>Pinus silvestris</i>		2	1	3	3	2	3	3	2
<i>Sorbus aria</i>				+				+	-
<i>Quercus petraea</i>					-				+
<i>Alnus incana</i>					-				
<i>Fagus sylvatica</i>							-		
<i>Picea abies</i>							-	+	1
<i>Salix caprea</i>								-	
<i>Sorbus torminalis</i>									-
<i>Acer pseudoplatanus</i>									-
<i>Fraxinus excelsior</i>									+
<i>Juglans regia</i>									-

Sträucher

<i>Salix caprea</i>	-		-						
<i>Prunus spinosa</i>	-	-							
<i>Corylus avellana</i>		-		-	+				
<i>Juniperus communis</i>		+							
<i>Frangula alnus</i>	-	-	-					-	+
<i>Viburnum lantana</i>		-	-		-			-	+
<i>Ligustrum vulgare</i>		-	-		-		-	-	+
<i>Crataegus monogyna</i>		-						-	
<i>Viburnum opulus</i>		-	-						-
<i>Rosa arvensis</i>					+		-		-
<i>Lonicera xylosteum</i>						-	+		+
<i>Hedera helix</i>								+	-
<i>Crataegus oxyacantha</i>									+
<i>Daphne mezereum</i>									-

Nr der Aufnahme	13	112	126	129	128	117	133	115	103
Deckung Baumschicht (%)		25	10	30	30	20	50	50	50
Deckung Strauchsicht (%)		3	10		5		5	10	10
Deckung Krautschicht (%)	100	95	100	100	100	100	95	100	80
Deckung Moosschicht (%)	15		1		3				

Differentialarten
gegenüber der *Asperula*
cynanchica-Subassoziation

<i>Equisetum arvense</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Colchicum autumnale</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	1
<i>Orchis maculata</i>	-	-	+	-		-	-	-	-
<i>Lathyrus pratensis</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Angelica silvestris</i>	-	+	-	-	-	1		-	-

Arten in mehr oder
weniger offener
Krautvegetation

<i>Prunella grandiflora</i>	-	
<i>Calamagrostis varia</i>	+	
<i>Carex panicea</i>	- +	
<i>Tofieldia calyculata</i>	+	
<i>Gymnadenia conopea</i>	- -	
<i>Parnassia palustris</i>		+
<i>Lotus corniculatus</i>	+	+
<i>Hippocrepis comosa</i>	+	
<i>Vicia cracca</i>	- +	
<i>Euphorbia verrucosa</i>	- +	- -
<i>Galium verum</i>		+
<i>Succisa pratensis</i>	1	
<i>Leontodon hispidus</i>	- -	
<i>Epipactis palustris</i>	+	- 1 -
<i>Trifolium medium</i>		1 - -

Aufkommende Fagetalia-
und Fagion-Charakterarten

<i>Bromus benekeni</i>	- -
<i>Neottia nidus-avis</i>	
<i>Cephalanthera longifolia</i>	
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	

+	+	+	-
-		-	-
	-		
+		+	

Nr der Aufnahme	13	112	126	129	128	117	133	115	103
Deckung Baumschicht (%)		25	10	30	30	20	50	50	50
Deckung Strauchsicht (%)		3	10		5		5	10	10
Deckung Krautschicht (%)	100	95	100	100	100	100	95	100	80
Deckung Moosschicht (%)	15		1		3				

Mercurialis perennis

Lamium galeobdolon

Phyteuma spicatum

Viola silvestris

Asarum europaeum

Pulmonaria officinalis
var. *obscura*

Daphne mezereum

		+	+	+
				-
			-	-
	-		+	
			+	
				-

Moose

Ctenidium molluscum

Dicranum undulatum

Pleurozium schreberi

Rhytidiadelphus triquetrus

Scleropodium purum

Hylocomium splendens

Thuidium tamariscifolium

Fissidens taxifolius

Eurhynchium striatum

Mnium cuspidatum

Mnium undulatum

Begleiter

Molinia coerulea
ssp. *litoralis*

Brachypodium pinnatum

Carex flacca

Carex montana

Potentilla erecta

Ranunculus nemorosus

Knautia silvatica

4	3	4	5	5	3	2	3	3
-	3	2	2	3	3	5	3	2
1	2	3	1	+	2	1	+	1
1	2	1	3	2	3	3	2	1
+	-	1	1		1	-	+	-
-	-				-		-	-
+	+	+	-	1	+		2	-

Weitere Arten, meistens nur in einer Aufnahme vorhanden:

Koeleria cristata, *Dactylis glomerata*, *Poa pratensis*, *Poa trivialis*, *Festuca arundinacea*, *Festuca ovina*, *Geum urbanum*, *Ononis repens*, *Trifolium montanum*, *Vicia sepium*, *Polygala amarella*, *Silaum silaus*, *Peucedanum cervaria*, *Galium mollugo*, *Platanthera chlorantha*, *Cirsium palustre*, *Heracleum sphondylium*, *Genista tinctoria*.

Tab.10: Vegetationsaufnahmen aus dem feuchten Sukzessionsstadium 5, übergehend in das Stadium 6.

Die Aufnahmen der Stadien 5 und 6 sind in der Tabelle 10 zusammengefasst.

Artenarmut der Krautschicht kennzeichnet die beiden Stadien. Bei neun Aufnahmen schwankt die Artenzahl zwischen 10 und 32 und beträgt im Durchschnitt 20.

Während in der Baumschicht in den beiden ersten Aufnahmen einzig *Pinus silvestris* auftritt, steigt ihre Anzahl in den folgenden Aufnahmen sukzessive an und beträgt in der letzten 8 Baumarten.

Juniperus communis als lichtliebende Art der Strauchschicht kommt nur noch in einer Aufnahme vor, bei dichter Baumbedeckung fällt sie aus. Dagegen treten dann im beginnenden Laubmischwald bereits schattenertragende Arten auf wie *Rosa arvensis*, *Lonicera xylosteum* und *Daphne mezereum*.

Die Krautschicht wird beherrscht durch *Molinia coerulea* ssp. *litoralis*, *Brachypodium pinnatum*, *Carex flacca* und *Carex montana*. Das gleiche Bild zeigt sich übrigens auch in der trockenen Subassoziation.

Aus der Artengarnitur lässt sich der Übergang vom lichterem Stadium 5 zum schattigeren Stadium 6 deutlich erkennen.

In der Tab. 11 ist am Schluss die Zahl der stenöken, schützenswerten Arten angegeben, die in den einzelnen Sukzessionsstadien des Tetragonolobo-Molinietum *litoralis* auftreten. Die genannte Zahl betrifft folgende, nach unserer Auffassung besonders schützenswerte Arten:

Ophrys sphecodes

Ophrys insectifera

Ophrys fuciflora

Ophrys apifera

Gymnadenia conopsea

Gymnadenia odoratissima

Epipactis palustris

Orchis militaris

Platanthera bifolia

Filipendula hexapetala

Genista tinctoria

Tetragonolobus maritimus

Linum tenuifolium

Polygala vulgaris

Centaurium pulchellum

Gentiana germanica

Gentiana ciliata

Globularia elongata

Stadien	Sekundäres Initialstadium	Globularia elongata-Hieracium piloselloides-Stadium	Ophrys sphecodes-Scleropodium purum-Stadium	Molinia litoralis-Stadium	Pinus silvestris-Molinia litoralis-Stadium	Pinus-Quercus-Lonicera-Xylosteum-Stadium
Nr.	1	2	3	4	5	6
Anzahl Aufnahmen	9	18	13	22	14	18
Bäume:						
Anzahl Arten				2	3	13
Durchschn. Deckung in %				15	30	65
Durchschn. Höhe (m)				7	8	15
Sträucher:						
Anzahl Arten als Säm- ling in Krautschicht	4	8				
Anzahl Arten in Strauchschicht		1	9	17	19	22
Durchschn. Deckung in %		5	10	20	25	35
Krautschicht:						
Anzahl Arten je Aufnahme-fläche	18 - 29	33 - 46	32 - 51	29 - 51	22 - 47	8 - 20
Durchschn. Artenzahl	21	39	43	43	31	13
Deckung in den einzelnen Aufnahme-flächen	3 - 8	20 - 70	50 - 90	60 - 100	70 - 100	5 - 95
Durchschn. Deckung in %	5	60	80	95	25	10
Moose:						
Anzahl Arten je Aufnahme-fläche	1	2 - 5	3 - 8	4 - 10	2 - 7	4 - 8
Durchschn. Deckung in %	0	7	11	16	18	8
Anzahl stenöker, schützenswerter Arten	5	17	29	14	5	3

Tab. 11: Zusammenstellung einiger Daten der Sukzessionsstadien.

Platanthera chlorantha
Anacamptis pyramidalis
Cephalanthera rubra
Cephalanthera longifolia
Tofieldia calyculata
Anthericum ramosum

Globularia cordifolia
Aster amellus
Inula salicina
Bupthalmum salicifolium
Cirsium tuberosum
Crepis praemorsa

6.6 Der Verlauf der Sukzession und ihre Endstadien

In der Baumschicht, die im Stadium 4 einsetzt, dominiert bis ins Stadium 6 die Lichtholzart *Pinus silvestris* (vgl. Tab. 29). Ab Stadium 5 nehmen Individuenzahl und Dichte von zehn Laubholzarten des Fagion silvaticae ständig zu.

Bei den Jungpflanzen der Bäume dominiert ebenfalls *Pinus silvestris* bis ins Stadium 5, im Stadium 6 setzt sie infolge Lichtmangels aus. An ihre Stelle treten Jungpflanzen von Laubholzarten des Fagion silvaticae. Das bedeutet, dass sich das sekundäre Molinio-Pinetum im weiteren Verlauf der Sukzession zu einem Laubmischwald entwickelt.

In der Strauchschicht steigen Artenzahl und Dichte vom Stadium 1 bis zum Stadium 6 kontinuierlich an. Sie erreicht in diesem letzten Stadium mit 22 Arten und einer durchschnittlichen Deckung von 35% ihr Maximum. Damit ist sie mit der Strauchschicht des Carici-Fagetum im Schweizer Jura identisch (vgl. MOOR, 1952).

In der Krautschicht steigen Deckungswert und Artenzahl bis zu einem Maximum im Stadium 4. Die ersten Differentialartengruppen mit heliophilen Arten setzen bereits Ende Stadium 3 aus; Ende Stadium 5 sind alle verschwunden. An ihre Stelle treten Arten des Buchenwaldes. Sie bilden, zusammen mit einigen Spezies mit breiter ökologischer Amplitude, die Krautschicht des Stadiums 6.

Eine erste Gruppe von Moosen mehr oder weniger offener, lichter Standorte besiedelt die Stadien 2 bis 4. Arten mit geringerem Lichtbedürfnis schliessen sich im Verlauf des Stadiums 3 an. Am Ende der Sukzession kommen Waldbodenmoose hinzu.

Die strukturellen und soziologischen Veränderungen des anthropogen entstandenen Tetragonolobo-Molinietum litoralis lassen eindeutig erkennen, dass die Sukzession zu einer Assoziation der Fagetalia silvaticae führt. Je nach den Eigenschaften des Bodens und seiner Exposition kann eine der folgenden Assoziationen Schlussgesellschaft des Tetragonolobo-Molinietum litoralis sein:

- | | |
|---|---|
| <p>1. Boden flachgründig, skelettreich, stark wasserdurchlässig, trocken, geringe Humusanlagerung, Südlage:</p> | <p>Fagus-Pinus-Quercus-Mischwald
 Querco-Lithospermetum (verarmt)</p> |
| <p>2. Boden mässig trocken, tiefgründiger als in 1, Mullhorizont meist gut ausgebildet, Südlage:</p> | <p>Carici-Fagetum</p> |
| <p>3. Boden frisch bis feucht, lehmig, an wasserzügigen Standorten oder entlang von Bächen, meist nur fragmentarisch ausgebildet:</p> | <p>Carici-Fraxinetum
 Aceri-Fraxinetum</p> |
| <p>4. Boden feucht bis stark feucht, im Untergrund meist Vergleyung, tiefgründig, lehmig, feuchtes Lokalklima in Nordlage:</p> | <p>Circaeo-Abietetum</p> |

7 Zur Ökologie der *Ophrys*-Arten

7.1 Begründung und Ziel der ökologischen Untersuchungen

In der Einleitung zur vorliegenden Arbeit wurde auf deren Hauptziel hingewiesen. Auch die ökologischen Untersuchungen sollten dazu beitragen, Bewirtschaftungsmethoden zu finden, um die Mesobromion-Rasen mit ihren reichhaltigen Artengarnituren erhalten zu können. Aufgrund von Feldbeobachtungen war es bereits klar, dass in erster Linie eine Wiederbewaldung verhindert werden muss, da für stenöke Arten das Licht ein entscheidender Standortsfaktor ist.

Für unsere Untersuchungen standen die Lichtverhältnisse in der Krautschicht im Vordergrund. Es hatte sich nämlich bald einmal gezeigt, dass der Schatten einzeln stehender Bäume, meist handelt es sich um *Pinus silvestris*, von weit geringerem Einfluss auf die Lichtverhältnisse am Boden ist als der Lichtentzug durch die Streueschicht.

Messungen des tatsächlichen Lichtgenusses einer Pflanze sind, wenn überhaupt, nur mit einem erheblichen Aufwand an Zeit und Material zu bewerkstelligen. Es wurde deshalb die Lichtintensität am Standort jeder einzelnen Pflanze gemessen und diese als Mass für den zum Überleben notwendigen minimalen Lichtgenuss genommen. Man erhält so zwar nur einen relativen Lichtgenuss der Individuen. Zur Erreichung des Schutzzieles sind die Werte, zusammen mit den übrigen Untersuchungen, trotzdem aufschlussreich und verwertbar.

Die Bestimmung der Frosthärte der *Ophrys*-Arten sollte Aufschluss darüber geben, ob auch starker Frost zur Reduktion einer Population führen könnte. Dass normale Winter im Verbreitungsgebiet der Mesobromion-Rasen nicht zu einer dauernden Schädigung der Population führen, ist offensichtlich. Hingegen war nicht auszuschliessen, dass längere Frostperioden mit extrem tiefen Temperaturen zu Ausfällen führen würden. Dies vor allem bei jungen Pflanzen, deren Knollen die optimale Tiefenlage noch nicht erreicht haben. Die Temperaturwerte, die zum Absterben der vier *Ophrys*-Arten führen, waren unseres Wissens bis heute nicht bekannt.

7.2 Frosthärte der im Spätherbst, Winter und Frühjahr assimilierenden *Ophrys*-Arten

7.2.1 Methoden

7.2.1.1 Vorbemerkungen

Die Frosthärte-Bestimmungen dienten zur Abklärung folgender Fragen:

- Bei welchen Temperaturen treten an den einzelnen Organen Frostschäden auf?

- Wie gross ist das Regenerationsvermögen frostgeschädigter Pflanzen?
- Gibt es einen Grad der Schädigung, bei dem die Pflanzen absterben?
- Wie verläuft die Frosthärtekurve der Blätter?

Als Versuchspflanzen wurden die vier im Tetragonolobo-Molinietum vorkommenden *Ophrys*-Arten ausgewählt: *Ophrys sphecodes*, *O. fuciflora*, *O. apifera*, *O. insectifera*. In den Mesobromion-Rasen gehören sie zu den am stärksten gefährdeten Arten. Ausserdem war zu vermuten, dass sie auf Frost besonders empfindlich reagieren würden, da drei von ihnen, *O. fuciflora*, *O. apifera* und *O. sphecodes* dem submediterranen bis atlantisch-mediterranen Geoelement angehören (WALTER/STRAKA, 1970, S. 298 ff.).

Bei den bis heute üblichen Methoden konnte die Frosthärte (im folgenden meist mit Fh abgekürzt) nur an abgeschnittenen Pflanzenteilen oder an ausgegrabenen Pflanzen ermittelt werden. Es fehlte somit die Möglichkeit, die weiteren Reaktionen frostgeschädigter Pflanzen an ihrem natürlichen Standort fortlaufend zu kontrollieren.

Vor allem konnte bei Schädigung einzelner Organe bisher nicht entschieden werden, ob eine Regeneration und damit der Fortbestand des Individuums gewährleistet seien. Es musste deshalb eine Methode gesucht werden, die es ermöglichte, die Fh an der intakten Pflanze und an ihrem natürlichen Standort zu bestimmen. Sie sei im folgenden kurz erläutert.



Abb. 19: Die Aufnahme zeigt zwei Blattrosetten von *Ophrys sphecodes* im Zentrum einer zweiteiligen, schräg geschnittenen Styroporplatte. Die zwei Zentimeter dicke Platte isoliert den Gefrierraum des Gefässes gegenüber dem Boden.

7.2.1.2 Versuchsgefässe

Als Kältekammer diente ein relativ einfaches Gefäss aus Kupferblech und dem Isolationsmaterial Styropor (vgl. Abb. 19–22). Es besteht im wesentlichen aus einem Zylindermantel aus Kupfer von 21 cm Höhe und 19 cm Durchmesser, dem ein zweiter Zylindermantel von je 15 cm Höhe und Durchmesser eingelötet wurde. Der Hohlraum dieses inneren Zylinders bildet die eigentliche Kältekammer, die in ihren Ausmassen für die Grösse der Versuchspflanzen konzipiert wurde. Nach den bisherigen Erfahrungen könnte sie aber auch grösser dimensioniert werden. Der Raum des Hohlzylinders (Abstand der äusseren Mantelfläche zur inneren = 2 cm) diente zur Aufnahme des Kühlmittels, bestehend aus gepresstem Kohlendioxyd-Schnee. Während der Vorversuche zeigte sich, dass auch dieser Hohlraum bis auf zwei Längssäulen von je 4 cm Breite mit Styropor ausgefüllt werden musste. Der so entstandene kleinere Raum bewirkte durch stärkere Druckerhöhung eine langsamere Sublimation des CO_2 -Schnees und dadurch eine gleichmässigeren Senkung der Temperatur.

Als äussere Isolation war eine dreifache Schicht aus 1 cm dicken Styroporplatten notwendig; die Dicke des Deckels betrug 5 cm. In diesem waren zwei kreisrunde, verschliessbare Öffnungen angebracht, mit welchen zu tiefe Temperaturen oder zu rasche Temperatursenkungen ausgeglichen werden



Abb. 20: Das Versuchsgefäss auf der Styropor-Bodenplatte. Links oben und rechts unten befinden sich die beiden Öffnungen zur Aufnahme des Trockeneises.



Abb. 21: Gefäss mit dem inneren Deckel. Die beiden kreisrunden Öffnungen dienen zur Regulierung der Innentemperatur während des Versuches. Nach Versuchsende wird durch mehr oder weniger starkes Öffnen eine langsame Angleichung der Innentemperatur an die Lufttemperatur erreicht.

konnten. Es brauchte vor allem zu Beginn der Versuche einige Erfahrung, bis die genaue Dosierung des Kühlmittels bekannt war.

Ausserdem dienten die Öffnungen nach dem Versuch zur sukzessiven Angleichung der Kühlkammer an die Aussentemperatur, bevor die Gefässe ganz entfernt wurden.

Auch die innere Mantelfläche des kleineren Zylinders wurde gegen die Kühlkammer mit einer 1 cm dicken Isolationsschicht ausgekleidet. Damit konnte verhindert werden, dass unmittelbar an der Kupferwandung tiefere Temperaturen auftraten als im Zentrum des Hohlraumes.

Rings um die Versuchspflanzen wurde die Bodenoberfläche mit zwei halbkreisförmigen, 2 cm dicken Styroporplatten abgedeckt. Damit wurden die Auswirkungen der unterschiedlichen Wärmeleitfähigkeit des Bodens unter den vier Gefässen ausgeschaltet. So ergab sich ein fast hermetischer Abschluss des Kühlraumes, der es ermöglichte, die Minimaltemperatur während zweier Stunden ohne nennenswerte Schwankungen auf gleichem Niveau zu halten. Durch zwei weitere, ebenfalls verschliessbare Öffnungen im Deckel konnte das Kohlendioxyd eingefüllt werden, nachdem es kurz zuvor zerkleinert worden war. Damit das sich verflüchtigende CO_2 -Gas nicht in die Kühlkammer eindringen konnte, musste der Deckel des Gefässes so konstruiert

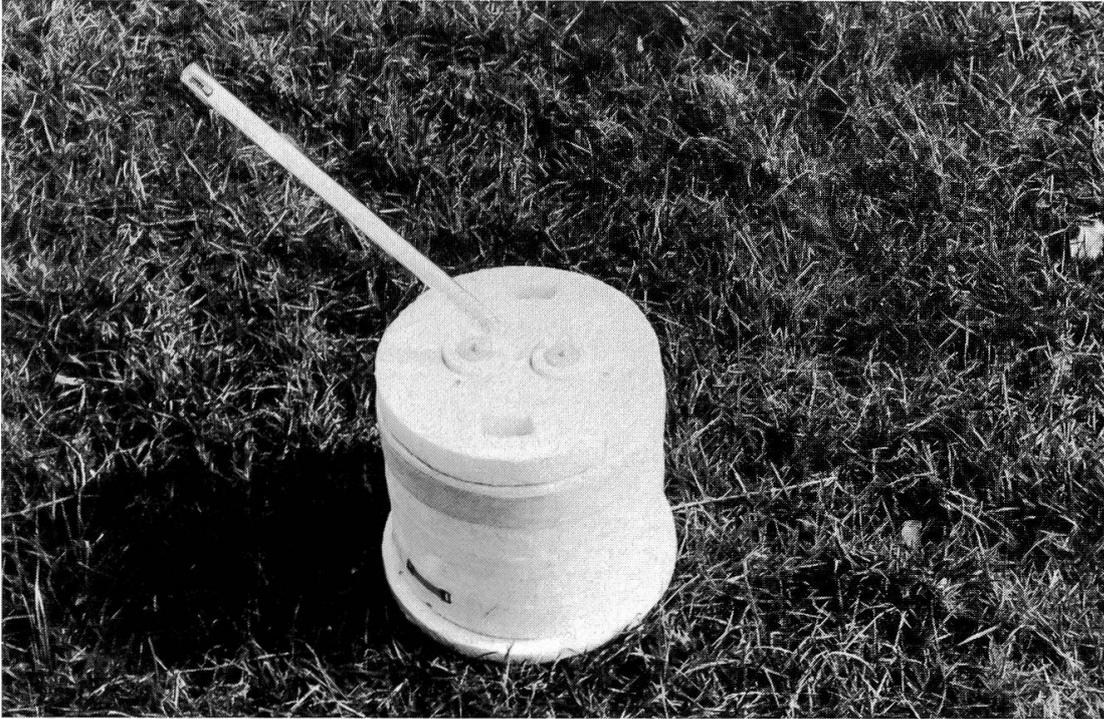


Abb. 22: Gefäss mit äusserem Deckel und Tauchrohr-Thermometer. Die viereckigen Öffnungen werden nach dem Einfüllen des Trockeneises jeweils wieder verschlossen.

werden, dass er die Kältekammer von oben vollständig abschloss. Unkontrollierbare Einwirkungen auf die Versuchspflanzen durch eine zu starke Konzentration von CO_2 wurden auf diese Art vermieden.

Das Gas konnte durch die Einfüllöffnungen ins Freie entweichen. Ausser durch kleinere oder grössere Mengen von CO_2 -Schnee konnte der Wärmeeintrag aus der Kältekammer auch durch den mehr oder weniger dichten Verschluss der Einfüllöffnungen reguliert werden. Eine grössere Öffnung vergrösserte die Sublimationsgeschwindigkeit des Trockeneises und führte dadurch zu einer rascheren Temperatursenkung.

Für die Kontrolle der Temperatur standen Thermometer mit Tauchrohr zur Verfügung. Sie wiesen einen Messbereich von -30° bis $+30^\circ\text{C}$ auf mit einer $\frac{1}{2}^\circ$ -Skalaeinteilung. Diese Thermometer wurden durch eine dichtschiessende Öffnung in der Mitte des Deckels so tief in die Kältekammer hinabgesenkt, dass sich das Quecksilber-Reservoir unmittelbar über der Blattrosette befand.

Zahlreiche Messungen während der Konstruktion der Gefässe zeigten, dass infolge der guten Temperaturleitfähigkeit des Kupfers in der ganzen Kältekammer die gleiche Temperatur herrschte, obwohl das Kühlmittel nur in die zwei einander gegenüberliegenden Säulen eingefüllt wurde. Die Spit-

zen der äussersten Blätter in der Nähe der Gefässwand unterlagen während der ganzen Dauer des Versuches der gleichen Temperatur wie die innersten Blätter der Rosette im Zentrum der Kältekammer.

Der Sublimationspunkt des Kühlmittels (gepresstes Kohlendioxyd, Trockeneis) liegt bei ungefähr -79°C . Während der Phase der Abkühlung mussten, je nach der vorgesehenen Minimaltemperatur, alle 15–20 Minuten ein bis vier Kaffeelöffel voll Trockeneis in das Gefäss gegeben werden. War die Minimaltemperatur erreicht, genügten kleinere Mengen, um die Temperatur zwei Stunden lang konstant halten zu können.

7.2.1.3 Versuchspflanzen

Die Frosthärte wurde im Winter 1967/68 bestimmt, und zwar in den Monaten Oktober bis April. Die dazu notwendigen Vorversuche, die zur Festsetzung der ungefähren Fh und zur Erprobung der neuen Bestimmungsmethode dienten, fanden in den Wintermonaten 1966/67 statt.

O. sphecodes und *O. insectifera* stammten aus dem Untersuchungsgebiet Chilpen, *O. fuciflora* und *O. apifera* aus einem benachbarten Teucrio-Mesobrometum, ebenfalls im Basler Jura gelegen. Dieser nach Süden exponierte Halbtrockenrasen, über den geologischen Unterlagen Rauracien und Séquanien, liegt auf einer Höhe zwischen 540 und 600 m ü. M., entspricht also der gleichen Höhenlage wie das Gebiet des Chilpen.

Untersucht wurde in erster Linie und über einen längeren Zeitraum die Fh der grundständigen Blätter, während Wurzeln, Knollen und Sprosse nur einmal, im April 1968, getestet wurden.

Jahreszeitlich wurde mit den Versuchen begonnen, sobald die Blätter eine gewisse Grösse erreicht hatten und die Rosette aus mindestens drei Blättern bestand. Diese Bedingung konnte allerdings nicht immer eingehalten werden, da *Ophrys apifera*, *O. fuciflora* und vor allem *O. insectifera* oft längere Zeit im Zweiblatt-Stadium stehenbleiben und die folgenden, inneren Blätter sich nur sehr langsam entwickeln.

Sie erreichen auch selten die Grösse der Blätter von *O. sphecodes*, die früher als die drei andern Arten die Bodenoberfläche durchstossen, sehr rasch an Grösse zunehmen und bereits Ende Oktober zu Rosetten mit fünf bis sieben Blättern auswachsen. Normalerweise erscheinen die Blätter von *O. sphecodes* Ende August bis Ende September. Zwei bis drei Wochen später folgen diejenigen von *O. insectifera* und als letzte, ungefähr ab Ende Oktober, entfalten sich an der Bodenoberfläche die Blätter von *O. fuciflora* und *O. apifera*.

So konnten im Winter 1967/68 die Fh-Bestimmungen bei *O. sphecodes* ab Mitte Oktober und bei den drei weiteren *Ophrys*-Arten ab Mitte Dezember begonnen werden.

Die Anzahl der Versuche war von den folgenden Kriterien abhängig:

- Erstens wollte ich aus Rücksicht auf die doch eher seltenen Arten die Anzahl der Versuchspflanzen auf ein Minimum beschränken. Dabei war ich mir bewusst, dass die Resultate dadurch statistisch nicht unbedingt signifikant sein würden. Die übereinstimmenden Ergebnisse der Vor- und Hauptversuche zeigten jedoch, dass auch bei relativ geringer Anzahl von Versuchspflanzen die Fh einigermaßen sicher festgestellt werden konnte. Meines Erachtens ist sie überdies von zu vielen endo- und exogenen Faktoren abhängig, als dass es sinnvoll wäre, sie genauer als auf 1 bis 2°C bestimmen zu wollen. Vor allem ist es sicher fragwürdig, wenn sie auf Zehntel-Grade bestimmt wird, nachdem jene Temperatur als Fh definiert wird, bei welcher ungefähr 15–20% der Pflanzenteile sichtbare Schäden zeigen. Selbst das Planimetrieren der geschädigten Fläche kann nie so genau durchgeführt werden, dass es eine Fh-Bestimmung auf Zehntel-Grade C rechtfertigen würde. Für die Schätzung der Fh «zwischen 15 und 20%» wären Zehntel-Grade überflüssig.

Die aus Gründen des Artenschutzes gehegten Befürchtungen, es könnten durch die Versuche zu viele Pflanzen vernichtet werden, erwiesen sich übrigens als falsche Annahme, da sich herausstellte, dass auch bei fast totaler Schädigung aller Blätter eines Individuums die Pflanze nicht zugrunde geht (Näheres dazu in Kap. 7.2.1.2). Ein Absterben der Pflanze trat nur dann ein, wenn die Knolle irreparable Frostschäden erlitten hatte. Da bei der hier angewandten Methode der Fh-Bestimmung die Pflanzen weder abgeschnitten noch ausgegraben werden mussten, traten folglich nur in jenen Fällen Verluste ein, in welchen die Fh der Knollen und der Wurzeln bestimmt wurde.

- Zweitens ist die zeitliche Dauer, während der die Blätter der *Ophrys*-Arten für die Versuche zur Verfügung stehen, relativ kurz. Erst im Spätherbst oder Vorwinter erreichen sie die dafür notwendige Grösse, und bereits in der Postfloration, anfangs Mai bis Mitte Juni, beginnen sie zu vergilben und sterben ab. In diesem letzten Stadium der Vegetationsperiode (beginnendes Vergilben der Blätter) scheinen mir Fh-Bestimmungen nicht mehr angebracht, da die Summation mehrerer Faktoren, Kälteeinfluss und physiologischer Abbau, keine eindeutigen Resultate erwarten lassen. Vor allem könnte die Grösse des Einflusses eines jeden Faktors nicht annähernd abgeschätzt werden.

Zudem treten ab Ende April in unseren Breitengraden kaum mehr so tiefe Temperaturen auf, dass sie die Blätter dauernd zu schädigen vermögen, so dass auch aus diesem Grund auf weitere Versuche im Mai verzichtet werden konnte. Nur ausnahmsweise treten bei Spätfrösten im Mai an Sprossen von *O. sphecodes* und *O. insectifera* leichte, reversible Schäden auf, die jedoch auf die Ausbildung der neuen Knolle, deren Wachstum zu diesem Zeitpunkt bereits abgeschlossen ist, keinen Einfluss mehr ausüben vermögen.

Organe	Art	Anzahl Fh-Bestimmungen	Anzahl Pflanzen pro Gefäss	Gesamtzahl der Versuchspflanzen
Blätter	<i>Ophrys sphecodes</i>	10	1	40
	<i>Ophrys insectifera</i>	4	1	16
	<i>Ophrys fuciflora</i>	3	1	12
	<i>Ophrys apifera</i>	3	1	12
Sprosse	<i>Ophrys sphecodes</i>	1	2	8
	<i>Ophrys insectifera</i>	1	2	8
Wurzeln und Knollen	<i>Ophrys sphecodes</i>	1	3	12

Tab. 12: Übersicht über die Fh-Bestimmungen bei den Hauptversuchen. Für jede Bestimmung wurden je vier Gefässe verwendet.

Die Vorversuche wurden in ähnlichem Rahmen durchgeführt, Sprosse, Wurzeln und Knollen jedoch nicht getestet.

Durch die hier angewandte Methode brauchte es für jeden Versuch mindestens 4 Pflanzen, für jedes Gefäss eine, die auf unterschiedlich tiefe Temperaturen abgekühlt wurde. Das war der Fall bei allen Fh-Bestimmungen der Blätter während der Hauptversuche. Bei den Vorversuchen (s. unten) wurden zu Vergleichszwecken ausserdem abgeschnittene Blätter weiterer Pflanzen der gleichen Art in die Versuchsgefässe gegeben.

Die relativ geringe Anzahl Testpflanzen pro Versuch ist für die statistische Auswertung ein Nachteil dieser Methode. Für Versuche mit anderen, häufigeren Pflanzen könnte die Anzahl der Gefässe erhöht werden, jedoch auch nur soweit, dass eine genügende Kontrolle des Temperaturganges noch gewährleistet ist. Damit könnten im gleichen Versuch bei verschiedenen Temperaturminima mehrere Pflanzen der gleichen Versuchstemperatur ausgesetzt werden. Es ergäben sich damit bessere Vergleichsmöglichkeiten und zufällige unterschiedliche Reaktionen einzelner Individuen würden erkannt. Der gleiche Effekt wäre auch dadurch zu erreichen, dass pro Versuch alle Gefässe auf das gleiche Temperaturminimum abgekühlt würden. Dies setzte jedoch voraus, dass die ungefähre Fh der Versuchspflanze zu einem bestimmten Zeitpunkt bereits bekannt wäre. Ausserdem müsste dann jene Temperatur als Fh definiert werden, bei welcher etwa 15–20% der Pflanzenteile sichtbare Schäden aufweisen – ein Richtmass, das von vielen Autoren übernommen wurde (ULMER, 1937, PISEK und SCHIESSL, 1947, TILL, 1956).

Für diese Untersuchungen wurde jedoch die Definition von WALTER (1960) berücksichtigt. Sie scheint mir dem Begriff der «Frosthärte» ge-

rechter zu werden, da eine bereits eingetretene Schädigung der Pflanzen durch Frost nicht mehr als Mass für deren Resistenz betrachtet werden kann. Ein prinzipieller Unterschied besteht meines Erachtens nur bei einer Differenzierung in «Schädigung» oder «kein Schaden», während bei der Definition «15–20% Schädigung» nurmehr ein gradueller Unterschied besteht, nämlich derjenige zwischen einem mehr oder weniger grossen Schadenbild.

7.2.1.4 Versuchsanordnung

Im wesentlichen wurden die Fh-Bestimmungen nach den Methoden von ULMER, 1937; PISEK und SCHIESSL, 1947; TILL, 1956 durchgeführt.

Zwei Differenzierungen mussten gegenüber den bisherigen Versuchsanordnungen vorgenommen werden, da bei uns eine andere Zielsetzung den Fh-Bestimmungen zugrunde gelegt wurde. Diese sollten nicht Selbstzweck sein, sondern ebenfalls dazu dienen, mögliche Ursachen zu finden, die für das Verschwinden einzelner Pflanzenarten verantwortlich sein könnten. Dass für den Rückgang dieser meist stenöken Arten vor allem andere Faktoren als die Frostempfindlichkeit in Frage kommen würden, stand im voraus fest. Doch war zu Beginn der Untersuchungen nicht auszuschliessen, dass auch tiefe winterliche Temperaturen bei aperem Boden zur Dezimierung gewisser Arten beitragen könnten. Dies gilt vor allem für jene Pflanzen, die als Kulturfolger aus dem mediterran-submediterranen Raum in unsere Region eingewandert sind. In diesem Sinn sind auch die weiteren ökologischen Untersuchungen als integrierender Bestandteil der vorliegenden, eher pflanzensoziologisch ausgerichteten Arbeit zu betrachten. Sie sollen in Verbindung mit der Sukzessionsforschung Möglichkeiten aufzeigen, gefährdete Arten in ihren Biozöosen zu erhalten.

Auf Grund dieses Zieles wurden gegenüber den bisherigen Methoden der Fh-Bestimmung folgende wesentliche Änderungen vorgenommen:

- Es wurden nicht einzelne Blätter oder Sprosse von der Pflanze getrennt und im Labor auf ihre Fh getestet. Die Untersuchungen wurden an der intakten Pflanze an ihrem natürlichen Standort durchgeführt.
- Die Zeit für das Auftauen der Pflanzen und für die Angleichung an die Aussentemperatur wurde auf 1–1½ Stunden verkürzt. Dadurch wurden die Pflanzen ungefähr der gleichen physiologischen Belastung ausgesetzt, wie sie dem natürlichen Temperaturverlauf einer Strahlungsnacht entspricht.

Der Verlauf eines Fh-Versuches zerfiel in drei Phasen:

- Abkühlung
- Konstante Minimaltemperatur
- Auftauen der Pflanzen, das heisst, Angleichen der Innentemperatur des Gefässes an die Lufttemperatur.

Die Dauer der drei Phasen richtete sich nach folgendem Zeitplan:

Abkühlung: Diese dauerte vier bis fünf Stunden und entsprach damit der von ULMER, 1937; PISEK und SCHIESSL, 1947, und TILL, 1956 angewandten Methode.

Konstante Minimaltemperatur: Die zweistündige Dauer wurde übernommen, wie sie von den oben zitierten Autoren erwähnt wird.

WALTER (1960) nennt 1½ Stunden Einwirkungsdauer für die Minimaltemperatur. Verschiedene Vorversuche zeigten, dass bei den hier untersuchten Arten die gleichen Resultate auftraten, auch wenn die Pflanzen zwei Stunden lang dem Temperaturminimum ausgesetzt gewesen waren. Daher wurde der Zeitraum von zwei Stunden beibehalten, um nicht zu sehr von der bisherigen Definition der Fh abzuweichen und dadurch einen Vergleich der Resultate mit denjenigen anderer Autoren zu verunmöglichen. Ausserdem entsprechen zwei Stunden recht gut dem Temperaturverlauf einer Strahlungsnacht und damit auch den Voraussetzungen unseres Konzeptes, die Fh-Bestimmung unter möglichst natürlichen Bedingungen durchzuführen.

Auftauen der Pflanzen: Die Zeit für die Angleichung der Innentemperatur des Gefässes an die Lufttemperatur wurde im Gegensatz zu den erwähnten Autoren stark verkürzt. Sie betrug in der Regel 1–1½ Stunden, je nach der Grösse der Temperaturdifferenz. TILL (1956) nennt dagegen als Dauer bis zur Erreichung der 0°-Grenze im Kühlgefäss 10–12 Stunden. Die Gründe, die zur starken zeitlichen Verkürzung dieser dritten Phase führten, wurden zu Beginn dieses Kapitels erörtert.

Als Mass für die Fh galt jene tiefste Temperatur, bei welcher die Pflanzen bei zweistündiger Einwirkungsdauer keinen Schaden erlitten (WALTER, 1960). Dies wiederum im Gegensatz zu TILL (1956), PISEK und SCHIESSL (1947), die als Fh diejenige Temperatur bezeichneten, bei welcher etwa 15–20% der untersuchten Pflanzen sichtbare Schäden aufwiesen. Diese Definition mit «15–20% Schädigung» konnte für unsere Untersuchung nicht übernommen werden. Es scheint mir, dass diese Grenze etwas zu willkürlich gewählt wurde, und vor allem hätte diese Definition der Fh für die Sprosse nicht angewendet werden können. Es zeigte sich nämlich, dass das meristematische Gewebe der Sprosse oberhalb der Nodien gegen Frost am empfindlichsten reagierte. Dies im Gegensatz zu den Blättern, bei welchen die jüngsten, innersten am frosthärtesten waren.

Durch die Zerstörung des Gewebes und der Gefässbündel oberhalb der Nodien wurde folglich der ganze Spross geschädigt. Er verdorrte, längst bevor die Blüten sich entfalten konnten. Da in diesem Falle der übrige, weitaus grössere Teil der Internodien, die stengelständigen und die grundständigen Blätter durch die Kälteeinwirkung nicht beeinträchtigt wurden, betrug der Grad der Schädigung in bezug auf die ganze Pflanze kaum 2%. Nach der oben erwähnten Definition von «15–20% Schädigung» müsste also die Pflanze als frosthart gelten, obwohl durch Kälteeinwirkung der ganze oberirdische Spross zerstört worden war. Meines Erachtens müsste als Mass für

die Fh jene tiefste Temperatur bezeichnet werden, die bei zweistündiger Einwirkung bei der Pflanze keine irreversible Schädigung zeitigt.

Während der Vorversuche zeigte sich, dass die Versuchspflanzen gleich reagierten, also keine Änderung der Resultate eintrat, wenn sie mit genügend grossen Erdballen ausgegraben und mit nach Hause genommen wurden. Dort wurden sie im Garten eingegraben, die Fh bestimmt und nach vier Wochen Beobachtungszeit wieder an ihren ursprünglichen Standort verpflanzt.

Da die Entfernung (Luftlinie) vom Standort der Pflanzen zum Untersuchungsort im Garten bei gleicher Höhenlage nur 10 km beträgt, wirkten während der Beobachtungszeit die gleichen Temperaturen auf die Versuchspflanzen ein wie am natürlichen Standort. Zur Kontrolle dieser Temperaturen diente im Untersuchungsgebiet Chilpen ein Thermograph, am Untersuchungsort der Pflanzen ein Minimum-Maximum-Thermometer. Pro Gefäss wurde in der Regel eine Pflanze getestet. Dabei betrug die Temperaturdifferenz zwischen den Gefässen innerhalb des gleichen Versuches 2 oder 3°C, je nachdem, wie genau aus den Vorversuchen die ungefähre Frosthärte bestimmt werden konnte. Bei der Fh-Bestimmung der Knollen wurden in jedes Gefäss drei ganze Pflanzen mit Blättern, Knollen und Wurzeln gegeben und verschieden tiefen Temperaturen ausgesetzt. Diese Pflanzen wurden unmittelbar vor dem Versuch ausgegraben, Wurzeln und Knollen sorgfältig herausgelöst und leicht gewaschen.

Bei der Fh-Bestimmung der Sprosse wurden je Gefäss zwei in der Entwicklung unterschiedlich weit fortgeschrittene Exemplare getestet. Die Pflanzen wurden so ausgewählt, dass bei der einen der Spross durch die stengelständigen Blätter zum grössten Teil noch bedeckt und damit bis zu einem gewissen Grade gegen Frost geschützt war. Beim zweiten Exemplar war das Streckungswachstum der Internodien so weit fortgeschritten, dass diese grösstenteils freilagen.

Die Versuche begann ich, je nach Jahreszeit (Oktober bis Mai), zwischen 23 und 01 Uhr. Nach ungefähr 4 bis 5 Stunden war die Minimaltemperatur erreicht. Nach weiteren 2 Stunden entfernte ich einen oder beide Pfropfen des Deckels (s. Abb. 19/22). Ob nur eine oder beide Öffnungen freigegeben wurden, richtete sich nach der Differenz zwischen der Aussentemperatur und derjenigen im Gefäss. Bei sehr grossem Unterschied und bei Freigabe beider Öffnungen wäre eine zu rasche Angleichung an die Lufttemperatur erfolgt. Dies hätte möglicherweise zu einer stärkeren Schädigung der Versuchspflanzen geführt, als es bei einer langsameren Erwärmung der Fall gewesen wäre. Im Extremfall zeigte sich dies bei der geringsten Berührung gefrorener Blätter. Bei Temperaturen unter dem Gefrierpunkt, auch wenn die Fh-Grenze längst nicht erreicht war, trat in jedem Falle eine irreversible Schädigung des berührten Gewebes ein.

Eine gleichmässige, nicht zu starke Erwärmung der Kältekammer und der Versuchspflanzen wurde demnach durch mehr oder weniger starkes Öffnen

des Gefässes erreicht. Ausserdem sorgte eine Restmenge von CO₂ weiterhin für eine geringe Kühlung des Innenraumes der Gefässe.

War in den Kältekammern die Aussentemperatur erreicht, wurden die Gefässe entfernt. Der Beginn des Versuches wurde nun jeweils so gewählt, dass von jenem Zeitpunkt an, in dem die Gefässe entfernt wurden, noch ungefähr eine halbe bis eine Stunde bis zum örtlichen Sonnenaufgang verging. Also bis zu jenem Moment, ab welchem infolge der Sonnenstrahlung die Versuchspflanzen der rasch ansteigenden Tagestemperatur unterworfen wurden. Damit waren die Versuche wiederum den ökologischen Bedingungen der Freilandpflanzen angepasst.

Durch die hier angewandte Methode war es nun möglich, die Pflanzen nach der Fh-Bestimmung an ihrem natürlichen Standort zu belassen. Die Beobachtungszeit für die weiteren Reaktionen war dadurch nicht limitiert, wie es bei der Aufbewahrung abgeschnittener Versuchspflanzen in feuchten Kammern der Fall ist. Weitere Versuche zeigten überdies, dass unsere Versuchspflanzen unterschiedlich reagierten, je nachdem, ob die Untersuchung nach der bisher üblichen Methode mit abgeschnittenen Pflanzenteilen oder nach der hier beschriebenen durchgeführt wurde. Das heisst, bei vergleichenden Fh-Bestimmungen an abgeschnittenen Blättern und an der intakten Pflanze ergaben sich prinzipielle unterschiedliche Resultate (vgl. Kap. 7.2.3).

Ein weiterer, wichtiger Vorteil der hier angewandten Methode besteht darin, dass die Regenerationsfähigkeit der geschädigten Pflanzen weiterhin beobachtet werden kann. Das Weiterleben eines Individuums wird nicht durch Frostschäden einzelner Organe bestimmt, vor allem auch deshalb nicht, weil nie alle Organe einer Pflanze die gleiche Fh aufweisen und dadurch nie die ganze Pflanze in gleichem Masse geschädigt wird.

So war es bei *Ophrys sphecodes* aufschlussreich, zu erfahren, bis zu welchem Schädigungsgrad der Laubblätter die vegetative Vermehrung noch möglich sein würde. Die Frage lautete: Wie gross darf der Verlust an Assimilationsfläche sein, bis die Bildung einer neuen Knolle verunmöglicht wird? Das Resultat war erstaunlich.

Bei einem Vorversuch am 28. Januar 1967, der am Nachmittag durchgeführt wurde, kühlte ich zwei Blattrosetten von *O. sphecodes* auf -18°C, beziehungsweise auf -21°C ab. Die erstgenannte mit acht Blättern erlitt eine Schädigung von rund 80%, die zweite, fünf Blätter enthaltend, eine solche von ungefähr 95%.

Trotz dieser fast totalen Vernichtung der oberirdischen Teile der Pflanzen während ihrer Vegetationsperiode ging der Wachstumsprozess weiter. Bei einer Kontrolle am 19. März 1967 zeigten sich neue Blätter. Die grössten hatten eine Höhe von 5 cm erreicht. In der Folge entwickelten sich beide Pflanzen normal und blühten Ende April mit normaler Infloreszenz.

Auch in bezug auf die Bildung der neuen Knolle beeindruckt die Regenerationsfähigkeit. Bei beiden Pflanzen entwickelten sie sich im Verlaufe des

Frühjahres 1967 zu normaler Grösse, das heisst, sie erreichten die ungefähr gleichen Masse wie die alten Knollen, die 1967 blühten.

Dies ist vor allem deshalb bemerkenswert, weil zur Zeit der Fh-Bestimmung die neue Knolle kaum ihre erste Phase der Entwicklung beendet hatte. Das heisst, der «Ausläufer» hatte sein Längenwachstum abgeschlossen und begann sich nun an seinem unteren Ende zu verdicken. Ein Prozess, der sich bei unseren einheimischen Ophrys-Arten in den Monaten Dezember bis Februar/März vollzieht (vgl. Abb.49).

7.2.1.5 Natürlicher Temperaturverlauf einer Strahlungsnacht

Die Abbildung 23 zeigt den Temperaturverlauf einer typischen Strahlungsnacht im Vorfrühling. Ab 16 Uhr, nach Sonnenuntergang, sinkt die Temperatur bis gegen 21 Uhr rasch ab. Danach verflacht sich die Kurve, die Temperaturabnahme pro Zeiteinheit wird geringer. Gegen 7 Uhr morgens erreicht die Temperatur den tiefsten Wert und bleibt ungefähr ½ Stunde auf gleichem Niveau. In der folgenden Stunde ist ein geringer Anstieg um 1°C zu verzeichnen. Nach dem örtlichen Sonnenaufgang, der hier am Südwesthang am 9. März ungefähr um 8.30 Uhr erfolgt, erwärmt sich infolge direkter Sonnenstrahlung die Luft rasch um 10°C innerhalb von 2 Stunden.

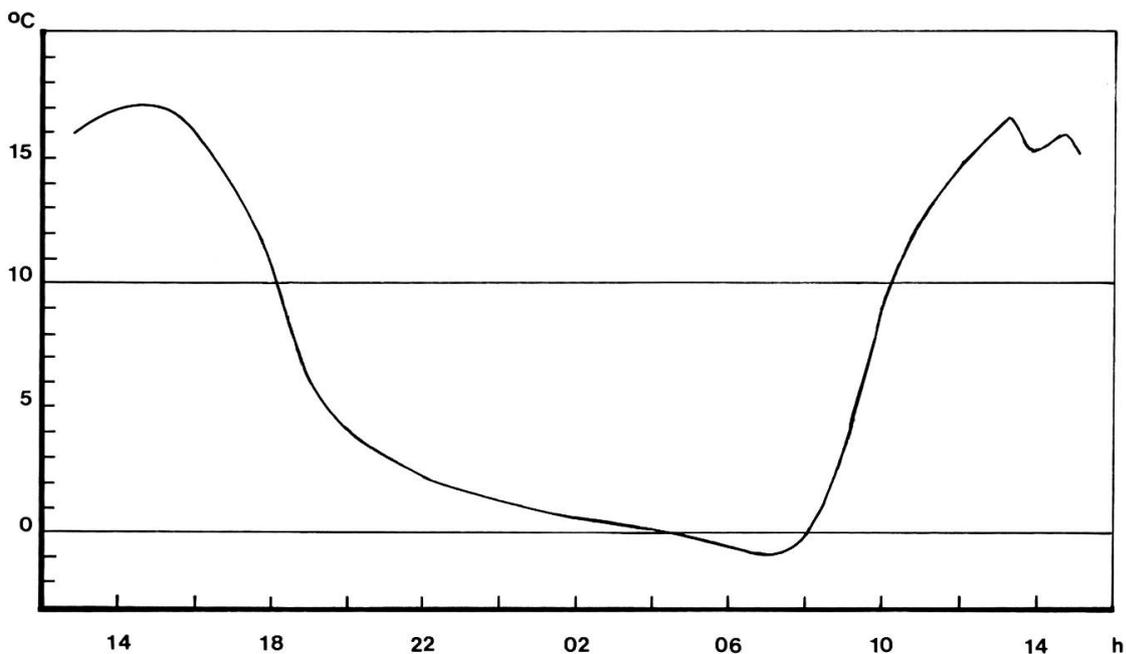


Abb. 23: Temperaturverlauf einer «typischen» Strahlungsnacht, 8./9. März 1966, Chilpen, Südwesthang. Thermograph in 1,70 m Höhe in Norm-Wetterhütte.

Die *Ophrys*-Blätter selbst unterliegen vom Moment an, wo sie der direkten Sonnenstrahlung ausgesetzt sind, einem ungleich höheren Temperaturanstieg, da sie sich schneller und stärker erwärmen als die sie umgebende Luft.

Bei allen Temperaturkurven in Strahlungsnächten, die im Untersuchungsgebiet während 3 Wintern registriert wurden, zeigte sich, dass die Dauer, während welcher die absolut tiefste Temperatur auftrat, immer relativ kurz war, in der Regel betrug sie $\frac{1}{2}$ bis 1 Stunde. Hingegen verlief die Kurve nach Mitternacht meistens so flach, dass sich die Temperatur während 4 bis 8 Stunden auf ungefähr gleichem Niveau hielt mit einer Schwankung von nur 1–2°C.

Da es nun mit Hilfe der vier Gefässe möglich war, die Fh am Standort der Pflanzen durchzuführen, war es naheliegend, auch den Temperaturverlauf in den Kältekammern dem einer Strahlungsnacht anzugleichen. So konnten die Versuchspflanzen unter möglichst natürlichen Bedingungen getestet werden, und zwar im Sinne einer einmaligen Einwirkung tieferer Temperaturen.

Damit blieb die Frage offen, wie sich, ohne Schneebedeckung, längere Frostperioden auf die Pflanzen auswirken würden. Auf dieses Problem wurde experimentell nicht eingetreten, es ergaben sich lediglich einige Hinweise darauf aus den beiden Wintern 1966/67 und 1967/68 (vgl. Kap. 7.2.3).

7.2.1.6 Temperaturverlauf im Experiment

Damit der Temperaturverlauf während der Phase der Abkühlung demjenigen einer Strahlungsnacht angeglichen werden konnte, musste für jedes Gefäss vor Beginn des Versuches eine entsprechende Temperaturkurve erstellt werden. Sie diente als Kontrolle dafür, dass zum richtigen, vorbestimmten Zeitpunkt die Minimaltemperatur erreicht wurde. Ebenso wichtig war, dass mit Hilfe der Koordinatenschnittpunkte jederzeit die Zwischentemperaturen bestimmt werden konnten. Damit war eine genaue Dosierung der notwendigen Menge CO₂ möglich, und grössere Temperatursprünge konnten vermieden werden.

Der Anfangspunkt jeder dieser Kurven war gegeben durch die bei Versuchsbeginn herrschende Lufttemperatur. Endpunkt war die für jedes Gefäss vorher festgelegte Minimaltemperatur. Als Beispiel sind in Abbildung 24 die vier Kurven der Fh-Bestimmung Nr. 1 der Hauptversuche dargestellt. Der Verlauf des Versuches selbst wird im nächsten Abschnitt beschrieben.

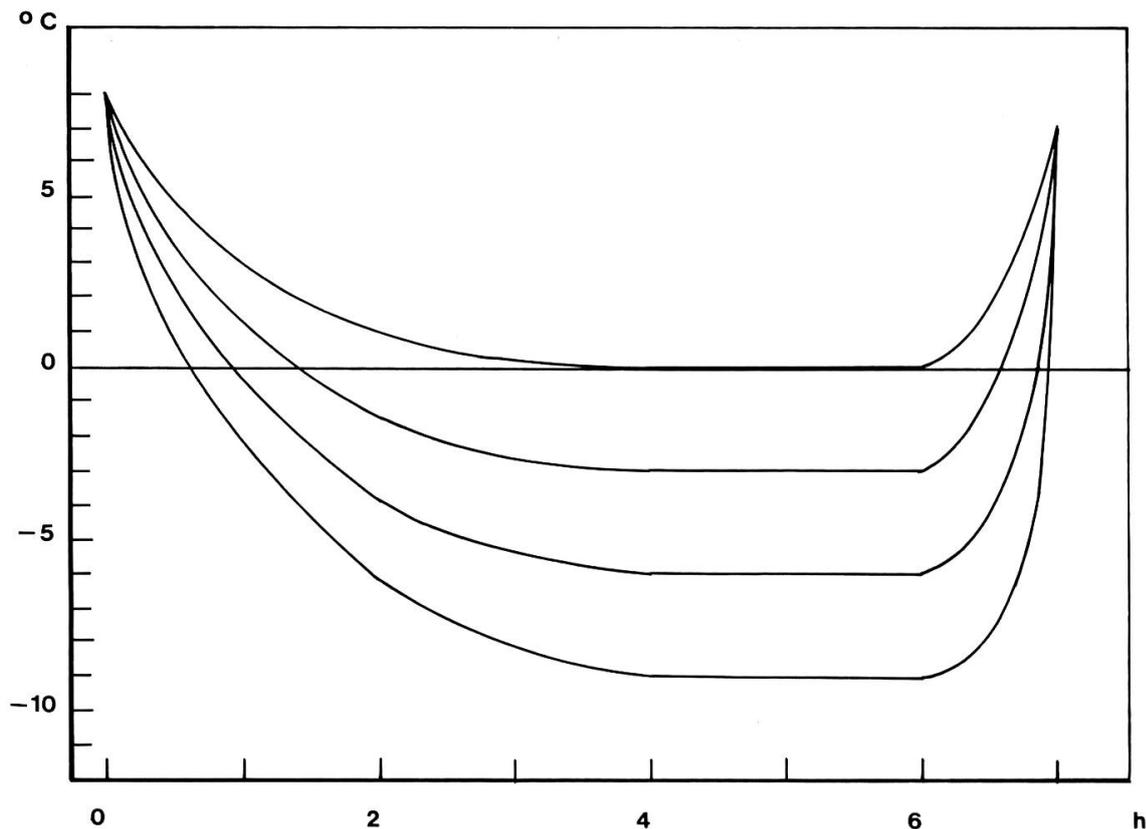


Abb. 24: Theoretischer Verlauf der vier Temperaturkurven der Fh-Bestimmung vom 18. Oktober 1967. Für die einzelnen Gefäße waren folgende Minimaltemperaturen vorgesehen: 0°, -3°, -6° und -9°C. Die Lufttemperatur zu Beginn des Versuches betrug in 1,70 m Höhe über Boden 8°C.

7.2.2 Beispiel einer Frosthärtebestimmung

Anhand einer Frosthärte-Bestimmung ist die Versuchsanordnung und deren Ergebnis näher zu erläutern. Als Beispiel dient der Versuch Nr. 1 vom 18. Oktober 1967, durchgeführt mit vier *Ophrys sphecodes*. Zunächst wurden unter jeder Pflanze die beiden halbkreisförmigen Styroporplatten von 2 cm Dicke zu einer den Boden abdeckenden kreisförmigen Platte zusammengeschoben. Auf diese kamen die Gefäße zu stehen, und zwar so, dass sich die Blattrosette im Zentrum der unteren Kreisfläche der Kältekammer befand. Hierauf wurden die Gefäße mit dem Deckel fest verschlossen. Ab 24 Uhr wurde gepresstes Kohlendioxyd eingefüllt. Mit Hilfe der in Abb. 24 dargestellten Kurven wurden im Verlauf der folgenden vier Stunden die Pflanzen unter ständiger Kontrolle auf die Minimaltemperaturen (0°, -3°, -6°, -9°C) abgekühlt.

Zwischen 4 und 6 Uhr wurden die Temperaturen konstant auf diesem Minimum gehalten. Nach diesen zwei Stunden Einwirkung der Tiefsttemperaturen folgte bis um 7 Uhr die Angleichung an die Aussentemperatur, indem je eine der beiden Öffnungen im Deckel des Gefäßes freigegeben wurde. Der

Temperaturausgleich erfolgte langsam und stetig, da im Gefäss noch ein Rest von CO₂-Schnee vorhanden war und es sich bei der Kältekammer um einen eigentlichen Kältesee handelt. Um 7 Uhr wurden die Gefässe entfernt.

Der Einfachheit halber werden die Versuchspflanzen im folgenden nach ihrer Minimaltemperatur, welcher sie bei der Fh-Bestimmung ausgesetzt gewesen waren, benannt. Die spiralig angeordneten Blätter einer einzelnen Rosette werden in der Reihenfolge ihres Erscheinens numeriert. Dabei bedeutet Nr. 1 das äusserste, älteste Blatt. Je höher die Nummer, um so jünger und kleiner, so dass das innerste, jüngste Blatt die höchste Nummer aufweist (vgl. Abb. 25).

Ergebnis des Versuches (vgl. Tab. 13)

– Befund am 18. Oktober nach Entfernen der Gefässe:

Die Pflanze von 0° zeigt keine Reaktionen, die Blätter weisen ihre normale Farbe auf wie vor dem Versuch und besitzen wieder den vollen Turgor. Die drei übrigen Pflanzen von -3°, -6° und -9° zeigen Frostschaden. Es waren die beiden typischen Reaktionen, wie sie auch bei allen andern Versuchen auftraten:

- Die Farbe der Blätter wechselte durch die Frostwirkung von bläulich-grün beim normalen Blatt von *Ophrys sphecodes* zu glasig-dunkelgrün nach Kälteeinwirkung.
- Der Turgor war stark erniedrigt.

Diese beiden auffallenden Merkmale einer Schädigung zeigten sich am stärksten an der Blattspitze der äusseren, älteren Blätter, während gegen die inneren, jüngeren Blätter eine stetige Abnahme der Intensität des Schadenbildes festzustellen war. Bei keiner der drei Pflanzen von -3°, -6° und -9°C war das innerste Blatt geschädigt. So wie die Rosette wurden auch die einzelnen Blätter nicht gleichmässig geschädigt. Am intensivsten betroffen waren die Blattspitzen. Gegen die Blattbasis verschwanden die Symptome der Schädigung in einem fliessenden Übergang (vgl. Kap. 7.2.4).

– Befund am 18. Oktober um 17 Uhr, 10 Stunden nach Beendigung der Fh-Bestimmung:

Die Pflanze von -3° hat sich vollständig erholt, sie weist, wie die Pflanze von 0°, keine Merkmale einer Schädigung mehr auf.

Bei der Rosette von -6° (Abb. 25) zeigen die beiden äusseren Blätter Nr. 1 und 2 weiterhin das oben beschriebene Schadenbild, das, von der Spitze nach innen verlaufend, an Intensität abnimmt. Die geschädigte Fläche beträgt bei Blatt Nr. 1 ungefähr 35%, bei Blatt Nr. 2 25%.

Pflanze von -9° (Abb. 27): In mehr oder weniger grossem Ausmass sind die Blätter Nr. 1-4 geschädigt. Das fünfte, innerste Blatt war schon nach Beendigung des Versuches unbeeinflusst geblieben, es zeigt auch jetzt keine Merkmale einer Frostschädigung. Die durch die Kälte geschädigte Blattflä-

che, bezogen auf jedes einzelne Blatt, weist ungefähr folgende Grösse auf: Blatt 1: 90%, Blatt 2: 80%, Blatt 3: 60%, Blatt 4: 30%.

– Befund am 9. November, 20 Tage nach der Fh-Bestimmung:

Pflanzen von 0° und -3° ohne Schädigung. Pflanze -6° (Abb. 26): Der grösste Teil des anfänglich erlittenen Kälteschadens erweist sich als reversibel.

Irreversibel geschädigt ist nur die Spitze des ersten, äussersten Blattes der Rosette. Die Blätter 2 bis 5 zeigen wieder ihre frühere bläulich-grüne Färbung, der Turgor hat wieder seinen normalen Wert erreicht.

Pflanze -9° (Abb. 28): Irreversibel geschädigt bleiben die Blätter Nr. 1 bis 3, wobei auch hier die Fläche des nun völlig abgestorbenen Gewebes merklich kleiner ist als diejenige Blattfläche, die nach Abschluss des Versuches deutliche Spuren der Frostwirkung zeigte.

Blatt 4, das anfänglich zu 30% geschädigt worden war, hat sich vollständig erholt, es entwickelt sich normal weiter. Die Grösse der abgestorbenen Blattfläche, also des irreversibel geschädigten Gewebes, weist nun folgende Werte auf: Blatt 1: ungefähr 40%, Blatt 2: 30%, Blatt 3: 20%.

Es wurde bereits darauf hingewiesen, dass nach Abschluss einer Fh-Bestimmung während einer gewissen Zeit keine klare Grenze zwischen geschädigtem und ungeschädigtem Gewebe besteht und dass der Übergang in bezug auf Farbe und Turgor fließend sei. Das ändert sich nun, nachdem der Regenerationsprozess abgeschlossen ist. Gewebe, das infolge zu grosser Empfindlichkeit gegenüber Frost zu stark geschädigt wurde, stirbt nach einer gewissen Zeit endgültig ab und vertrocknet. Es weist dann eine braun-schwarze

Gefäss Nr.	Temperatur- minima in den Kälte- kammern in °C	Schädigung in % der einzelnen Blätter nach Versuchsende					Irreversible Schädigung in % der ein- zelnen Blätter					Reversible und irre- versible Schädigung in % der ge- samten Blatt- fläche 1 Tag nach Versuchs- ende	Irreversible Schädigung in % der gesamten Blattfläche. 3 Wochen nach der Fh-Bestim- mung
		Nr. der Blätter (von ausser nach innen)					Nr. der Blätter (von ausser nach innen)						
		1	2	3	4	5	1	2	3	4	5		
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	- 3°	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	- 6°	35	25	0	0	0	5	0	0	0	0	25	3
4	- 9°	90	80	60	30	0	40	30	20	0	0	75	35

Tab. 13: Fh-Bestimmung Nr. 1 vom 18. Oktober 1967 an *Ophrys sphecodes*. Bei allen vier Versuchspflanzen bestand die Blattrosette aus je fünf Blättern.

Verfärbung auf und fällt ab. Diese Grenze gegenüber dem gesunden Gewebe ist nun scharf gezogen.

Die Tabelle zeigt vier Aspekte, die für die ganze Fh-Versuchsreihe mit Blättern der vier *Ophrys*-Arten charakteristisch sind (vgl. Abb. 23 bis 26):

- Ältere Blätter sind frostempfindlicher als jüngere.
- Die Blattspitze ist empfindlicher als die Basis.
- Die irreversibel geschädigte Blattfläche ist stets kleiner als der Anteil des geschädigten Gewebes unmittelbar nach Versuchsende.
- Je tiefer eine Pflanze unter die Temperatur der Fh abgekühlt wird, um so weniger anfänglich geschädigtes Gewebe vermag sich nachträglich zu regene-

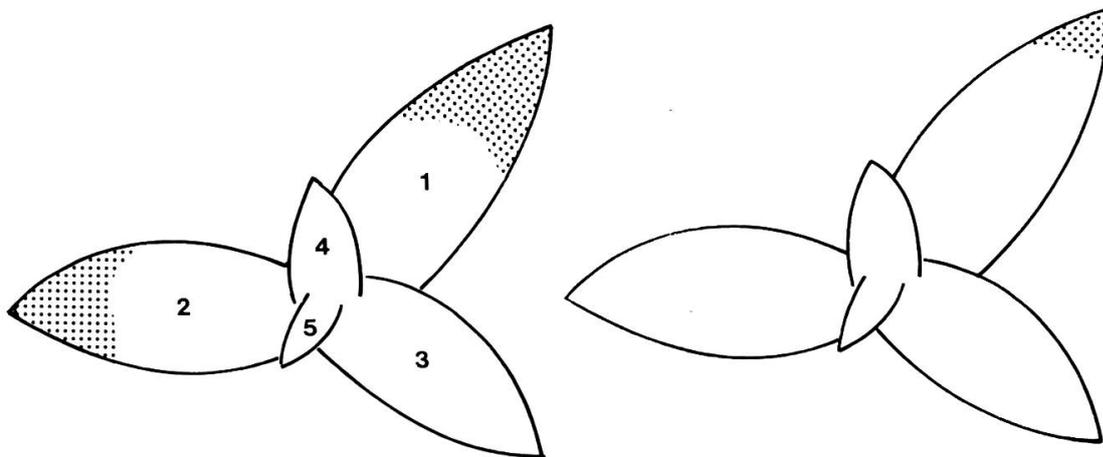


Abb. 25: Fh-Bestimmung Nr. 1 vom 18. Oktober 1967, Minimaltemperatur -6°C . Schädigung bei Versuchsende.

Abb. 26: Gleiche Pflanze wie in Abb. 25. Irreversible Schädigung 20 Tage nach Fh-Bestimmung.

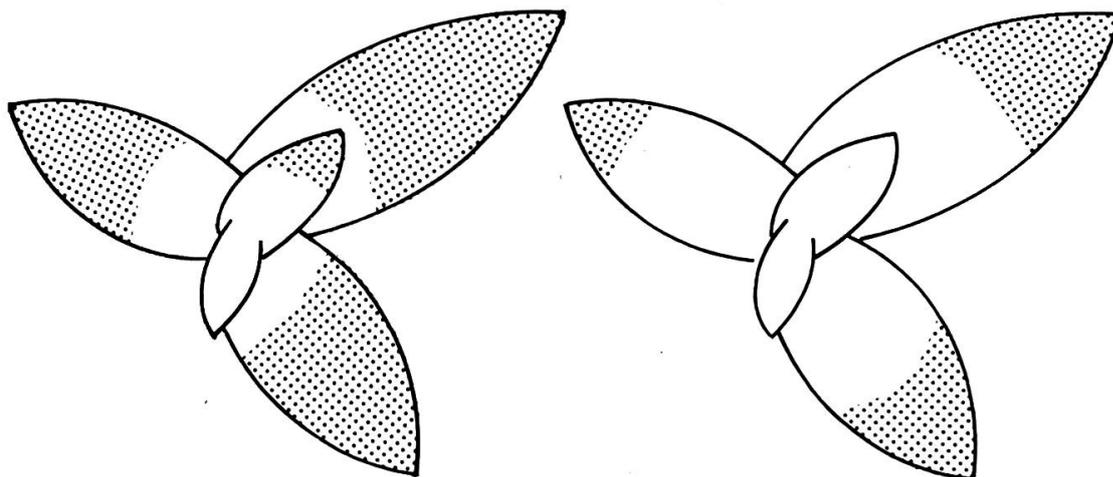


Abb. 27: Fh-Bestimmung Nr. 1 vom 18. Oktober 1967, Minimaltemperatur -9°C . Schädigung bei Versuchsende.

Abb. 28: Gleiche Pflanze wie in Abb. 27. Irreversible Schädigung 20 Tage nach Fh-Bestimmung.

rieren. So betrug bei der Pflanze von -6° der Anteil der irreversiblen Schädigung ungefähr ein Achtel der nach Versuchsende erkennbaren Schädigung, bei der Pflanze von -9° bereits die Hälfte. Die Frosthärte wurde bei diesem Versuch Nr. 1 auf -5°C festgelegt.

Ausgehend von der Tatsache, dass die Pflanze von -6° nur zu 3% der gesamten Blattfläche geschädigt wurde, war anzunehmen, dass eine Temperatur von -5° keine Frostschäden mehr verursacht hätte. Wäre die Pflanze zu mehr als 20–25% geschädigt worden, hätte die Fh auf -4° bestimmt werden müssen, da in diesem Fall mit der Möglichkeit hätte gerechnet werden müssen, dass eine Minimaltemperatur von -5° noch eine gewisse Schädigung hervorgerufen hätte.

7.2.3 Vorversuche

Die im Winter 1966/67 durchgeführten Vorversuche dienten zur Abklärung folgender Fragen:

1. Welche kleinsten Intervalle der Temperaturminima, denen die Pflanzen unterworfen werden, können beim gleichen Versuch zwischen den vier Gefäßen gewählt werden?
2. Wie verläuft die ungefähre Frosthärte-Kurve bei *Ophrys sphecodes*?
3. Besteht ein Unterschied der Frosthärte bei abgeschnittenen Blättern gegenüber ganzen Pflanzen?
4. Wie verhalten sich die Pflanzen bei mehreren aufeinanderfolgenden Einwirkungen tiefer Temperaturen?

Für eine signifikante Ermittlung der Frosthärte hätte weiter das Problem der Abhärtung und Verwöhnung der Pflanzen untersucht werden müssen, was den Rahmen dieser Teiluntersuchung gesprengt hätte. Ausserdem schien es mir nicht verantwortbar, für diese zusätzlichen Untersuchungen an sehr vielen Versuchspflanzen die seltene *Ophrys sphecodes* zu benutzen.

Nach den bisherigen Untersuchungen (TILL, 1956, PISEK und SCHIESSL, 1947, ULMER, 1937) ist anzunehmen, dass auch bei den *Ophrys*-Arten die vor den Versuchen einwirkenden Temperaturen die Fh bis zu einem gewissen Grad beeinflussen. Da jedoch der endogene jahreszeitliche Rhythmus die Fh stärker prägt als kurzzeitige Temperaturschwankungen, darf angenommen werden, dass die hier ermittelte Frosthärte-Kurve der vier *Ophrys*-Arten einem repräsentativen «Durchschnitt» entspricht.

Zu Frage 1: Um die Fh möglichst genau festlegen zu können, war es wünschenswert, mit möglichst kleinen Intervallen der Temperaturminima arbeiten zu können. Das konnte nur dadurch erreicht werden, dass bereits vor den Hauptversuchen der Verlauf der Fh-Kurve annähernd bekannt war. Dadurch war die Möglichkeit eher gegeben, bei jeder einzelnen Fh-Bestimmung die

Temperaturminima in den Kältekammern so festzulegen, dass die Pflanze in mindestens einem Gefäss, in demjenigen mit der höchsten Minimaltemperatur, nicht geschädigt wurde.

In den Vorversuchen wurde das dadurch erreicht, dass die Differenzen der Temperaturminima auf 4°C ausgedehnt wurden. Der Unterschied zwischen dem 1. und 4. Gefäss betrug damit 12°C.

Diese Temperaturdifferenz erwies sich als genügend gross, so dass bei den Versuchen die Frosthärte immer zwischen den beiden Extremwerten lag. Bei zu kleinen Temperaturunterschieden zwischen den Gefässen hätte die Möglichkeit bestanden, dass entweder die schädigende Temperatur gar nicht erreicht worden wäre oder, im andern Extremfall, alle Pflanzen Frostschäden erlitten hätten.

So erwies sich dann bei den Hauptversuchen ein Intervall von 3°C als geeignet. Die Fh konnte damit genügend genau ermittelt werden, da nur noch zwei Celsius-Grade für die Fh-Temperatur in Betracht kommen konnten. Welche Temperatur als Mass für die Fh bezeichnet wurde, war abhängig vom Ausmass der Schädigung an derjenigen Versuchspflanze, die der geringsten Minimaltemperatur ausgesetzt gewesen war.

Als Erfahrungswert ergab sich aus den Vorversuchen eine Grenze, die, bezogen auf die gesamte Blattfläche einer Pflanze, bei ungefähr 20% irreversibler Schädigung lag. Das heisst, bei einer Schädigung von weniger als 20% wurde diejenige Temperatur als Fh bezeichnet, die um 1°C höher lag als die Minimaltemperatur, welcher die Versuchspflanze ausgesetzt gewesen war. Betrug die Schädigung mehr als 20%, war es die um 2°C höhere Temperatur.

Auf die Fragwürdigkeit, die Fh genauer als auf 1°C bestimmen zu wollen, wurde bereits hingewiesen (vgl. Kap. 7.2.1.3). Trotzdem soll hier ein weiterer kritischer Aspekt erwähnt werden. Die Versuche verschiedener Autoren (ULMER 1937, PISEK und SCHIESSL 1947, TILL 1956) haben gezeigt, dass im Experiment die Fh wohl einen jahreszeitlich bedingten Rhythmus aufweist, dass sie aber auch beeinflusst wird durch diejenigen Temperaturen, denen die Pflanzen vor dem Versuch ausgesetzt gewesen waren. Vorausgehende tiefere Temperaturen (Abhärtung) bedeuten grössere Fh, entsprechend liegt die Fh um einige Grad C höher bei vorhergehender Einwirkung höherer Temperaturen (Verwöhnung). Das heisst: Es gibt keine «absolute» Fh, sondern sie ist – neben anderen Faktoren – von zufälligen Temperaturschwankungen des Standortes und dessen Lokalklima abhängig. Gerade im Winter können diese lokalen Temperaturunterschiede beträchtliche Werte erreichen. Zwei Beispiele von recht unterschiedlichem Temperatureinfluss, wie er im Untersuchungsgebiet Chilpen häufig anzutreffen ist, seien kurz skizziert. Je nach Witterung kann in Plateaulage und an nach Nordost und Nordwest geneigten Hängen reichlich Schnee vorhanden sein, während er am Südwesthang längst weggeschmolzen ist. In diesem Fall unterliegen die Pflanzen auf aparam Boden am Südwest-Hang Temperaturschwankungen, die besonders bei klarem Wetter mit nächtlichem Frost beträchtliche Werte aufweisen können.

Die Temperatur unter der Schneedecke hingegen weicht nur wenig von Werten zwischen 0° und +1°C ab.

Andrerseits kann bei vollständig fehlender Schneedecke an Orten, die von der Sonne überhaupt nicht oder nur ganz flach und kurzzeitig beschienen werden, der Boden tage- oder wochenlang gefroren bleiben. Dadurch sind die dort gedeihenden *Ophrys*-Arten erheblich länger tieferen Temperaturen ausgesetzt als diejenigen am Südwesthang.

Auch kleinflächig, im m²-Bereich liegend, können lokal unterschiedliche Temperaturen die Fh eng benachbarter Pflanzen beeinflussen. Aufwachsen der Föhrenwald ist für die meisten nicht mehr bewirtschafteten Halbtrockenrasen charakteristisch. Solange dieser Föhrenbewuchs nicht zu dicht ist oder öfters ausgelichtet wird, vermögen die *Ophrys*-Arten weiter zu gedeihen. Es ist augenfällig, wie uneinheitlich sich die Schneedecke in diesen mit Föhren bestandenen Gebieten präsentiert. Weil die Kronen der Bäume den Schnee zurückhalten, ist während des ganzen Winters eine ungleichmäßige Schneedecke festzustellen. Schon nach geringem Abschmelzen sind im Bereich der Kronen kreisförmige, apere Flächen zu beobachten. Auch hier sind die Pflanzen, je nach Standort, wieder ganz verschiedenen Temperaturen ausgesetzt.

In allen diesen Fällen würden bei gleichzeitig durchgeführten Fh-Bestimmungen, je nach Standort der Versuchspflanze, unterschiedliche Resultate auftreten. Die Differenzen der Fh dürften mit Sicherheit über der Bestimmungsgenauigkeit von 1°C liegen.

Zu Frage 2: Unter Frage 1 wurde bereits auf die Abhängigkeit der Frosthärte vom Standort und Mikroklima, von der Schneebedeckung usw. hingewiesen. Ebenso entscheidend ist natürlich der gesamte Witterungsverlauf des Winters. Ohne auf permanenten Messungen basieren zu können, darf angenommen werden, dass sowohl kurzzeitige Temperaturschwankungen als auch der Temperaturverlauf des ganzen Winters die Fh beeinflussen. Ein milder Winter wird dementsprechend die Versuchspflanzen verwöhnen, wie das im Experiment kurzfristig höhere Temperaturen vor einer Fh-Bestimmung bewirken. Im andern Extremfall werden in einem kalten Winter die Pflanzen im allgemeinen etwas frosthärter sein. Dies vor allem dann, wenn während längerer Zeit eine schützende Schneedecke fehlt. Angesichts dieser komplexen Beziehungen müsste eigentlich nicht von einer Fh, sondern von einem Frosthärte-Bereich im Sinne einer gewissen Bandbreite gesprochen werden. Unter diesem Aspekt sehe ich auch meine Fh-Bestimmungen und die daraus resultierenden Kurven. Sie gelten nur für den Winter 1967/68, für den willkürlich gewählten Zeitpunkt der Untersuchung und für die vor dem Versuch jeweils zufälligen Temperatureinwirkungen auf die Pflanzen.

Zu Frage 3: Um die hier verwendete Methode mit den bisher üblichen Fh-Bestimmungen an abgeschnittenen Pflanzenorganen vergleichen zu können, wurden bei einigen Versuchen abgeschnittene Blätter zu Pflanzen der gleichen Art gelegt. Die Blätter wurden am Abend, ungefähr 6 bis 7 Stunden vor

Versuchsbeginn, abgeschnitten und zu den Versuchspflanzen gegeben. Nach dem Entfernen der Gefässe legte ich sie in feuchte Kammern und bewahrte sie mit einer Ausnahme (siehe unten) im Freien neben der Blattrosette auf. Damit die Temperatur in den Kammern nicht zu stark von der Lufttemperatur, welcher die Pflanzen im Freien ausgesetzt waren, abwich, wurden die Plastik-Gefässe vor direkter Sonnenstrahlung abgeschirmt.

Die Resultate der insgesamt vier Versuche mit ungefähr fünfzig abgeschnittenen Blättern von *Ophrys sphecodes* und *O. insectifera* sind recht uneinheitlich, sie müssen mit Vorsicht bewertet werden. Zum ersten müssten mehr Versuche durchgeführt werden, um statistisch gesicherte Resultate zu erhalten, und zweitens müssten dazu jeweils alle Blätter einer Pflanze abgeschnitten werden. Nur so wäre es möglich, auf folgende Fragen Antwort zu erhalten:

- Ist bei gleicher Minimaltemperatur die irreversible Schädigung bei einer abgeschnittenen Blattrosette gleich gross wie bei der intakten Pflanze?
- Sind auch bei abgeschnittenen Blättern die älteren frostempfindlicher als die jüngeren?

Aus Gründen des Artenschutzes wurden jeweils nur einzelne Blätter verschiedener Pflanzen abgetrennt, sowohl ältere als auch jüngere.

Die Verwendung von Blättern verschiedener Individuen, dementsprechend auch unterschiedlicher Standorte, ist wahrscheinlich der Grund für die uneinheitlichen Versuchsergebnisse in bezug auf die prozentuale Schädigung. Das würde auch die oben erwähnte Hypothese bestätigen, dass nicht alle Individuen einer Art zur gleichen Zeit gleiche Frostempfindlichkeit aufweisen. Ein Versuch vom 30. Dezember 1966 sei im folgenden kurz besprochen:

Zu einer Rosette von *Ophrys sphecodes* wurden je 4 Blätter von *O. sphecodes* und *O. insectifera* gelegt und, bei einer Lufttemperatur von $+8^{\circ}\text{C}$, auf -19°C abgekühlt. Nach Versuchsende wurden die Blätter in vier feuchte Kammern verteilt. Dazu gab ich in jede Kammer je ein Kontrollblatt, das zu gleicher Zeit geschnitten, aber nicht, wie die andern Blätter, abgekühlt worden war.

Zwei Gefässe, das eine mit *O.-sphecodes*-Blättern, das andere mit Blättern von *O. insectifera*, wurden im Freien aufbewahrt. Die beiden andern wurden in den Kühlschrank gelegt.

Vom 31. Dezember 1966 bis zum Ende der Beobachtungszeit, das heisst bis zum 8. Februar 1967, unterlagen die Pflanzen im Freien Temperaturen zwischen -14°C und $+15^{\circ}\text{C}$. Im Kühlschrank herrschte eine gleichmässige Temperatur um $+4^{\circ}\text{C}$.

Ergebnis des Versuches:

Die ganze Blattrosette von *Ophrys sphecodes* war infolge der Abkühlung auf -19°C stark geschädigt worden. Am 23. Januar war eine irreversible Schädigung von ungefähr 95% der gesamten Blattfläche festzustellen. Aufgrund der übrigen Fh-Versuche entspricht dieser Schädigungsgrad einer

Frosthärte von ungefähr -14°C . (Ein Jahr später lag die Frosthärte Ende Dezember bei ungefähr -19°C .)

Anders als die intakte Pflanze verhielten sich nach dem Versuch die abgeschnittenen Einzelblätter. Sechs Stunden nach dem Auftauen wiesen alle wieder den normalen Turgor auf. Drei Tage nach Versuchsende waren Frostschäden erkennbar. Eine Kontrolle nach drei Wochen zeigte folgendes Ergebnis: Zwei Blätter waren vollständig geschädigt, je eines von *O. sphecodes* und *O. insectifera*, beide im Freien aufbewahrt. Der Grad der irreversiblen Schädigung aller übrigen Blätter schwankte zwischen 0 und 30%. Dabei wiesen die im Freien aufbewahrten Blätter im Durchschnitt mehr zerstörtes Gewebe auf als diejenigen im Kühlschrank. Und entgegen den übrigen Befunden wurden die an sich frosthärteren Blätter von *O. insectifera* stärker geschädigt als die Blätter von *O. sphecodes*.

Die nachstehende Zusammenfassung zeigt, welche Unterschiede zwischen den beiden Methoden der Fh-Bestimmung bei den *Ophrys*-Arten festgestellt werden konnten.

- Wird die Fh-Bestimmung an der intakten Pflanze vorgenommen, verläuft die Schädigung des Gewebes immer von der Blattspitze an basalwärts.
Bei abgeschnittenen Blättern waren drei Varianten festzustellen:
 - Nur die Blattspitze wurde mehr oder weniger stark geschädigt.
 - Die Schädigung des Gewebes begann an der Schnittstelle, also an der Blattbasis, und verlief gegen die Blattspitze, während diese selbst ungeschädigt blieb.
 - Sowohl die Blattbasis als auch die Blattspitze wurden geschädigt.
- Vereinzelt vergilbten geschnittene Blätter, bevor der Grad der irreversiblen Schädigung sicher festgestellt werden konnte.
- Bei höheren Lufttemperaturen wurden einzelne Blätter einige Tage nach Versuchsende von Schimmelpilzen befallen. Auch in diesen Fällen konnte die irreversible Schädigung nicht sicher erkannt werden.
- Eigenartigerweise brauchten einige abgeschnittene Blätter weniger Zeit, um nach dem Versuch den vollen Turgor wieder zu erreichen, als Blätter ganzer Pflanzen. Dies auch dann, wenn nachträglich eine irreparable Schädigung des Gewebes eintrat.

Zu Frage 4: Werden die Fh-Bestimmungen an intakten Pflanzen durchgeführt, besteht die Möglichkeit, die gleiche Pflanze während mehrerer aufeinanderfolgender Nächte Frosttemperaturen auszusetzen. Es müsste sich dabei zeigen, ob wiederholter Frost eine Pflanze stärker zu schädigen vermag als eine einmalige Einwirkung einer gleich tiefen Temperatur. Möglich wäre ja auch, dass eine längere Frostperiode gewisse Pflanzen im Sinne einer Abhärtung zu beeinflussen vermag. Experimentell konnten im Rahmen dieser Arbeit zu wenig Untersuchungen angestellt werden, um für *Ophrys sphecodes* endgültige Aussagen machen zu können. Hingegen sind vier Vergleichsmög-

lichkeiten doch aufschlussreich, obwohl die Resultate statistisch nicht gesichert sind. Die Ergebnisse scheinen mir trotzdem erwähnenswert.

Sie beruhen auf folgenden Versuchen:

1. Ab 5. Januar 1966 war die Krautschicht im Untersuchungsgebiet Chilpen mit ungefähr zehn Zentimetern lockerem Pulverschnee bedeckt. Vom 4. bis zum 11. Januar traten nachts Minimaltemperaturen zwischen -5° und $-9,5^{\circ}\text{C}$ auf (vgl. Tab. 14). Die Isolationswirkung des Pulverschnees war gering, so dass auch an der Bodenoberfläche Temperaturen bis zu -8°C auftraten. Nach den bisherigen Untersuchungen über die Fh der Pflanzen müsste folglich eine gewisse Abhärtung erfolgt sein. Am 11. Januar abends wurden fünf Blattrosetten von *Ophrys sphecodes* freigelegt. Bis zum 21. Januar unterlagen sie nächtlichen Minimaltemperaturen zwischen -6° und -19°C . Vom 22. Januar an stieg die Temperatur auch nachts über 0°C . Alle fünf Pflanzen wurden stark geschädigt. Die irreversible Schädigung lag zwischen 50 und 70%. Aufgrund von Erfahrungswerten entspricht dies einer Fh von ungefähr -16°C .
2. Im darauffolgenden Winter, am 30. Dezember 1966, wurde bei der gleichen Art experimentell eine Fh von -14°C festgestellt (vgl. oben Frage 3). Diesmal lagen die Temperaturen vor dem Versuch wesentlich höher, tagsüber bis zu $+9^{\circ}$, nachts meist um 0° .
3. Zehn Tage später, im Januar 1967, konnte ein ähnlicher Versuch durchgeführt werden wie unter Nr. 1 besprochen. Auch diesmal waren die Pflanzen zunächst mit Schnee bedeckt, am 6. Januar wurden zwei freigelegt. In der Folge wirkten während sechs Nächten Tiefsttemperaturen zwischen -4° und -14°C auf sie ein. Die beiden Blattrosetten wurden zu je 10% irreversibel geschädigt. Dieser Schädigungsgrad entspricht einer Fh von ungefähr -13°C .
4. Wiederum ein Jahr später, im Januar 1968, wurde an vier Blattrosetten von *Ophrys sphecodes*, diesmal wieder experimentell, eine Fh von -19°C festgestellt. Während sieben Nächten, die dem Versuch vorangingen, traten Temperaturminima zwischen $-1,5^{\circ}$ und -15° auf.

In Tab. 14 sind als Überblick für die Besprechung der Versuche unter anderen folgende Daten zusammengestellt: Durchschnittstemperaturen für die Monate Oktober, November und Dezember in den Jahren 1966, 1967 und 1968. Diese Werte sind das Mittel von den in zwei nächstliegenden Messstationen Binningen (300 m ü. M.) und Langenbruck (700 m ü. M.) registrierten Temperaturmessungen. Binningen liegt, in Luftlinie gemessen, 22 km, Langenbruck 8 km vom Untersuchungsgebiet entfernt. Mit 530 m ü. M. befindet sich jener Teil des Untersuchungsgebietes, in welchem die Fh bestimmt wurde, in bezug auf die Höhenlage ziemlich genau in der Mitte der beiden Stationen. Es kann deshalb angenommen werden, dass die errechneten Mittelwerte ziemlich genau den tatsächlichen Temperaturen im Chilpen entsprechen. Die übrigen Temperaturangaben der Tabelle entstammen den Aufzeichnungen eines Thermographen im Untersuchungsgebiet selbst. Es

Nr. der Fh-Bestimmung	Durchschnittstemperaturen in den Monaten Oktober bis Januar (Mittel aus den Mess- stationen Binningen und Langenbruck)					Durchschnitt der tägli- chen Minimal- und Maxi- maltemperaturen im Unter- suchungsgebiet während den zehn Tagen, die dem Versuch vorangingen		
		Okt.	Nov.	Dez.	Jan.		Minimal- temperatur	Maximal- temperatur
1	1965/66	8,6	3,4	3,1	-2,5	Jan. 66	-6,0	2,1
2	1966/67	11,8	1,8	2,1	0,3	Dez. 66	-0,6	4,9
3	1966/67					Jan. 67	-1,8	4
4	1967/68	11,6	3,9	-1,2	-0,9	Jan. 68	-7,2	0

Nr. der Fh-Bestimmung		Durchschnitt der nächtlichen Minimal- temp., die auf die Pflanzen einwirkten	Tiefsttemperatur, die auf die Pflanzen einwirkte	Versuchsordnung: natürlicher Frost oder experimentell	Geschätzte Frosthärte in °C	Irreversible Schädigung in %
1	1965/66	-15,8	-19	nat.Fr.	-16	60
2	1966/67		-19	exp.	-14	95
3	1966/67	- 7,4	-14	nat.Fr.	-13	10
4	1967/68		-19	exp.	-19	0

(Alle Temperaturangaben in °C)

Tab. 14: Fh-Bestimmungen an *Ophrys sphecodes* bei natürlichem Frost und im Experiment.

sind Durchschnittswerte der täglichen Minimal- und Maximaltemperaturen jener zehn Tage, die den Fh-Bestimmungen jeweils vorausgingen. Für die unter Nr. 1 und 3 erwähnten Versuche sind ergänzend die Durchschnittswerte jener nächtlichen Tiefsttemperaturen angegeben, die auf die Pflanzen ein-

wirkten. Im Januar 1966 (Nr. 1) ist es der Durchschnitt von zehn, im Januar 1967 (Nr. 3) derjenige von sechs Nächten, während denen die Versuchspflanzen dem Frost ausgesetzt gewesen waren.

Vergleicht man den zehntägigen Durchschnitt der Minimaltemperaturen vor dem Versuch mit dem Grad der irreversiblen Schädigung der Blätter, so lässt sich Folgendes feststellen:

Vergleich der Nummern 1/2, 2/4, 3/4 (erste Kolonne von Tab. 14): Tiefe Temperaturen einige Tage vor dem Fh-Versuch, also Abhärtung, ergeben eine geringere Schädigung der Blätter als bei Verwöhnung.

Vergleich der Nummern 1/4:

Bei ungefähr gleich starker Abhärtung vor dem Versuch schädigt ein mehrere Tage lang anhaltender Frost die Pflanzen mehr als eine experimentell nur zwei Stunden lang einwirkende gleich tiefe Minimaltemperatur.

Es scheint auf Grund dieser vier Versuche, dass die kurzfristig vor den Fh-Bestimmungen auftretenden Temperaturen die Fh von *Ophrys sphecodes* stärker beeinflussen als langfristig auf die Pflanzen einwirkende Temperaturen.

7.2.4 Reaktionen der Blätter und der übrigen Organe

Blätter

Bei Temperaturen unterhalb des Gefrierpunktes setzt bei den Blättern eine äusserlich sichtbare Reaktion ein. Die obere Epidermis verfärbt sich grauweiss und löst sich, oft auf der ganzen Länge des Blattes, zwischen den Gefässbündeln von der Palisadenschicht blasig ab. Es besteht nur noch eine Verbindung längs der Gefässbündel. Zwischen diesen zeigt sich bei der Epidermis eine Querrichtung. Vielfach wird die Epidermis zwischen den Gefässbündeln auch nur partiell abgehoben, so dass das Blatt grauweiss und grün gescheckt erscheint (vgl. Abb. 36).

Diese Reaktion bleibt bestehen, solange die Temperatur unterhalb des Gefrierpunktes liegt. Wird dieser bei Temperaturzunahme überschritten, legt sich die Epidermis wieder flach auf das Palisadenparenchym, und das Blatt nimmt wieder seine normale bläulich-grüne Farbe an.

Durch den Frost geschädigte Blätter weisen nach dem Auftauen einen stark erniedrigten Turgor auf. Die Farbe wechselt während des Auftauprozesses von grau-grün zu glasig-dunkelgrün.

Bei nur schwach geschädigten Blättern steigt der Turgor innerhalb von Stunden bis zu ein oder zwei Tagen relativ rasch wieder zum Normalwert an. Nachträgliche Wirkungen des Frostes waren in diesem Fall nie zu beobachten.

Bei mittlerer bis starker Schädigung musste mit einem Zeitraum bis zu 3 Wochen gerechnet werden, innerhalb welchem das Gewebe sich zu regenerieren vermochte. Blätter oder Blatteile, die im Verlaufe dieser Zeit den norma-

len Turgor nicht erreichten, waren irreversibel geschädigt. Das Gewebe wurde braunschwarz und vertrocknete.

Bei sehr stark geschädigten Blättern traten bereits nach kurzer Zeit braun-schwarze Verfärbungen und Tod des Gewebes ein. Irreversibel geschädigtes Gewebe ist gegenüber dem gesunden scharfrandig getrennt, es trocknet aus und fällt nach einiger Zeit ab (vgl. Abb. 35). Hingegen besteht ein mehr oder weniger fließender Übergang zwischen nicht und reversibel geschädigtem Gewebe.

Die Feststellungen über die Frostempfindlichkeit der einzelnen Blätter einer Blattrosette und über den Schädigungsgrad können in folgende fünf Punkte zusammengefasst werden:

1. Ältere, äussere Blätter einer Rosette sind frostempfindlicher als jüngere. Nach meinen bisherigen Untersuchungen kann die unterschiedliche Frostempfindlichkeit bei *Ophrys sphecodes* vom ältesten bis zum jüngsten Blatt bis zu 9°C betragen.
2. Die Blattspitze ist frostempfindlicher als die Blattbasis.
3. Die irreversibel geschädigte Blattfläche ist stets kleiner als der Anteil des geschädigten Gewebes unmittelbar nach Versuchsende.
4. Je tiefer eine Pflanze unter die Temperatur der Fh abgekühlt wird, um so weniger anfänglich geschädigtes Gewebe vermag sich nachträglich zu regenerieren.
5. Ab ungefähr 20% bis zu 100% der anfänglich erkennbaren Schädigung der Blätter kann reversibel sein. Die Zeitdauer, während welcher sich das Gewebe nach der Fh-Bestimmung regeneriert, schwankt zwischen 1 Tag bei leichter Schädigung und 3 Wochen bei starker Schädigung (vgl. Abb. 29 bis 34).

Punkt 4 soll im folgenden noch näher erläutert werden. Für die Fh-Bestimmung Nr. 3 vom 14. November 1967 (vgl. Tab. 16) wurden jene drei Pflanzen wiederverwendet, die bei der vorhergehenden Fh-Bestimmung Nr. 2 vom 12. November nicht geschädigt worden waren. Erstens sollten damit die Ergebnisse der Fh-Bestimmung Nr. 2 überprüft werden. Wie aus der Tab. 16 entnommen werden kann, stimmen die Resultate überein. In zweiter Linie sollte der Versuch eine Erscheinung bestätigen oder widerlegen, die bei den Vorversuchen beobachtet werden konnte. Damals war aufgefallen, dass das Verhältnis der irreversibel geschädigten Blattfläche zur primären Schädigung unterschiedlich gross war. Je grösser die Differenz zwischen der aktuellen Fh und der jeweiligen Minimaltemperatur in den Gefässen war, um so grösser war der prozentuelle Anteil der irreversiblen Schädigung an der primären. Die Fh-Bestimmung Nr. 3 bestätigte die Beobachtungen aus den Vorversuchen und damit die These von Punkt 4 (vgl. Tab. 15 und Abb. 29–34).

Vergleichen wir die Angaben in Tabelle 15, so zeigt sich, dass bei tiefer liegenden Minimaltemperaturen der Prozentsatz der reversiblen Schädigung nicht linear zunimmt. Zwischen den Temperaturen von -14° und -17° beträgt bei einer nicht ganz doppelt so grossen Gesamtschädigung der Anteil der ir-

Minimaltemperatur in den Kältekammern (= Gefässe)	Reversible und irreversible Schä- digung in % der gesamten Blattfläche (Gesamtschädigung), einen Tag nach dem Versuch	Irreversible Schädigung in % der gesamten Blattfläche, 3 Wochen nach Ver- suchsende	Anteil der irre- versiblen Schädigung an der anfänglich festgestellten Gesamt- schädigung
- 14°	30%	3%	10%
- 17°	50%	20%	40%
- 20°	95%	60%	65%

Tab. 15: Blattschädigungen bei *Ophrys sphecodes* bei -14°, -17°, -20°C, Fh-Bestimmung Nr. 3.

reversiblen Schädigung das Vierfache. Ungefähr sechsmal grösser ist sie bei einer dreimal grösseren Gesamtschädigung zwischen den Minimaltemperaturen von -14° und -20°C.

Dass bei den einheimischen *Ophrys*-Arten die jüngeren Blätter frosthärter sind als die älteren, steht im Gegensatz zu den Beobachtungen von TILL (1956), der bei einer grossen Zahl von Pflanzen sommergrüner Laubwälder festgestellt hat, dass jüngere Blätter frostempfindlicher sind als ältere. Ausnahmslos war dies der Fall bei den von ihm untersuchten winter- und immergrünen Arten, teilweise auch bei sommergrünen.

In diesem Zusammenhang scheint erwähnenswert, dass die Form der Versuchsgefässe keinen Einfluss auf das Schadenbild hat. Die Blattspitzen, ob-

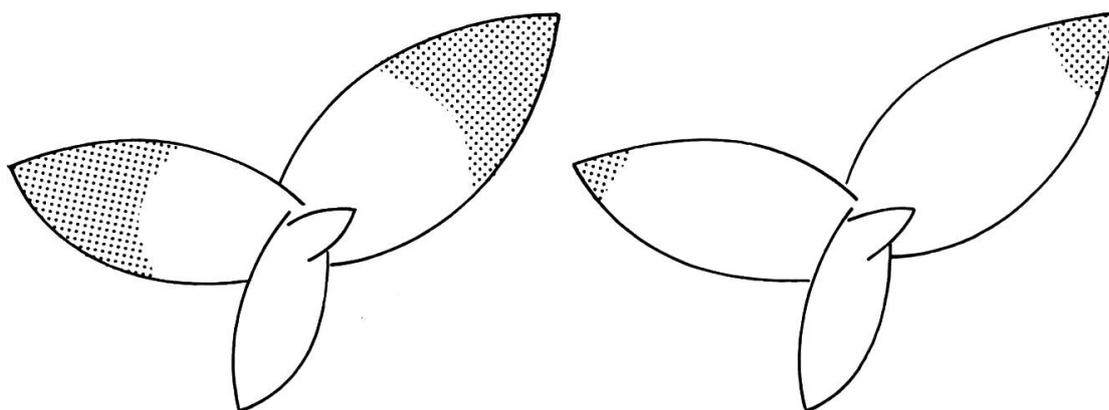


Abb. 29: Fh-Bestimmung Nr. 3 vom 14. November 1967, Minimaltemperatur -14°C. Schädigung einen Tag nach Versuchsende: rund 30% der gesamten Blattfläche.

Abb. 30: Gleiche Pflanze wie in Abb. 29. Irreversible Schädigung drei Wochen nach Versuchsende: rund 3% der gesamten Blattfläche.

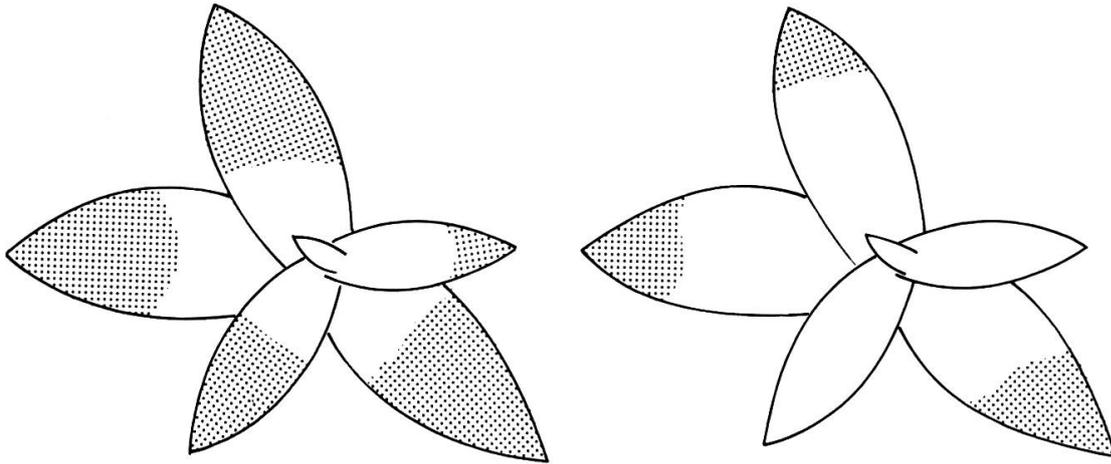


Abb. 31: Fh-Bestimmung Nr. 3 vom 14. November 1967, Minimaltemperatur -17°C . Einen Tag nach Versuchsende zeigt sich eine Schädigung von rund 50% der gesamten Blattfläche.

Abb. 32: Gleiche Pflanze wie in Abb. 31. Ungefähr 20% der Blattfläche bleiben, 3 Wochen nach Versuchsende, irreversibel geschädigt.

wohl sie näher bei der Gefässwand waren, unterlagen den gleichen Temperaturen wie die Mitte der Blattrosette. Dank der Isolation der inneren Gefässwand herrschte im ganzen Raum die gleiche Temperatur. Auch unter natürlichen Bedingungen wurde bei Temperaturen unterhalb der Frosthärte nie ein anderes Schadenbild festgestellt als im Experiment.

Sprosse

Äusserlich sichtbar reagieren die Sprosse auf Frost durch eine Braunfärbung, besonders bei stärkerer Schädigung; zugleich erscheinen sie glasig-

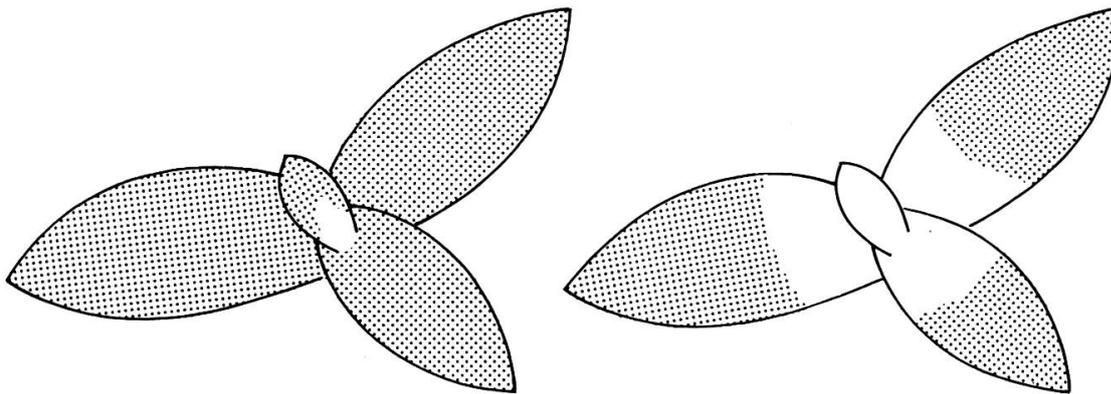


Abb. 33: Fh-Bestimmung Nr. 3 vom 14. November 1967, Minimaltemperatur -20°C . Einen Tag nach Versuchsende zeigt sich eine Schädigung von ungefähr 95% der Blattfläche.

Abb. 34: Gleiche Pflanze wie in Abb. 33. Irreversible Schädigung, drei Wochen nach Versuchsende: 60% der gesamten Blattfläche.

durchscheinend. Am frostempfindlichsten ist die Wachstumszone über den Nodien. Durch Schädigung dieses meristematischen Gewebes tritt meist eine Knickung des Sprosses ein. Bleiben die Gefässbündel intakt, richtet sich der Spross unterhalb der Blütenregion wieder auf, werden sie geschädigt, stirbt er ab.

Knollen und Wurzeln

Auch bei diesen beiden Organen treten bei Frostscha den die gleichen Symptome auf wie bei den andern: Senkung des Turgors und Verfärbung. Die Knollen werden schwammig-weich und färben sich braun-schwarz wie die Wurzeln.

7.2.5 Hauptversuche

7.2.5.1 Frosthärte von *Ophrys sphecodes*

Frosthärte der Blätter

Ab Mitte Oktober 1967, ca. 5–6 Wochen nach Erscheinen der ersten Blätter, nahm die Frosthärte bis in den Dezember relativ rasch zu. Am 16. Oktober lag sie bereits bei -5°C , obwohl vom 24. September bis zum Zeitpunkt des Versuches milde Witterungsverhältnisse herrschten. Nachts fiel das Thermometer nie unter $+8^{\circ}$, die täglichen Maxima schwankten zwischen $+18^{\circ}$ und $+27^{\circ}\text{C}$. Am 12. November zeigte ein weiterer Versuch eine Fh von -13° . Zur Kontrolle dieses Resultates wurden die ungeschädigten Pflanzen des Versuches Nr. 2 zwei Tage später einem weiteren Test mit etwas tieferen Minimaltemperaturen unterzogen. Bei einer Temperatur von -14° wurde die Pflanze zu ungefähr 3% geschädigt. Das bedeutete, dass nach unserer Definition die Fh (Schädigung kleiner als 20%) ebenfalls bei -13° liegen musste wie bei der Fh-Bestimmung Nr. 2.

Am 18. Dezember lag die Fh bei einer Temperatur von -22° . Ob bei diesem Versuch tatsächlich das Maximum der Frosthärte erreicht worden war, konnte nicht näher bestimmt werden. Ein Vergleich mit den bisherigen Untersuchungen (PISEK, 1950; TILL, 1956) zeigt jedoch, dass auch bei den meisten von diesen Autoren geprüften Arten bereits im Januar wieder eine Abnahme der Frosthärte festgestellt wurde.

Bis Mitte Januar 1968 nahm die Fh in geringem Masse ab, sie lag nun bei -19° . Die Pflanzen waren somit etwas frostempfindlicher, obwohl sie vom 7. Januar an bei nächtlichen Minimaltemperaturen bis zu -15° abgehärtet worden waren. Bis zum nächsten Fh-Versuch am 9. Februar 1968 war eine weitere Abnahme der Fh zu verzeichnen, diesmal nur um 1° auf -18° . Die Versuchspflanzen unterlagen vor dieser Fh-Bestimmung, ab 24. Januar, Tagestemperaturen bis zu $+10^{\circ}$ und nächtlichen Tiefstwerten bis zu -3° . Entgegen einem «normalen» Witterungsverlauf blieb das Wetter bis zum

5. März, dem nächsten Fh-Versuch, mild, die Pflanzen wurden weiterhin verwöhnt wie vor dem 9. Februar. Trotzdem nahm die Fh nur um 3° ab. Eine Schädigung der Blätter trat am 5. März erst bei ungefähr -15° ein. Dass die Fh vom 22. Dezember an trotz Abhärtung und darauffolgender Verwöhnung nicht sprunghaft änderte, sondern kontinuierlich von -22° auf -15° abnahm, ist wohl darauf zurückzuführen, dass der endogene Rhythmus die Fh wesentlich stärker beeinflusst als kurzzeitige Temperaturschwankungen.

Vom 13. April bis zum letzten Versuch am 23. April setzte eine starke Erwärmung ein mit einem Temperaturmaximum von +28° am 22. April. Trotz dieser nochmaligen intensiven Verwöhnung wiesen die Versuchspflanzen am folgenden Tag, dem 23. April, immer noch eine Fh auf von -6° (vgl. Tab. 16).

Frosthärte der Sprossachse

Das Streckungswachstum der Stengel von *Ophrys sphecodes* beginnt zu einem Zeitpunkt, in welchem Spätfröste noch möglich sind. Die ersten Pflanzen blühen im Aargauer und Basler Jura normalerweise in der zweiten Woche im April.

Für die Fh-Bestimmung vom 23. April 1968 wurden vier in der Präfloration stehende Pflanzen ausgewählt. Die Sprosshöhe schwankte zwischen 12 und 14 cm. Die Minimaltemperatur in den vier Gefässen betrug -1°, -4°, -7° beziehungsweise -10°C.

Bei der Temperatur von -1° wurden weder Stengel noch Blätter geschädigt. Bei -4° blieben die Blätter ebenfalls ungeschädigt (vgl. Tab. 16, Versuch Nr. 19). Hingegen wurde der Stengel infolge geringer Schädigung des meristematischen Gewebes unmittelbar oberhalb eines Nodiums geknickt. Er richtete sich unterhalb der Blütenregion im Verlaufe der folgenden drei Wochen wieder auf und blühte.

Eine irreversible Schädigung der Stengel trat bei Temperaturen von -7° und -10° auf. Das Gewebe verfärbte sich braun und infolge Zerstörung der Gefässbündel trockneten die Blüten ein. Aufgrund der nur geringen Schädigung des Internodiums bei einer Minimaltemperatur von -4°C wurde die Fh der Stengel zu diesem Zeitpunkt auf -3° festgelegt (vgl. Tab. 16).

Eine ungefähr gleiche Frosthärte wie im Experiment konnte übrigens ein Jahr vorher natürlicherweise auf Grund eines Nachtfrostes beobachtet werden. Am 25. April 1967 fiel die Temperatur im Untersuchungsgebiet morgens auf -3°. Alle Stengel von *O. sphecodes* zeigten die gleichen Folgeerscheinungen wie im Experiment. Sie knickten um, richteten sich in der Folge unterhalb der Blütenregion wieder auf und blühten (vgl. Abb. 37 und 38). Die Minimaltemperatur des Nachtfrostes wirkte damals länger auf die Pflanzen ein als im Experiment und lag vier Stunden lang zwischen -2° und -3°. Das ist wohl auch die Ursache dafür, dass schon bei -3° gleiche Schäden auftraten wie im Experiment bei -4°.

Übrigens konnte damals keine Samenbildung beobachtet werden, während normalerweise ungefähr 5–8% aller Kapseln reife Samen produzieren.

Nr. der Fh-Bestimmung	Datum	Minimaltemperaturen in den 4 Versuchsgefässen in °C				Irreversible Schädigung in % der gesamten Blattfläche				Frosthärte in °C
		Nr. des Gefässes:				Nr. des Gefässes:				
		1	2	3	4	1	2	3	4	
1	16.10.1967	0	- 3	- 6	- 9	0	0	5	40	- 5
2	12.11.1967	- 5	- 8	-11	-14	0	0	0	7	-13
3	14.11.1967	-14	-17	-20		3	20	60		-13
4	18.12.1967	-14	-17	-20	-23	0	0	0	5	-22
9	16.1.1968	-15	-18	-21	-24	0	0	60	90	-19
13	9.2.1968	-13	-16	-19	-22	0	0	10	60	-18
18	5.3.1968	-14	-17	-17	-21	0	30	30	80	-15
19	23.4.1968	- 1	- 4	- 7	-10	0	0	2	60	- 6 1)
19	23.4.1968	- 1	- 4	- 7	-10	0	±	+	+	- 3 2)

Tab. 16: Fh von *Ophrys sphecodes*.

Bei der Fh-Bestimmung Nr. 18 wurden, als Kontrolle, zwei Pflanzen auf die gleiche Minimaltemperatur von -17°C abgekühlt (je eine Pflanze pro Gefäss). Beide Blattrossetten wiesen 10 Tage nach der Fh-Bestimmung die gleiche prozentuelle Schädigung auf.

Fh-Bestimmung Nr. 19: Pro Gefäss wurde je eine Pflanze mit Spross verwendet: 1) Fh der grundständigen Blätter, 2) Fh des Stengels. ± (Gefäss 2): der Stengel erlitt oberhalb eines Nodiums eine leichte Schädigung und wurde dadurch geknickt. Im Laufe des Frühjahrs richtete er sich im Bereich der Infloreszenz wieder auf und blühte normal. + (Gefässe 3 und 4): das meristematische Gewebe oberhalb der Nodium wurde geschädigt, der Rest des Stengels blieb ungeschädigt. Beide Sprosse starben ab.

Frosthärte der Knollen und Wurzel

Aus Gründen des Artenschutzes wurde nur ein Versuch durchgeführt, und zwar mit 3 Pflanzen pro Gefäss. Sie wurden unmittelbar vor dem Versuch ausgegraben, die Wurzeln und Knollen sorgfältig herausgelöst und gewaschen. Die Auswahl der Pflanzen richtete sich nach der Grösse der Knollen und nach der Anzahl der Blätter. Das muss nicht unbedingt übereinstimmen mit dem «Alter» der Pflanzen, also mit der sich vegetativ entwickelnden Anzahl von Generationen. Es hatte sich nämlich gezeigt, dass nach sechsjähriger Beobachtungszeit einzelne Pflanzen sich immer noch im Zweiblattstadium befanden, andere hingegen aus dem Fünf- und Sechsbblattstadium nach dreimaligem Blühen wieder in das Zweiblattstadium zurückfielen.

Die erste Gruppe von vier Pflanzen befand sich im Vier- bis Sechsstadium. Die Grösse der alten, im vorhergehenden Frühjahr gebildeten Knollen schwankte zwischen 15 und 20 mm Länge, die neuen, im Winter 1967/68 sich bildenden Knollen hatten eine Länge von 6 bis 7 mm erreicht.

Die zweite Gruppe von vier Pflanzen war im Zweiblattstadium mit Knollengrössen zwischen 4 und 5 mm, die dritte Gruppe im Einblattstadium mit Knollen von 1 bis 2 mm Länge. Neue Knollen hatten sich bei der zweiten und dritten Gruppe von je vier Pflanzen noch nicht gebildet.

Der Fh-Versuch wurde am 8. Februar 1968 durchgeführt.

In jedes der vier Gefässe wurde je eine der drei verschieden grossen Pflanzen gegeben und gekühlt. Die Minimaltemperaturen betragen -4° , -7° , -10° , -13° . Nach dem Versuch wurden die Pflanzen zwei Tage in feuchten Kammern aufbewahrt, so dass sich die ersten Reaktionen verfolgen liessen, dann in Blumentöpfe gepflanzt und in einem Freilandkasten überwintert.

Zwei Tage nach dem Fh-Versuch, am 10. Februar 1968, wurde folgender Befund festgestellt:

- -4° : Keine der Pflanzen zeigte Erfrierungssymptome.
- -7° : Die Wurzeln aller drei Pflanzen, vor allem ihre Spitzen, waren braun verfärbt und ihr Turgor stark herabgesetzt.
Die Blätter und die beiden Knollen der grösseren Pflanze zeigten keine Reaktionen, sie waren anscheinend nicht geschädigt. Die Knollen der mittleren und kleinen Pflanze waren weich und braun verfärbt. Die Blätter dieser beiden Pflanzen zeigten die bekannten Symptome, wie sie im Kap. 7.2.1.4 beschrieben werden.
- -10° : Alle Organe der mittleren und kleinsten Pflanze waren im mittleren Grade geschädigt.
Bei der grossen Pflanze zeigten nur die Blattspreiten und die neue Knolle keine Schädigung. Alle sprossbürtigen Wurzeln waren an der Basis und an der Spitze schwarzbraun verfärbt. Am stärksten hatten unter der Kältewirkung der Spross und die Blattstiele unmittelbar über der Knolle gelitten. Auch der sogenannte «Ausläufer» (vgl. Kap. 7.4), an dessen Spitze sich die neue Knolle bildet, war glasig durchscheinend und schlaff.
- -13° : Hier zeigte sich der gleiche Befund wie bei den Pflanzen von -10° , allerdings mit noch stärkerer Schädigung aller betroffenen Organe. Ungeschädigt waren wieder nur die Blattspreiten und die neue Knolle der grösseren Versuchspflanze.

Mitte Juni 1968 waren alle neun Pflanzen der Versuchsgefässe mit -7° , -10° und -13° abgestorben, während diejenigen von -4° sich normal weiter entwickelten. Alle drei bildeten neue Knollen zu normaler Grösse aus. Die grössere Pflanze blühte mit fünf Blüten.

Dass auch die ungeschädigt gebliebenen neuen Knollen der anderen drei Versuchspflanzen nicht weiter wuchsen, sondern abstarben, ist wohl darauf

zurückzuführen, dass durch die Zerstörung der Gefässbündel die Wasseraufnahme und der Transport der Assimilate unterbrochen wurden.

Das gleiche gilt für die Blätter aller Pflanzen der Versuchsgefässe mit -7° , -10° beziehungsweise -13° . Alle starben ab, weil die Blattstiele unmittelbar über der Knolle starke, bleibende Schäden aufwiesen. Die Blattspreiten selbst wiesen einige Tage nach dem Versuch keine irreversiblen Schädigungen auf. Die Fh lag zum Zeitpunkt des Versuches bei ungefähr -18° , die schädigende Temperaturgrenze war infolgedessen auch im Gefäss mit der Minimaltemperatur von -13° längst nicht erreicht worden (vgl. Tab. 17).

Wie frosthart die einzelnen Organe bei diesem Versuch waren, ist schwierig anzugeben, da die kausalen Beziehungen zwischen der direkten Schädigung durch zu tiefe Temperaturen und der indirekten infolge Zerstörung der Gefässbündel nicht klar erkannt werden konnten.

Grösse der Pflanzen	Minimaltemperatur in $^{\circ}\text{C}$	Schädigungsgrad der einzelnen Organe				
		Blattstiel und Stengel	Blattspreite	vorjährige Knolle 1967	Knolle 1968	srossbürtige Wurzeln
gross mittel klein	-4°	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0
gross mittel klein	-7°	X X X	0 (X) (X)	0 X X	0 0 0	X X X
gross mittel klein	-10°	X X X	0 (X) (X)	X X X	0 0 0	X X X
gross mittel klein	-13°	X X X	0 (X) (X)	X X X	0 0 0	X X X

0 : keine oder nur reversible Schädigung

X : irreversible Schädigung, welche zum Absterben des betreffenden Organs führte

(X) : In diesen Fällen war nicht feststellbar, ob die Blattspreiten direkt durch Kälteeinwirkung zum Absterben gebracht wurden oder indirekt durch Schädigung des Sprosses und Blattstieles und deren Gefässbündel.

Tab.17: Fh von Knollen und Wurzeln von *Ophrys sphecodes*. Fh-Bestimmung vom 8. Februar 1968.

Mit einiger Sicherheit konnte lediglich festgestellt werden, dass die sprossbürtigen Wurzeln sowie der Spross und die Blattstiele direkt oberhalb der Knolle am frostempfindlichsten waren. Ihre Fh muss zum Zeitpunkt des Versuches, am 8. Februar 1968, bei ungefähr -5° bis -6°C gelegen haben. Erstaunlich an diesem Versuch war die Fh der im Winter 1967/68 neu gebildeten Knollen der vier grösseren Pflanzen. Auch bei einer Temperatur von -13° bei zweistündiger Einwirkungszeit war äusserlich keine Veränderung des Gewebes festzustellen, im Gegensatz zu den vorjährigen Knollen, welche sich glasig-braun verfärbten und weich und teigig anzufühlen waren.

Dass diese neugebildeten, ungeschädigten Knollen im Verlaufe des Frühjahrs trotzdem abstarben und sich nicht weiterentwickelten, ist darauf zurückzuführen, dass sie zum Zeitpunkt des Fh-Versuches noch nicht voll ausgebildet gewesen waren. Durch Zerstörung der Gefässbündel war die Zufuhr der Assimilate aus den Blättern unterbrochen worden, damit trat frühzeitig ein Wachstumsstillstand ein (vgl. Abb. 54, Seite 183).

7.2.5.2 Frosthärte von *Ophrys insectifera*

Frosthärte der Blätter

Die Reaktionen aller Organe von *Ophrys insectifera*, *O. fuciflora* und *O. apifera* stimmen im Experiment mit denjenigen von *O. sphecodes* überein. Auf ihre Beschreibung kann deshalb in der Folge verzichtet werden, sie wurden ausführlich unter 7.2.4 behandelt.

Ophrys insectifera zählt zum mitteleuropäischen Goelement i. e. s. Die Fh ihrer Blätter lag nach unseren Untersuchungen am 21. Dezember 1967 bei -25°C , bei einer um 4° tieferen Temperatur als bei der submediterranen *O. sphecodes*. Am 17. Januar 1968 wurde eine Fh von -24° ermittelt, am 5. März 1968 lag sie immer noch bei -15° . Die Differenzen zu *O. sphecodes* betragen bei diesen beiden Bestimmungen 5° , beziehungsweise 0° . Die während des Winters grössere Fh von *O. insectifera* glich sich demnach gegen das Frühjahr derjenigen von *O. sphecodes* an. Eine letzte Fh-Bestimmung am 30. April 1968 ergab einen Wert von -7° (vgl. Tab. 18).

Frosthärte der Stengel

Für diese Versuche verwendete ich für jedes Gefäss zwei Pflanzen. Bei der einen waren die Blüten noch umhüllt von stengelständigen Laubblättern, während bei der zweiten das Streckungswachstum der Internodien so weit fortgeschritten war, dass die Blütenregion frei war.

Die Versuchstemperaturen betragen hier -2° , -5° , -8° und -11° . Bei den mit Blättern bedeckten Stengeln trat auch bei -8° noch keine Schädigung ein, während der freie Stengel bei -5° bereits total geschädigt wurde und nicht mehr blühte (vgl. Tab. 18).

Nr. der Fh-Bestimmung	Datum	Minimaltemperaturen in den 4 Versuchsgefässen in °C				Irreversible Schädigung in % der gesamten Blattfläche				Frosthärte in °C
		Nr. des Gefässes:				Nr. des Gefässes:				
		1	2	3	4	1	2	3	4	
7	21.12.1967	-17	-20	-23	-26	0	0	0	20	-25
10	17. 1.1968	-16	-19	-22	-25	0	0	0	5	-24
17	5. 3.1968	-14	-17	-20	-23	0	30	50	80	-15
20	30. 4.1968	- 2	- 5	- 8	-11	0	0	5	50	- 7 1)
20	30. 4.1968	- 2	- 5	- 8	-11	0	0	5	50	- 7 2)
20	30. 4.1968	- 2	- 5	- 8	-11	0	+	+	+	- 4 3)
20	30. 4.1968	- 2	- 5	- 8	-11	0	0	0	+	4)

Tab. 18: Fh von *Ophrys insectifera*.

Erläuterungen zur Fh-Bestimmung Nr. 20: In jedem Gefäss befanden sich je zwei Pflanzen von *Ophrys insectifera*. Diese waren nach folgenden Kriterien ausgewählt worden: Bei der einen war das Längenwachstum des Sprosses so weit fortgeschritten, dass die stengelständigen Blätter den Stengel nicht mehr bedeckten, bei der zweiten war er von ihnen zum grössten Teil umhüllt.

1) grundständige Blätter des unbedeckten Stengels

2) grundständige Blätter des bedeckten Stengels

3) unbedeckter Stengel

4) mit Blättern umhüllter Stengel, daher keine Angabe der Fh möglich

+ Spross total geschädigt

Nr. der Fh-Bestimmung	Datum	Minimaltemperatur in den 4 Versuchsgefässen in °C				Irreversible Schädigung in % der gesamten Blatt- fläche				Frosthärte in °C
		Nr. des Gefässes:				Nr. des Gefässes:				
		1	2	3	4	1	2	3	4	
6	20.12.1967	-15	-18	-21	-24	0	0	1	50	-20
14	7. 2.1968	-13	-16	-19	-22	0	0	40	80	-17
16	4. 3.1968	-12	-15	-18	-21	0	0	40	60	-16

Tab. 19: Fh von *Ophrys apifera*.

Ergebnis des Versuches

- 2°: Blätter und Stengel ohne Schaden.
- 5°: Blätter bei beiden Pflanzen ungeschädigt, unbedeckter Stengel total, bedeckter Stengel nicht geschädigt.
- 8°: Freier Stengel irreversibel geschädigt, bedeckter Stengel ungeschädigt. Die stengelständigen, jüngsten Blätter ohne Schaden, die beiden äussersten, ältesten Blätter der Rosette geschädigt, ca. 5% der Gesamtfläche der grundständigen Blätter.
- 11°: Beide Stengel, auch der von Blättern umhüllte, irreversibel geschädigt. Grundständige Blätter zu ca. 50% geschädigt, wobei bei jeder Pflanze nur die drei äusseren betroffen sind.

Auf Grund der totalen Schädigung des nicht bedeckten Stengels im Gefäss Nr. 2 mit einer Minimaltemperatur von -5° muss die Fh zu diesem Zeitpunkt bei ungefähr -3° bis -4° gelegen haben.



Abb. 35: Irreversible Schädigung durch Frost an einer Blattrosette von *Ophrys sphecodes*. Die beiden innersten, jüngsten Blätter weisen keine Schäden auf.



Abb. 36: Frostwirkung bei *Ophrys sphecodes*. Zwischen den Gefäßbündeln wird die Epidermis bei Temperaturen unterhalb von -1° bis -2°C blasig abgehoben.

7.2.5.3 Frosthärte von *Ophrys fuciflora* und *Ophrys apifera*

Frosthärte der Blätter

Von diesen zwei *Ophrys*-Arten wurde je dreimal die Fh der Blätter bestimmt, und zwar in den Monaten Dezember 1967, Februar und März 1968. Aus den Tabellen 19 und 20 ist ersichtlich, dass auf Grund unserer Versuche beide Arten im Winter 1967/68 ziemlich genau die gleiche Fh aufwiesen wie *O. sphecodes*. Alle drei gehören dem submediterranen Geoelement an.

7.2.6 Beziehungen zwischen Frosthärte und Verbreitung an der nordöstlichen Arealgrenze

Es liegt nahe, diese unterschiedliche Fh in Beziehung zu setzen zur nordöstlichen Arealgrenze der 4 *Ophrys*-Arten. In groben Zügen verläuft die Verbreitungsgrenze (nach MEUSEL in WALTER / STRAKA 1970) für *Ophrys sphecodes* und *O. apifera* vom Kaspischen Meer nördlich des Kaukasus entlang der Nordküste des Schwarzen Meeres gegen Siebenbürgen; von hier durch die Niederungarische Tiefebene, durch die westlichen Ausläufer der Karpaten in den Raum von Leipzig und weiter an die Nordseeküste von Holland.



Abb. 37: Sprosse von *Ophrys sphecodes* nach der Frosteinwirkung vom 25. April 1967. Die nächtliche Tiefsttemperatur betrug -3°C .

Nordöstliche Standorte finden sich nach den erwähnten Angaben noch im Raume von Stralsund-Rügen und Kiel. Mit Ausnahme vom Gebiet zwischen dem Kaspischen und dem Schwarzen Meer gilt dieser Grenzverlauf auch für *O. fuciflora*. Annähernd ist diese Verbreitungsgrenze identisch mit der auf den Meeresspiegel reduzierten -2° Januar-Isotherme.

Nr. der Fh-Bestimmung	Datum	Minimaltemperatur in den 4 Versuchsgefässen in $^{\circ}\text{C}$				Irreversible Schädigung in % der gesamten Blatt- fläche				Frosthärte in $^{\circ}\text{C}$
		Nr. des Gefässes:				Nr. des Gefässes:				
		1	2	3	4	1	2	3	4	
5	19.12.1967	-14	-17	-20	-23	0	0	0	50	-21
11	5. 2.1968	-16	-19	-22	-25	0	30	80	100	-17
15	4. 3.1968	-12	-15	-18	-21	0	5	30	60	-14

Tab. 20: Fh von *Ophrys fuciflora*.



Abb. 38: Acht Tage nach der Frostnacht hatten sich die Sprosse unterhalb der Blütenregion wieder aufgerichtet.

Weiter nach Norden und Nordosten reicht *Ophrys insectifera*. Obwohl ihr Hauptverbreitungsgebiet Mitteleuropa umfasst, strahlt sie aus bis in den Raum von Bodo südlich des Westfjord in Norwegen, in Schweden bis Svealand und nach Estland. Im Nordosten findet sich ein isolierter Standort im Raume von Moskau-Iwanowa-Jaroslavl.

Bei dieser Art ist die Zuordnung zu einer Januar-Isotherme weniger eindeutig möglich. Teilweise entspricht sie ungefähr derjenigen von -7° , so vor allem im nördlichen Verbreitungsgebiet.

Nach ZOLLER (mdl.) reicht *O. insectifera* im Münstertal (Graubünden) bis auf 1900 m ü. M. Im betreffenden Gebiet liegt die mittlere Januar-Temperatur auf dieser Höhe ebenfalls bei ungefähr -6 bis -8° .

Sicher sind für einzelne Standorte lokalklimatische Verhältnisse entscheidend. So vor allem für das erwähnte Gebiet nordöstlich von Moskau, wo die Mischwaldzone nach Osten spitz auskeilt, auf guten Böden aber noch Laubwälder stocken.

Es scheint demnach eine Beziehung zu bestehen zwischen der Frosthärte der vier *Ophrys*-Arten und ihrer Arealgrenze im ost- und nordeuropäischen Raum, möglicherweise auch in ihrer vertikalen, oberen Verbreitungsgrenze. Dabei spielen absolute Temperaturminima, die weit unter der Frosthärte lie-



Abb. 39: Während einer Strahlungsnacht wurde die ganze Pflanze (*Ophrys sphecodes*) aus dem Boden herausgehoben, weil die alte Knolle noch zu wenig tief verankert war. Die neue Knolle befindet sich rechts unterhalb der vorjährigen. Das Blatt rechts wurde durch Frost geschädigt.

gen können, keine entscheidende Rolle. Gelegentlich kann eine Schneedecke als Kälteschutz dienen, und selbst eine totale Schädigung der Blattrosette führt, wie die Versuche gezeigt haben, nicht zur Vernichtung der Pflanze, solange Knolle und Wurzeln ungeschädigt bleiben.

7.3 Lichtmessungen

7.3.1 Einleitung

Zusammen mit mehreren andern heliophilen Arten scheidet *Ophrys sphecodes* im Stadium 4 aus. Für alle sommergrünen Arten ist diese Eliminierung eine direkte Folge des Wettbewerbes in der ebenfalls sommergrünen Krautschicht. *Ophrys sphecodes* schliesst ihren Lebenszyklus jedoch bereits im Mai ab, zu einer Zeit also, in welcher die neue Vegetationsperiode in dem sich spät entwickelnden Tetragonolobo-Molinietum litoralis eben erst be-

gonnen hat (s. ZOLLER, 1954b, S. 146f.). Für diese Art ist die Dichte der Krautschicht im Sommer infolgedessen nur indirekt auslesender Faktor. Einen entscheidenden Einfluss auf das Verschwinden hat die im Winter den Boden bedeckende Streueschicht aus abgestorbenen Pflanzen. Der Einfluss der Wurzelkonkurrenz konnte in der vorliegenden Arbeit nicht untersucht werden. Die Dichte der Streueschicht ist wesentlich vom quantitativen Anteil jener Arten abhängig, deren Sprosse nur langsam abgebaut werden, wie zum Beispiel *Molinia coerulea* ssp. *litoralis*, *Brachypodium pinnatum* und *Carex flacca*. Aus diesem Grund ist es wahrscheinlich auch erklärbar, dass die *Ophrys*-Arten und andere heliophile, wintergrüne Spezies der *Orchidaceae* an feuchteren Standorten des Tetragonolobo-Molinietum *litoralis* nur bis zu einer Krautschicht-Deckung von ungefähr 60–80% an der Artengarnitur beteiligt sind, während sie in der trockenen *Asperula cynanchica*-Subassoziation auch bei einer Deckung bis zu 100% noch konkurrenzfähig bleiben; denn auf feuchten Standorten ist der mengenmässige Anteil von *Molinia coerulea* ssp. *litoralis* an der Krautschicht besonders hoch. Im Stadium 3 liegt er im Durchschnitt zwischen 25 und 50%, im Stadium 4 zwischen 50 und 75%. An trockenen Standorten hingegen ist die Dominanz von *Molinia* bedeutend geringer und in den übrigen Mesobromion-Assoziationen des Schweizer Juras tritt sie regelmässig nur noch im Colchico-Mesobrometum mit geringem Deckungswert auf (vgl. ZOLLER, 1954b). Wir finden deshalb die erwähnten heliophilen Arten in diesen Assoziationen, sofern sie überhaupt auftreten, auch bei 100% Krautschicht-Deckung. Vergleicht man in ZOLLER (1954b) die Summe der Repräsentationszahlen dieser drei nur langsam abbaubaren Arten in den Mesobromion-Assoziationen des Juras, so zeigt sich, dass sie in keiner Assoziation so hoch ist wie im Tetragonolobo-Molinietum *litoralis*. Sie liegt hier um ein Vielfaches höher als in allen andern Mesobrometen. Es scheint demnach, dass innerhalb der Mesobrometen des Juras die Verbreitung heliophiler, wintergrüner *Orchidaceae* unter anderem sehr stark abhängig ist von der Dominanz langsam abbaubarer Arten der Krautschicht. Im Feld zeigt sich diese Abhängigkeit sehr auffallend bei *Brachypodium pinnatum*. Wo diese Art stark dominiert, fehlen die erwähnten lichtliebenden Spezies.

Im Hinblick auf zukünftige Pflegemassnahmen war es deshalb erwünscht, den Lichtgenuss wenigstens einer stenöken Art näher zu untersuchen, stellvertretend für andere heliophile Arten mit ungefähr gleicher ökologischer Amplitude. Ausgewählt wurde *Ophrys sphecodes*; einige wenige Messungen konnten auch bei *O. insectifera* durchgeführt werden, sie ist jedoch im Untersuchungsgebiet weit weniger stark verbreitet als *O. sphecodes*. Ausser in den von ihnen besiedelten Sukzessionsstadien 2 und 3 wurde der Lichtgenuss beider Arten auch an deren lokalen Verbreitungsgrenze im Stadium 4 gemessen.

Im Schatten einer dichten Streueschicht ist eine ausreichende Photosynthese für die Blattrosetten von *O. sphecodes* nicht mehr möglich. Um Ver-

gleichswerte zum minimalen Lichtgenuss dieser Art zu erhalten, wurde anschliessend an die äussersten Randvorkommen von *O. sphecodes* die Lichtintensität auch unter der jeweiligen Streueschicht gemessen. Die Lichtmessungen wurden sowohl bei klarem, wolkenlosem als auch bei bedecktem Himmel vorgenommen.

Die Messungen bei bedecktem Himmel erschienen uns aus folgenden Gründen wesentlich.

– Die Vegetationszeit der vier *Ophrys*-Arten fällt in die Monate September bis April. Während des Winterhalbjahres ist in unseren Breitengraden (Basel) die effektive Sonnenscheindauer wesentlich kürzer als die astronomisch mögliche. Im Mittel betrug sie in Basel in den Jahren 1931 bis 1960 während des Winterhalbjahres 30% (Stat. Jb. Basel, 1965). Lichtmessungen bei bedecktem oder bewölktem Himmel zeigen daher im Winterhalbjahr zu einem wesentlich grösseren Prozentsatz den tatsächlichen Lichtgenuss der Pflanzen als Messungen bei klarem Himmel.

– Misst man bei gleichen Pflanzen die Lichtintensität sowohl bei Sonnenschein als auch bei bedecktem Himmel, so ergeben sich in bezug auf den minimalen Lichtgenuss, bei welchem die Photosynthese noch ausreichend ist, recht unterschiedliche Werte. Wird bei voller Sonne gemessen, so wirkt sich der Schattenwurf durch benachbarte Pflanzen stark aus. Gut besonnte Pflanzen erhalten einen hohen Anteil des vollen Tageslichtes, während bei schattierten Blattrosetten die Lichtintensität sehr stark abfällt. Dadurch ergeben sich recht grosse Unterschiede in bezug auf den Lichtgenuss zwischen Blattrosetten in dichteren Stadien, unter Bäumen oder Sträuchern, gegenüber denjenigen offener Standorte. Die Extremwerte des Lichtgenusses liegen weit auseinander. Bei 570 Messungen, ausgeführt zur Zeit der für den jeweiligen Standort stärksten Insolation (vgl. Kap. 7.3.2) variierte der Lichtgenuss zwischen 91% und 1,5%. Wesentlich näher beieinander lagen die Grenzwerte bei bedecktem Himmel. Bei der Messreihe Nr. 2 (vgl. Tab. 21) schwankte der Lichtgenuss zwischen 67 und 13%, bei derjenigen von Nr. 8 zwischen 63% und 11%.

Absolut gemessen ist die Beleuchtungsstärke bei bedecktem Himmel zwar wesentlich geringer, es herrscht jedoch ein gleichmässigeres Licht, da in diesem Fall nur diffuses Licht auf die Pflanzen einwirkt und dadurch keine starken Schatten auftreten.

Für die Pflanzen mit dem Existenz-Minimum an Lichtgenuss bedeutete das nun, dass sie zeitlich während rund zwei Dritteln (Dauer der Bewölkung während 70% des Winterhalbjahres) der Vegetationsperiode immer noch 17, beziehungsweise 11% des vollen Tageslichtes erhielten statt der 1,5% bei Sonnenschein. Der Lichtgenuss stark beschatteter Pflanzen ist dadurch gegenüber denjenigen an sonnigen Standorten während der Vegetationsperiode mehrheitlich relativ höher. Und da offenbar die absolute Strahlung während des Winterhalbjahres für die Photosynthese von *Ophrys sphecodes*

ausreicht, täuschen Lichtmessungen bei Sonnenschein einen zu tiefen minimalen Lichtgenuss vor.

7.3.2 Methode

Für die Lichtmessungen stand ein Luxmeter zur Verfügung. Mit der Selen-Photozelle allein konnten Werte bis zu 1000 Lux gemessen werden. Zwei Empfindlichkeitsstufen standen zur Verfügung. Die erste reichte bis 100 Lux, die zweite bis 1000 Lux. Durch Aufsetzen eines Platin-Opalfilters 1:50 oder 1:100 auf die Selenzelle konnten Messungen bis zu maximal 100 000 Lux vorgenommen werden.

Die Messungen wurden in den Winterhalbjahren 1967/68 und 1968/69 durchgeführt.

Der Anwendungsmöglichkeit des Gerätes entsprechend konnte nicht der Lichtgenuss einzelner Pflanzen bestimmt werden, sondern lediglich die momentane Lichtintensität am Standort der Blattrosetten. Sie wurde als Gesamtstrahlung ermittelt, das heisst als Summe der direkten und der diffusen Strahlung.

Die Blattrosetten von *Ophrys sphecodes*, zumindest deren äussere Blätter, liegen dem Boden meist flach auf. Bei ihnen wurde die Photozelle direkt auf die Blätter gelegt, parallel zur Rosette. Dabei wurde darauf geachtet, dass schattierende Teile benachbarter Pflanzen in ihrer ursprünglichen Lage belassen wurden. Bei *O. insectifera*, deren grundständige Blätter meist aufgerichtet sind, wurde die Photozelle parallel zur Bodenoberfläche gehalten. Im übrigen wurden hier die gleichen Bedingungen eingehalten wie bei *O. sphecodes*.

Die Lichtmessungen wurden in den verschiedenen Expositionen zur Zeit der jeweils grössten Sonneneinstrahlung durchgeführt. Am Osthang war dies die Zeit zwischen ungefähr 9.30 und 11 Uhr, am Süd- bis Südwesthang fortlaufend von 12 bis ungefähr 15 Uhr. Vor Beginn jeder Messreihe und danach alle fünfzehn Minuten wurde jeweils die absolute Strahlung im Freien bestimmt, senkrecht gegen den Lichteinfall. Alle Lichtintensitätswerte am Standort der Pflanzen wurden in Prozent der absoluten Strahlung im Freien umgerechnet.

Insgesamt wurden 1050 Messungen vorgenommen, sechs Messreihen bei sonniger, wolkenloser Witterung, vier bei einer dichten und gleichmässig deckenden Hochnebeldecke. Vor jeder Messung wurden die Blattrosetten mit Hilfe von Etiketten markiert, so dass sie während der Untersuchung in- nert kurzer Frist aufgefunden werden konnten.

7.3.3 Lichtgenuss von *Ophrys sphecodes* im Stadium 2

Den Messreihen Nr. 1, 2, 4 und 6 in Tabelle 21 ist zu entnehmen: In Süd- bis Südwestexpositionen und bei klarem Himmel gemessen, variierte der

Lichtgenuss von *Ophrys sphecodes* am 5. September 1967 (Nr. 1) zwischen 91% und 31%, am 28. Oktober 1968 (Nr. 6) zwischen 90% und 34%. Bei Nr. 1 betrug der Mittelwert von 118 Messungen 58%, bei Nr. 6 bei 70 Pflanzen 59%. Die Höhe des Sonnenstandes scheint in diesem Fall keinen Einfluss auszuüben auf den Lichtgenuss, das heisst auf das Verhältnis zwischen der absoluten Strahlung und der Lichtintensität am Standort.

Bei der Messreihe Nr. 1 handelte es sich übrigens um alle *Ophrys*-Pflanzen in einem abgegrenzten Gebiet, also auch um kleinere im Ein- bis Dreiblattstadium. Bei Nr. 6 wurden nur grössere Blattrosetten auf den Lichtgenuss untersucht, verteilt auf den ganzen Südwesthang. Am Osthang, ebenfalls bei klarem Himmel gemessen, wurde am 28. Oktober 1968 (Nr. 6) bei 47 Pflanzen ein Lichtgenuss zwischen 12% und 67% festgestellt. Der Mittelwert betrug hier 41%, also rund 20% weniger als am Südwesthang.

Wesentlich andere Werte des Lichtgenusses ergaben sich bei Messungen bei bedecktem Himmel. Am 8. November 1967 wurden die gleichen Pflanzen wie bei Nr. 1 nochmals getestet. Diesmal reichte die Variationsbreite des Lichtgenusses von 65% bis 30%, der Mittelwert lag bei 42%, also um 16% tiefer als bei Sonnenschein. Wir sehen jedoch später, dass sich dieser Wert im Stadium 3 und vor allem an der Verbreitungsgrenze zugunsten der stärker beschatteten *Ophrys*-Blattrosetten verschiebt. Das heisst, der Mittelwert des Lichtgenusses stark beschatteter Pflanzen liegt bei bedecktem Himmel höher als bei Sonnenschein.

7.3.4 Lichtgenuss von *Ophrys sphecodes* im Stadium 3

In diesem Stadium nimmt der Lichtgenuss von *Ophrys sphecodes* bereits deutlich ab. Bei klarem Himmel lagen die Extremwerte am Südwesthang zwischen 36% und 1,5% (Nr. 1) beziehungsweise zwischen 38% und 3% (Nr. 6) (vgl. Tab. 22). Im ersten Fall ergab sich aus 44 individuellen Daten ein Mittelwert von 20%, bei Nr. 6 aus 72 Messungen ein solcher von 21%. In beiden Messreihen liegt der Mittelwert gegenüber dem Stadium 2 demnach rund 35% tiefer. Eine ungefähr gleiche Differenz stellten wir am Osthang fest. 34 Pflanzen mit Werten zwischen 18 und 1% wiesen im Stadium 3 einen mittleren Lichtgenuss von 7% auf, im Stadium 2 betrug er demgegenüber 41%.

Auch im Stadium 3 wurden für die Bestimmung des Lichtgenusses bei bedecktem Himmel die gleichen Pflanzen verwendet wie bei klarem Wetter (vgl. Tab. 21, Messreihen Nr. 1 und 2).

Vergleicht man die Daten der beiden Messreihen miteinander, so ist ersichtlich, dass im Stadium 3 die oberen Werte des Lichtgenusses gleich sind, nämlich 36% bei Sonne, 38% bei bedecktem Himmel. Die tiefsten gemessenen Werte des Lichtgenusses lagen jedoch bei bedecktem Himmel immer noch bei 13%, also deutlich höher als die bei Sonnenschein gemessenen

Nr. der Messreihe	Datum	Witterung	Exposition des Standortes	Sukzessionsstadien V = Lokale Verbreitungsgrenze	Variationsbreite des Lichtgenusses in % der absoluten Strahlung	Anzahl Messungen
1	5. 9.1967	sonnig	Südwest	2, 3, V	91 - 2	162
2	8.11.1967	bedeckt	Südwest	2, 3, V	67 - 13	162
3	24.11.1967	sonnig	Südwest	3, V	15 - 2	108
3a	24.11.1967	sonnig	Südwest	3, V	8 - 1,2	22
3b	7. 4.1968	sonnig	Südwest	unter Streuesch.	0,8- 0,07	50
4	28.10.1968	sonnig	Ost	2, 3, V	72 - 1	105
6	28.10.1968	sonnig	Südwest	2, 3, V	90 - 2	172
8	21. 3.1969	bedeckt	Südwest	3, V	63 - 11	111
9	21. 3.1969	bedeckt	Südwest	unter Streuesch.	7,2- 0,7	50

Tab. 21: Lichtmessungen an Blattrosetten von *Ophrys sphecodes* und *O. insectifera*. Messreihe Nr. 3a: *Ophrys insectifera*, alle andern *O. sphecodes*.

1,5%. Entsprechend erhöhte sich auch der Mittelwert des Lichtgenusses, und zwar um 9% auf 29%.

7.3.5 Lichtgenuss von *Ophrys sphecodes* an der lokalen Verbreitungsgrenze (vgl. Tab. 21), Messreihen Nr. 3, 4, 6 und 8

Auch an der lokalen Verbreitungsgrenze von *Ophrys sphecodes*, also in den Übergangszonen zwischen den Stadien 3 und 4, wurde der Lichtgenuss vergleichend bei bedecktem und klarem Himmel gemessen. Diese Daten sind in den Messreihen Nr. 3 und 8 festgehalten. Auch hier handelt es sich zum grössten Teil um die gleichen Pflanzen, auch wenn die Messungen in einem Abstand von rund 16 Monaten erfolgten. Zwischen dem 24. November 1967 (Nr. 3) und dem 21. März 1969 (Nr. 8) wurde einmalig durch vegetative Vermehrung eine neue Knolle gebildet. Erfahrungsgemäss befindet sich die neue Knolle direkt neben der vorjährigen, eine Verschiebung um mehr als zwei bis drei Zentimeter ist die Ausnahme.

Am 24. November 1967 wurde bei sonniger Witterung am Südwesthang bei 108 Blattrosetten eine Streuung des Lichtgenusses von 15% bis 2% festgestellt mit einem Mittelwert von 6%. Bei dichter Hochnebeldecke ergaben sich am 21. März 1969 bei 111 Pflanzen folgende Werte: Variationsbreite des Lichtgenusses zwischen 42% und 11%, Mittelwert 29%.

An der Grenze der lokalen Verbreitung von *Ophrys sphecodes* sind die oberen Werte des Lichtgenusses rein willkürlich. Sie sind davon abhängig, ob die Übergangszone, in welcher sich die Pflanzen befinden, noch zum Stadium 3 gerechnet wird oder aber bereits zum beginnenden Stadium 4. Die beiden Mittelwerte von 6% bei sonniger Witterung beziehungsweise von 29% bei bedecktem Himmel und die Minimalwerte von 2% beziehungsweise 11% lassen sich nur insofern vergleichen, als es sich bei beiden Messreihen um die gleichen Pflanzen handelt. Vergleiche dieses Mittelwertes mit denjenigen in den Stadien 2 und 3 haben deshalb keinen Aussagewert.

Ebenfalls am Südwesthang konnten am 24. November 22 *Ophrys insectifera* in die Lichtmessung miteinbezogen werden. Diese Art vermag etwas mehr Schatten zu ertragen als *O. sphecodes*. Es wurde bei einigen Pflanzen ein minimaler Lichtgenuss bis zu 1,2% festgestellt, während bei *O. sphecodes* nur ausnahmsweise ein Wert unter 2% gemessen wurde.

7.3.6 Lichtgenuss von *Ophrys sphecodes* bei unterschiedlichen Expositionen

Auf Grund der 262 Messungen kann in bezug auf die Lichtverhältnisse bei unterschiedlichen Expositionen folgender Schluss gezogen werden: Der Lichtgenuss der Pflanzen ist am Südwesthang in beiden Stadien grösser als

Exposition	Sukzessions- stadium	Anzahl Rosetten	Durchschnitt- licher Licht- genuss (Mit- telwert) in Lux (%)	Variations- breite in Lux (%)
Südwest	3 + V	87	22	38 - 3
Südwest	2	70	58	91 - 34
Ost	3 + V	68	8	18 - 1
Ost	2	37	41	67 - 12

Tab. 22: Lichtgenuss von *Ophrys sphecodes*-Blattrosetten am Südwest- und Osthang in den Sukzessionsstadien 2 und 3. Lichtgenuss in % des vollen Tageslichtes im Freien. 262 Messungen vom 28. Oktober 1968. Himmel wolkenlos. Messungen am Osthang zwischen 10 und 11 h, am Südwesthang zwischen 13.30 und 15 h. V = an lokaler Verbreitungsgrenze.

am Osthang. Beträgt er im Stadium 3 zur Zeit der grössten Einstrahlung in Südwestexpositionen durchschnittlich noch 22% der absoluten Strahlung im Freien, so sinkt er auf 8% am Osthang. Entsprechend ist die Abnahme des Lichtgenusses im Stadium 2, er fällt von 58% auf 41%. Auch beim Vergleich der oberen Werte der Variationsbreite treten Unterschiede auf, obwohl diese Einzelwerte doch eher zufällige Grössen darstellen.

Weniger Zufallscharakter weisen hingegen die unteren gemessenen Werte der Variationsbreite im Stadium 3 auf. Sie können jedoch nicht als Zeiger für eine mehr oder weniger günstige Exposition gelten, da diese untersten Werte des Lichtgenusses, unabhängig von der Exposition, überall dort gemessen werden, wo *Ophrys sphecodes* am Rande ihres lokalen Verbreitungsgebietes steht. Der Wert dieser Lichtintensität schwankt zwischen 1 und 2% des vollen Tageslichtes. Er muss, in bezug auf den Lichtgenuss, wohl als Grenzwert für das Existenzminimum von *Ophrys sphecodes* aufgefasst werden (vgl. Kap. 7.3.4).

Lichtintensität unter dichter Streueschicht ohne Ophrys sphecodes

Die je 50 Messungen bei bedecktem und bei klarem Himmel zeigen, dass die Lichtintensität unter der zunehmend dichteren Streueschicht in unmittelbarer Nähe letzter *Ophrys sphecodes*-Standorte noch einmal deutlich abnimmt. Bei Sonnenschein gemessen, variierte die Lichtintensität zwischen 0,1% und 0,07% mit einem Mittelwert von 0,15%, bei bedecktem Himmel zwischen 7% und 0,5%, Mittelwert knapp 3%.

Diese Werte liegen demnach deutlich unter denjenigen, die bei den am stärksten beschatteten Blattrosetten gefunden wurden (vgl. Tab. 23).

Stadium		2	3	an lokaler Verbreitungsgrenze	unter Streuschicht
Variationsbreite des Lichtgenusses (%)	Himmel klar Himmel bedeckt	90 - 30 65 - 30	40 - 2 40 - 15	15 - 1.5 40 - 11	0,1 - 0,07 7 - 0,5
Mittelwerte des Lichtgenusses (%)	Himmel klar Himmel bedeckt	60 40	20 30	6 30	0,15 3
Mittelwerte des Lichtgenusses in Bruchteilen zur Strahlung im Freien	Himmel klar Himmel bedeckt	3/5 2/5	1/5 1/3	1/16 1/3	1/600 1/35

Tab. 23: Lichtgenuss von *Ophrys sphecodes* in den Stadien 2 und 3

Auf eine eigenartige Erscheinung, die bei der Auswertung der Lichtmessungen auftrat, sei noch hingewiesen. Es handelt sich dabei um die statistische Verteilung des Lichtgenusses der einzelnen Pflanzen, die entgegen den

Erwartungen zwei Maxima aufweist. Im Rahmen dieser Arbeit konnte dieses Phänomen nicht näher untersucht werden, seine Interpretation gestaltet sich deshalb recht schwierig. Ein Teilaspekt daraus scheint jedoch die in Kap. 7.6.2 erwähnten Ergebnisse zu bestätigen, nämlich diejenigen, dass für junge Pflanzen der optimale Standort einen höheren Lichtgenuss aufweisen muss als für ältere, grössere Blattrosetten. In der Populationsstatistik wird diese Bedingung durch das Verhältnis von nichtblühenden zu blühenden *Ophrys sphecodes* veranschaulicht (vgl. Tab.24).

Diese Erkenntnis muss offenbar bei zukünftigen Pflegemassnahmen mitberücksichtigt werden.

Bei den Mess-Serien Nr. 4 und 6 (vgl. Tab. 21) wurde in einem zum voraus abgegrenzten Gebiet der Lichtgenuss aller (aufgefundenen) Blattrosetten von *Ophrys sphecodes* gemessen, das heisst von all denjenigen, die bereits im Herbst, zum Zeitpunkt der Messung, zwei und mehr grössere Blätter aufwiesen. Kleinere Pflanzen mit nur einem Blatt wurden nicht erfasst. In einem mehrere Aren umfassenden Gebiet ist das möglichst lückenlose Aufsuchen aller dieser kleinen Exemplare kaum durchzuführen und nur zufällig entdeckte Pflanzen hätten die statistische Auswertung verfälscht oder zumindest beeinträchtigt. Nach der Wahrscheinlichkeit hätte man nun erwarten müssen, dass die Auswertung der Resultate das graphische Bild einer Normalverteilung (Gaussche Glockenkurve) ergeben würde. Beide Kurven besitzen jedoch zwei Maxima, ein erstes, grösseres bei einer Lichtintensität um 10% des vollen Tageslichtes und ein zweites, kleineres bei einem Lichtgenuss um 60%. Beide Messreihen wurden bei Sonnenschein durchgeführt: Nr. 4 am Osthang, Nr. 6 in Südwest-Exposition. Bei Nr. 4 waren es 105 Pflanzen, bei Nr. 6 deren 172.

Bei einer dritten Serie (Tab. 21, Nr. 1) wurden auf einer Versuchsfläche am Südwesthang, im Gegensatz zu den beiden erwähnten, alle *Ophrys sphecodes* in die Messung einbezogen, also auch diejenigen mit nur einem oder zwei kleineren Blättern. Hier waren es insgesamt 162 Pflanzen, deren Lichtgenuss ebenfalls bei Sonnenschein registriert wurde. Auch hier ergäbe eine graphische Darstellung der Resultate eine zweigipflige Kurve. Im Gegensatz zu den bereits genannten liegt jedoch das tiefere Maximum im unteren Bereich des Lichtgenusses bei ungefähr 20% und das zweite, höhere bei 60%. Da in dieser Population der Anteil an jungen Pflanzen sehr hoch war – der grösste Teil der Fläche entsprach dem Stadium 2 – könnte dieses zweite Maximum so interpretiert werden, dass für die Keimung und für das Überleben der Pflanzen während der ersten Jahre ein höherer Lichtgenuss erforderlich ist als für die spätere vegetative Vermehrung. Möglicherweise könnte die unterschiedliche Stellung der Blätter diese Interpretation unterstützen. Die lineal-lanzettlichen Primärblätter erreichen meist eine Länge von zwei bis drei Zentimetern und sind schräg aufwärts gerichtet. Sie besitzen dementsprechend eine sehr minimale Raumverdrängung, was je nach Standort zu einer stärkeren Beschattung führen kann.

Nr. der Kontrollfläche	Anzahl blühender O.sph.	Anzahl nicht blüh. O.sph.	Total O.sph.	Verhältnis nichtblühend:blühend	Durchschn. Anzahl Pfl. pro m ²	Grösse der Kontrollfl. in m ²	Durchschn. Spross und Blatthöhe von Mol. coer. Spross/Blätter	Staudenschicht	Baumschicht	Krautschicht	Moosschicht	
15	2	5	7	2,5	0,2	40	50/15	2	0	2	50	0
5	7	18	25	2,5	1	25	60/15	2		3	45	3
17	10	25	35	2,5	1	36	80/20	2		5	70	10
11b	6	24	30	4	1,2	25	80/20	2		5	70	10
11a	8	48	56	6	2,8	20	80/20	2	10		60	3
2a	14	109	123	7,7	8	15	80/20	2	10	2	70	30
3	29	177	206	6	6,4	32	80/20	2	10	10	80	5
2b	18	35	53	2	2,4	22	90/30	3	5	10	90	15
1	24	50	74	2	2	35	90/30	3		15	80	20
7	30	62	92	2	1,7	55	100/30	3	10	5	70	15
4	11	20	31	1,8	1,4	22	110/35	3	30	5	95	20
16	5	8	13	1,6	0,6	20	80/20	3		5	70	30
6	27	11	38	0,4	1,4	27	100/25	3	25	50	90	20
9	47	8	55	0,2	1,8	30	90/30	3		15	90	20
8	40	8	48	0,2	0,8	60	100/30	3		5	95	2
14	5	1	6	0,2	0,1	40	110/50	3		20	90	30
13	2	0	2			36	140/60	4	35	45	100	40
12	0	0	0	0		50	140/70	4	80	90	90	70
18	0	0	0	0		60	160/80	4		2	100	10

Tab. 24: Populationsdichte von *Ophrys sphecodes* in Abhängigkeit von der Deckung durch die Vegetation. Deckungswert in %.

Diese Primärblätter erscheinen im Frühjahr, die Keimpflanze von *Ophrys sphecodes* ist folglich sommergrün und befindet sich während der ersten Vegetationsperiode in der untersten Region der sich ungefähr gleichzeitig neu entwickelnden Krautschicht. Dass eine ausreichende Photosynthese nur in einer sehr locker deckenden Vegetation gewährleistet ist, ist offensichtlich. Nun werden zwar bei der Lichtmessung im Herbst keine Primärblätter erfasst. Da jedoch am betreffenden Standort die Sukzession teilweise nur langsam voranschreitet, befinden sich die Folgegenerationen jener Pflanzen, die das Keimlingsstadium überlebt haben, in der Mehrzahl immer noch in einer wenig deckenden Krautschicht. Offensichtlich ist die Überlebenschance für Keimpflanzen an diesen Standorten erheblich grösser als in dichteren Stadien (vgl. Kap. 7.6.2). Nach anfänglich ebenfalls noch kleinen, schräg aufgerichteten Blättern entwickeln die den Keimpflanzen folgenden, nun wintergrünen Individuen bis zu einem bestimmten Maximum immer grössere Blattrosetten. Diese liegen dem Boden mehr oder weniger flach auf. Dadurch erreichen sie, ähnlich wie *Plantago media*, eine gewisse Raumverdrängung, die ihnen bis zu einer bestimmten Dichte der Krautschicht einen genügend grossen Lichtgenuss gewährleistet. Die vegetative Fortpflanzung ist demnach in einer Krautschicht noch möglich, in welcher die Zahl der Keimpflanzen sehr rasch abnimmt.

Das erste, tiefere und flache Maximum der Kurve bei einem Lichtgenuss zwischen 10 und 25% könnte demzufolge der Populationsdichte der grösseren Pflanzen von *Ophrys sphecodes* im Stadium 3 entsprechen. Das zweite, höhere Maximum bei einem Lichtgenuss von 60% würde dann anscheinend die Zunahme der Keimpflanzen und der ein- bis zweiblättrigen, kleineren Blattrosetten im Stadium 2 anzeigen.

An sich stimmt dieser Befund auffallend überein mit den Ergebnissen der Zählungen von *Ophrys sphecodes*, wie sie in Tab. 24 aufgeführt sind. Berechnungen aufgrund dieser Tabelle ergeben, dass im Stadium 2 die durchschnittliche Zahl der nichtblühenden Pflanzen (identisch mit kleinblättrigen Individuen) 2,1 Exemplare je Quadratmeter beträgt, im Stadium 3 noch 0,6, also rund drei- bis viermal weniger. Andererseits ist die Zahl der blühenden Pflanzen im Stadium 3 fast doppelt so hoch wie im Stadium 2, nämlich 0,7 je Quadratmeter gegenüber 0,4 im Stadium 2.

Es scheint demnach, dass diese Resultate, die aufgrund unterschiedlicher und voneinander unabhängiger Untersuchungsmethoden gefunden wurden, recht gut übereinstimmen.

Nun wurde aber der Lichtgenuss der gleichen 162 Pflanzen zwei Monate später, am 8. November 1967, nochmals gemessen, diesmal bei bedecktem Himmel (vgl. Messreihen Nr. 1 und 2 der Tabelle 21). Überraschenderweise zeigt diesmal die Häufigkeitskurve den «normalen», erwarteten Verlauf mit nur einem Maximum bei einem Lichtgenuss um 40%.

Da bei dieser Messung eine der Wahrscheinlichkeit entsprechende Häufigkeitsverteilung auftrat, ist anzunehmen, dass die Anzahl der Versuchs-

pflanzen für eine signifikante Aussage annähernd genügend gross war. Es kann deshalb auch angenommen werden, dass die drei Kurven mit je zwei Maxima nicht nur reine Zufallsergebnisse sein können. Dies allerdings nur unter der Voraussetzung, dass Verfälschungen der Resultate infolge von Fehlern bei Messgerät und in der Methodik ausgeschlossen werden können.

In der Einleitung zu diesem Kapitel wurde erwähnt, dass im langjährigen Durchschnitt während rund zwei Dritteln der Vegetationszeit von *Ophrys sphecodes* der Himmel tagsüber bedeckt oder bewölkt ist. Die Dauer der Bewölkung ist demnach ungefähr doppelt so lang wie die Sonnenscheindauer. Zudem ergeben nur die Messungen bei bedecktem Himmel eine Normalverteilung in bezug auf den Lichtgenuss der *Ophrys sphecodes*-Standorte.

Es ist offensichtlich, dass an der oberen Grenze des Lichtgenusses das Licht selbst nur indirekt auslesender Faktor ist und nicht etwa durch zu starke Intensität die Pflanzen schädigt. Auf den abfallenden Teil der Kurve gegen den minimalen Lichtgenuss hin hat das jedoch keinen Einfluss, ganz abgesehen davon, dass auch hier sehr viele weitere Faktoren an der Auslese beteiligt sind. Trotz allem kann wohl angenommen werden, dass der Standort von *Ophrys sphecodes* in bezug auf den minimalen Lichtgenuss in erster Linie von der Gesamtmenge der weniger intensiven, diffusen Einstrahlung bei bedecktem Himmel abhängig ist und weniger von der wohl stärkeren, jedoch kurzzeitigen Strahlungsintensität bei klarem Himmel.

Unter dieser Voraussetzung könnte auch der extrem niedrige, minimale Lichtgenuss eher verständlich werden, der bei klarem Himmel festgestellt wurde. Denn es wäre nicht ohne weiteres erklärbar, dass die ausgesprochen heliophile *Ophrys sphecodes* bei einem Lichtgenuss von nur 1,5 bis 2% des vollen Tageslichtes sich sowohl vegetativ als auch generativ immer noch zu vermehren vermag. Bei bedecktem Himmel gemessen, beträgt der minimale Lichtgenuss immerhin noch rund 10 und mehr Prozent des vollen Tageslichtes, er liegt folglich wesentlich höher als bei klarem Himmel. Es handelt sich natürlich nur um einen relativ höheren Lichtgenuss, da ja die Strahlungsintensität bei voller Sonne erheblich grösser ist als bei bedecktem Himmel. Offensichtlich genügt jedoch die gesamte Strahlungsenergie während des Winterhalbjahres für eine ausreichende Photosynthese, auch wenn der Himmel während rund 70% der photosynthetisch wirksamen Zeit bedeckt oder bewölkt ist und die Pflanzen nur während der übrigen Zeit der direkten Strahlung ausgesetzt sind.

Für stark beschattete Pflanzen bedeutet das nun, dass ihr Lichtgenuss gegenüber denjenigen an sonnigen Standorten mehrheitlich relativ höher ist, folglich ist auch die Differenz zwischen maximalem und minimalem Lichtgenuss wesentlich geringer. Die entsprechenden Werte am Südwesthang liegen bei bedecktem Himmel zwischen rund 15 und 65% und entsprechen damit doch wohl eher der im Feld beobachteten engen ökologischen Amplitude von *Ophrys sphecodes* als die bei Sonne gemessenen Extremwerte von 1,5% und 90%.

7.4 Keimbedingungen von *Ophrys sphecodes*

Nach den bisherigen Beobachtungen keimt im Untersuchungsgebiet *Ophrys sphecodes* in den Stadien 2 und 3. Die für die Keimung günstigen Deckungswerte der Krautschicht liegen zwischen ungefähr 30% und 80%. Innerhalb dieser Grenzwerte ist eine mehr oder weniger grosse Bedeckung durch Moose beste Voraussetzung für optimale Keimbedingungen. Wichtigste Arten in diesem Zusammenhang sind *Ctenidium molluscum*, *Rhytidium rugosum*, *Tortella tortuosa*, *Ditrichum flexicaule* und *Scleropodium purum*. Sehr geringe Deckung durch Kräuter kann durch einen grösseren Anteil an Moosen kompensiert werden, die Keimbedingungen werden dadurch sogar erheblich verbessert. Steigt die Bedeckung durch die Krautschicht über 70%, so senkt sich sehr rasch die Anzahl der Keimpflanzen bis zum völligen Verschwinden im Stadium 4. In diesem, in bezug auf die Krautschicht dichtesten Stadium mit meist 100% Deckung, muss für das Verschwinden von *Ophrys sphecodes* Lichtmangel als wichtigster Faktor angesehen werden.

Stark dominant sind in diesem dichten Stadium *Molinia coerulea* ssp. *litoralis*, *Brachypodium pinnatum* und *Carex montana*. Die abgestorbenen Blätter dieser drei Arten vermodern sehr langsam und sind selbst nach zwei Jahren noch nicht vollständig abgebaut. Sie bedecken auch während der Vegetationsruhe den Boden in bedeutendem Ausmass, vor allem an feuchteren Standorten.

Für Pflanzen unter dieser Laubstreu ist der Lichtgenuss auch im Winter sehr gering. Dadurch vermag sich *Ophrys sphecodes*, deren Hauptassimilationszeit in die Monate September bis November und März/April fällt, nicht zu behaupten. Ihre Blattrosetten liegen dem Boden dicht an und können die Streueschicht nicht durchstossen. Den gleichen ungünstigen Bedingungen sind auch die Keimpflanzen von *Ophrys sphecodes* unterworfen. Ihre Primärblätter erscheinen nach bisherigen Beobachtungen bereits ab Mitte März, also noch vor Beginn der Vegetationsperiode, die auf dem sich nur langsam erwärmenden Boden der Effingermergel spät einsetzt. Auch ohne die Konkurrenz neu sprossender Pflanzen wird das Aufkommen der Keimlinge durch die vorjährige Laubstreu verhindert.

Lichtmessungen unter der Streueschicht vom März bis April 1969, zur Zeit des grössten Lichteinfalles durchgeführt, ergaben folgende Werte:

- Lichtmessung vom 21. März 1969, 14.20 h–14.35 h, Südwesthang. Himmel bedeckt durch Hochnebel, Sonne nicht durchscheinend. Beleuchtungsstärke im Freien (nur diffuses Licht): 8000 Lux. Bei 50 Messungen lag die relative Beleuchtungsstärke (bezogen auf 8000 Lux) zwischen 0,7% und 7,2%.
- Lichtmessung vom 8. April 1969, 11.30 h–11.45 h, Ost-Südosthang. Himmel klar. Beleuchtungsstärke im Freien (direkte und diffuse Strahlung): 100 000 Lux.

Bei 50 Messungen schwankte die relative Beleuchtungsstärke unter der Streuschicht zwischen 0,5% und 2%.

An Blattrosetten von *Ophrys sphecodes*, die im Untersuchungsgebiet an der Verbreitungsgrenze ihres Vorkommens stehen, konnte ich nie solch tiefe Werte feststellen. Es sei denn, sie wurden während der Messung zusätzlich durch Bäume oder Sträucher beschattet. Das würde aber bedeuten, dass in diesem Fall, bei wanderndem Schatten, der gesamte Lichtgenuss für die betreffende *Ophrys sphecodes* trotzdem höher ist, auch wenn die beiden Momentanmessungen den gleich hohen Wert angeben. Denn die durch Laubstreu bedeckten Pflanzen unterliegen in der Regel während des ganzen Tages einer ziemlich gleichmässigen Beschattung.

Die ökologischen Bedingungen, welchen die Vegetation im Stadium 1 unterliegt, sind im Kapitel 6.4.1.2 dargelegt. Offensichtlich sind in diesem Stadium mit einem eher lebensfeindlichen Milieu Keimung und Weiterentwicklung von *Ophrys sphecodes* nicht möglich. Ähnliche Bedingungen, immerhin etwas weniger extrem, herrschen in den vegetationslosen Flächen im Stadium 2. Grössenmässig bewegen sich diese im dm²-Bereich. Auch hier können bei einer eventuellen Keimung die jungen Pflanzen durch Frost oder Austrocknung frühzeitig vernichtet werden. Im beginnenden lichterem Stadium 2 befinden sich die ersten Standorte mit Entwicklungsmöglichkeiten nach erfolgter Keimung immer im Schutze anderer Pflanzen. Sei es am Rande eines Grashorstes, im unmittelbaren Einflussbereich eines *Juniperus*-Strauches oder in den kleinen, mosaikartig bewachsenen Flächen mit lockerer Kraut- und Moosschicht. Bei dichter Krautschicht bis in das Stadium 3 ist eine regelmässige Verteilung der Keimpflanzen auf der ganzen Fläche zu beobachten. In der statistischen Verteilung bevorzugen sie auch nicht die nächste Umgebung älterer Pflanzen. Die in der Literatur öfters erwähnte Feststellung, dass Orchideen nur in unmittelbarer Nähe alter Pflanzen zu keimen vermögen, kann nicht bestätigt werden. Begründet wird diese Ansicht mit der möglichen Konzentration der Mykorrhiza-Pilze bei älteren Exemplaren. Häufungen einiger verschiedenalteriger *Ophrys sphecodes* sind vorhanden, jedoch seltene Ausnahmen. Dabei aber spielen wahrscheinlich besonders günstige ökologische Faktoren die grössere Rolle als der symbiontische Pilz, dessen Ausdehnung sich ja nicht nur auf die Umgebung alter Pflanzen beschränkt. Übrigens verschwindet bei solch grösseren, engbegrenzten Ansammlungen sehr oft wieder die Mehrzahl der Pflanzen. Optimale Keimbedingungen bestehen im Untersuchungsgebiet auf Grund der Anzahl festgestellter Keimpflanzen im Moos *Ctenidium molluscum* (vgl. Tab. 25, 27, 28 und Abb. 55).

Wenn Effingermergel sich im Stadium des Rohbodens befinden, können sie oberflächlich rasch und stark austrocknen. Wegen fehlender Krümelstruktur ist die Verdunstung des Wassers durch Kapillarwirkung in den feinen Bodenrissen entsprechend vergrössert. *Ctenidium molluscum* bedeckt den Boden in niedrigen, unterschiedlich dichten Rasen. Auch bei längeren

Trockenperioden behält es eine gewisse Feuchtigkeit zurück. Zudem verhindert es bei Frostwetter die Bildung von Kammeis (vgl. Kap. 6.4.1.2).

Auch bei dichter Krautschicht ist natürlich der Schutz gegen Austrocknung gewährleistet, sofern die Trockenheit nicht allzu lange andauert. Hingegen besteht in bezug auf den Lichtgenuss der Keimpflanzen ein grundlegender Unterschied zwischen einer mehr oder weniger hohen Krautschicht und den sehr niedrigen, flachen Moospolstern.

7.5 Zum Lebenszyklus von *Ophrys sphecodes*

Anfangs April 1970 keimten in einer Saatschale mehrere Orchideensamen. Von zwei Keimpflanzen wurde die Entwicklung während der ersten Vegetationsperiode photographisch festgehalten. Bei der einen handelte es sich, wie später festgestellt werden konnte, um *Ophrys sphecodes*. Verschiedene Stadien ihrer Entwicklung bis zum Januar 1971 sollen im folgenden beschrieben werden.

Das Substrat, in welchem die Samen keimten, bestand aus handelsüblichem Torf in Mischung mit Molasse alsacienne, einem Quarzsand. Für die Aufnahmen wurden die Pflanzen sorgfältig aus dem Substrat herausgelöst und gewaschen, in noch feuchtem Zustand photographiert und nachher wie-



Abb. 40: Keimpflanze von *Ophrys sphecodes*, Aufnahme vom 23. April 1970.

der in die Saatschale eingepflanzt. Gedüngt wurde mit verschiedenen handelsüblichen Flüssigdüngern.

Die Keimpflanze von *Ophrys sphecodes* (Abb. 40) hatte bis zum Zeitpunkt der Aufnahme, nach einer Entwicklung von höchstens wenigen Wochen, eine Länge von insgesamt 2,5 cm erreicht.

Die Abbildung zeigt das verdickte Hypocotyl mit einer sprossbürtigen Wurzel. Sofern eine Primärwurzel ausgebildet worden ist (Spitze am linken Ende des Hypocotyls), ist sie zum Zeitpunkt der Aufnahme bereits wieder abgestorben. An der Basis des scheidenförmigen, rasch absterbenden Keimblattes ist, etwas undeutlich, die Stelle sichtbar, wo eine sprossbürtige Wurzel die Cotyledonar-Scheide zu durchstossen beginnt. Das erste Laubblatt, an seiner Basis von der Cotyledonar-Scheide umhüllt, ist bereits von Schnecken angefressen. Da im Verlaufe des Sommers das Laubblatt bis zu einer Länge von 3,5 cm auswächst, reicht die assimilierende Fläche für eine normale Entwicklung der Keimpflanze trotzdem aus.

Abbildung 41 zeigt den Zustand der Pflanze am 19. Mai 1970. Die Gesamtlänge beträgt nun bereits 4,4 cm. Der Cotyledo ist teilweise verdorrt. An seiner Basis ist die sprossbürtige Wurzel (auf der Abbildung rechts) durchgebrochen und hat eine Länge von 12 mm erreicht. Zwischen den beiden sprossbürtigen Wurzeln ist der (röhrenförmige) «Ausläufer» sichtbar. Er ist



Abb. 41: Keimpflanze von *Ophrys sphecodes*, Aufnahme vom 19. Mai 1970. Alle Abbildungen von 40 bis 45 zeigen die gleiche Pflanze.

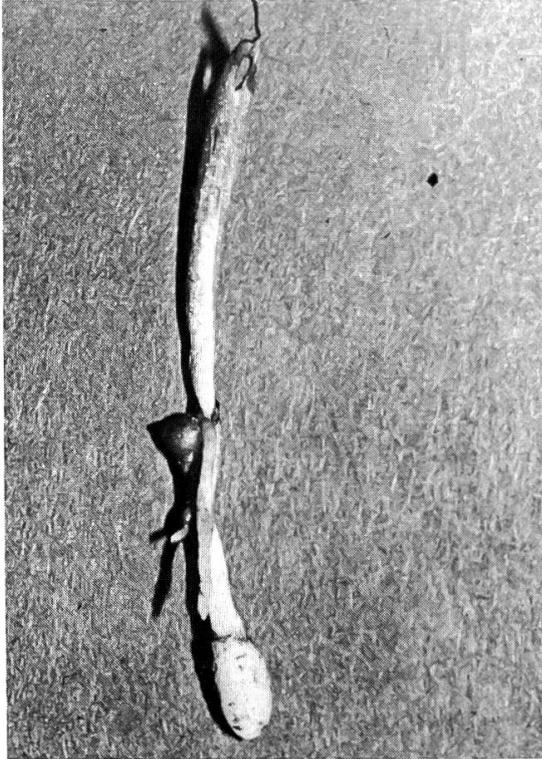


Abb. 42: Keimpflanze von *Ophrys sphecodes*, Aufnahme vom 27. Juni 1970.

Abb. 43: Keimpflanze von *Ophrys sphecodes*. Detail der Basis der Pflanze von Abb. 42.

bereits recht stark entwickelt und bildet nun an seinem distalen Ende eine erste Knolle aus. (Über die morphologische Problematik der «Wurzelknollen» von *Ophrys*-Arten vergleiche TROLL, 1942).

Am 27. Juni 1970 (Abb. 42 und 43) hat die erste Knolle ihre endgültige Grösse erlangt, ihre Länge beträgt 1 cm, der Durchmesser 0,5 cm. Infolge des Längenwachstums des Ausläufers hat sie bereits eine Tiefe von 25 mm erreicht, das entspricht ungefähr der Hälfte der optimalen Tiefenlage von 4 bis 6 cm adulter Pflanzen.

Die Keimpflanze hat ungefähr Mitte Juni ihre endgültige Grösse mit einer Gesamtlänge von 6,5 cm erreicht.

Ende Juli beginnt das Laubblatt von der Blattspitze her abzusterben.

Zum Zeitpunkt der Aufnahme (Abb. 44) war der Primärspross noch grün, dagegen hatte der Prozess des Absterbens bei den unterirdischen Organen schon früher eingesetzt. Hypokotylknolle, Ausläufer und die sprossbürtigen Wurzeln sind bereits verdorrt.

Damit ist der Vegetationszyklus der Keimpflanze abgeschlossen. An der Knolle, die nun eine Ruheperiode beginnt, ist die Innovationsknospe für den nächstjährigen Spross sichtbar.

Die Abbildung 45 zeigt die Knolle nach Beginn der neuen Vegetationsperiode. Am Erneuerungsspross haben sich zwei sprossbürtige Wurzeln gebil-

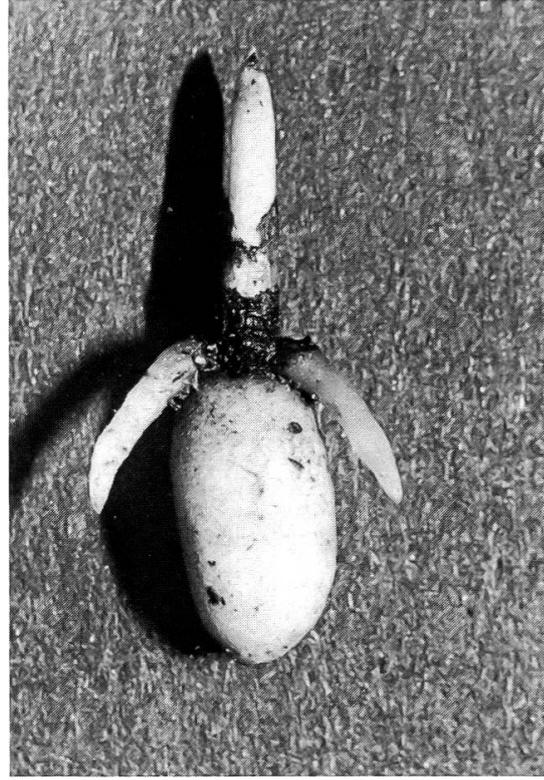
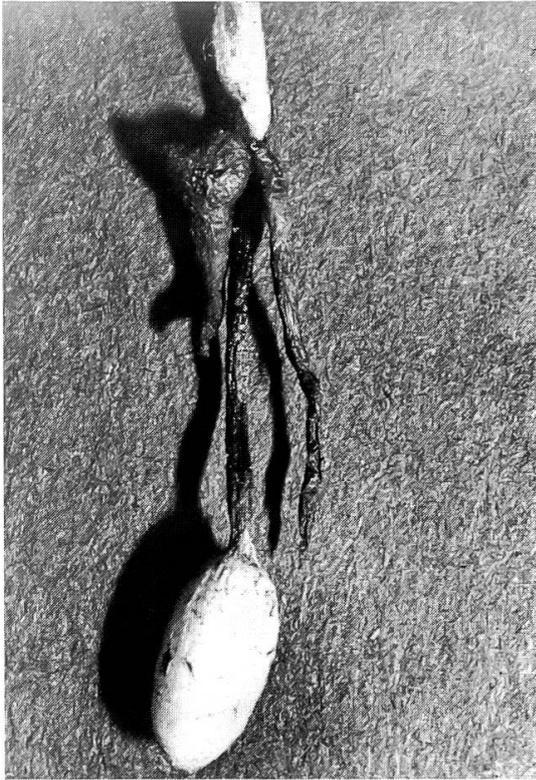


Abb. 44: Keimpflanze von *Ophrys sphecodes*. Detailaufnahme der unterirdischen Organe vom 1. August 1970.

Abb. 45: Erste Knolle einer Keimpflanze von *Ophrys sphecodes*. Aufnahme vom 13. Januar 1971.

det, der Ausläufer mit der nächstjährigen Knolle ist noch nicht sichtbar. Der 1 Zentimeter lange Spross hat die Erdoberfläche noch nicht erreicht.

Die Aufnahme stammt vom 13. Januar 1971. Das Sprosswachstum hat demnach bei dieser ersten Knolle relativ spät eingesetzt, später als bei den folgenden Generationen. Normalerweise erscheinen die ersten Laubblätter blühfähiger Pflanzen in den Monaten September bis November an der Erdoberfläche. Die Blätter von Pflanzen im Ein- bis Dreiblattstadium zeigen sich oft auch später.

Die zweite Knolle dieser gleichen Pflanze, gebildet im Winter 1971/72, erreichte eine Tiefe von 4,5 cm. Damit war offenbar die optimale Tiefenlage bereits erreicht, da die folgende Knolle im Winter 1972/73 an einem nur noch ungefähr 5 mm langen Ausläufer entstanden war. Mit dieser dritten Knolle blühte die Pflanze erstmals im April 1973, also bereits nach drei Jahren.

Ergänzend zu den vorhergehenden sind noch drei Abbildungen (46–48) der oben erwähnten zweiten Keimpflanze angefügt. Die Art konnte nicht festgestellt werden, da die drittfolgende Knolle zugrunde ging. Beide Aufnahmen stammen vom 6. September 1970. Auch bei dieser Keimpflanze sind

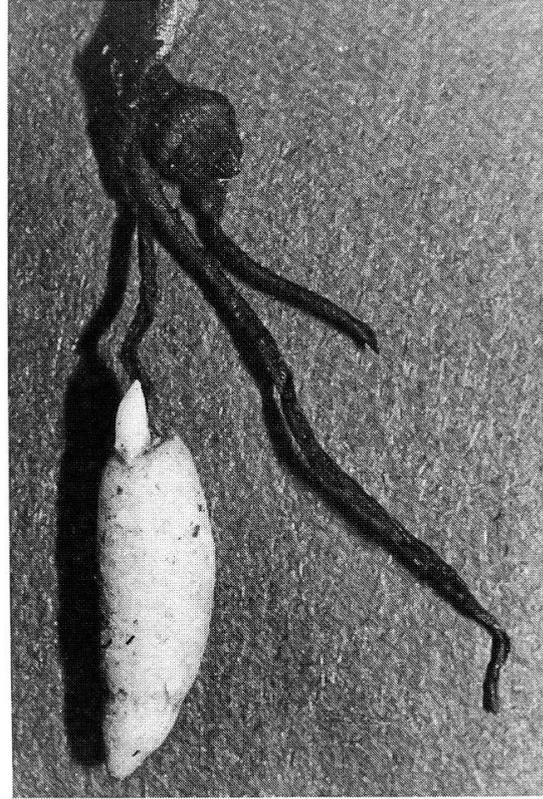
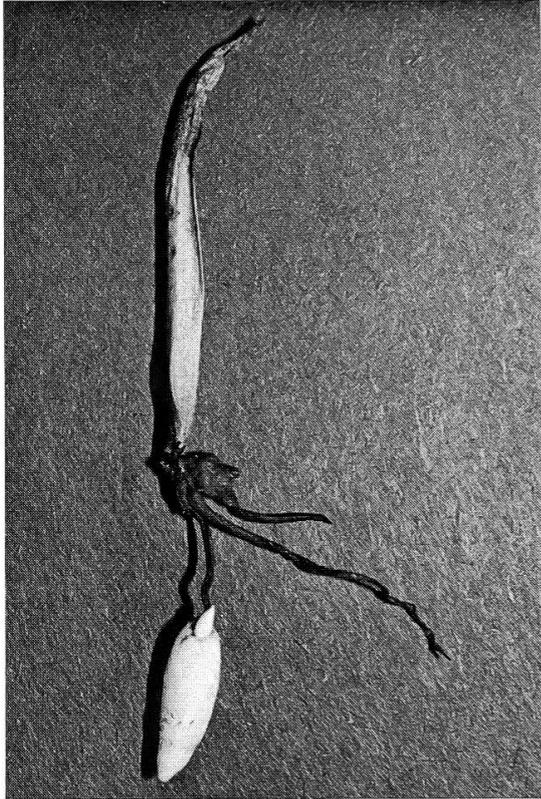


Abb. 46: Keimpflanze von *Orchis* spec., Aufnahme vom 6. September 1970.

Abb. 47: Keimpflanze von *Orchis* spec., Detail der Basis der Pflanze von Abb. 46.

zum Zeitpunkt der photographischen Aufnahme Hypokotylknolle, sprossbürtige Wurzeln und Ausläufer bereits abgestorben, während das Primärblatt zum Teil noch grün ist. Die verdorrte Hypokotylknolle mit einer sprossbürtigen Wurzel ist am Grunde des Primärblattes noch deutlich erkennbar. An der ersten Knolle ist die Erneuerungsknospe sichtbar, da sich der röhrenförmige Ausläufer, der sie während der Bildung der Knolle umhüllt, auf einer Seite abgelöst hat. Die ganze Keimpflanze ist 7,5 cm lang, die nun ausgewachsene Knolle hat eine Länge von 1,5 cm.

Die Abbildung 48 zeigt die gleiche Knolle wie in den beiden vorhergehenden Abbildungen. Am Erneuerungsspross haben sich zwei sprossbürtige Wurzeln gebildet. Rechts sind noch Reste des vorjährigen, knollenbildenden Ausläufers sichtbar.

Die Abbildung 49 zeigt eine Freilandpflanze (*Ophrys sphecodes*) aus dem Untersuchungsgebiet Chilpen, aufgenommen im Januar 1973. Befindet sich eine Knolle einmal in ihrer optimalen Tiefe zwischen ungefähr vier und sechs Zentimetern, bleiben die Ausläufer sehr kurz, so dass jede weitere Generation in der gleichen Tiefenlage bleibt. Verlängerte Ausläufer werden dann wieder gebildet, wenn eine Knolle durch irgendwelchen Einfluss in eine zu

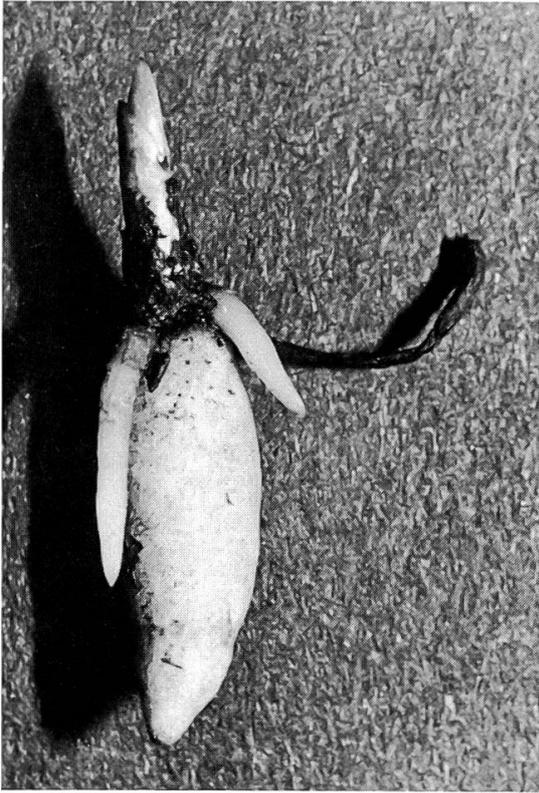


Abb. 48: Erste Knolle einer Keimpflanze von *Orchis* spec. Aufnahme vom 13. Januar 1971.



Abb. 49: Drei Generationen von Knollen von *Ophrys sphecodes*.



Abb. 50: Knollen von *Ophrys sphecodes*.

hohe Erdschicht gelangt ist. Die alte, sich in Zersetzung befindende Knolle links war im Winter 1970/71 gebildet worden und trug einen Spross mit Blüten im April 1972.

An der Knolle rechts befindet sich der Spross mit den Blättern, die im Winter 1972/73 assimilierten. Dieser Spross hat im April 1973 geblüht.

Die junge Knolle in der Mitte hat bis Ende Frühjahr 1973 ihre volle Grösse erreicht und blühte im Frühjahr 1974.

Die Abbildung 50 zeigt Knollen von *Ophrys sphecodes*. Der Innovationspross der neuen Knolle ist länger als jener in der Abbildung 49. Infolge des plagiogeotropen Wachstums des Ausläufers bleibt sie trotzdem in der gleichen Tiefenlage wie die alte Knolle. Bei nur ganz kurzem Erneuerungsspross wäre die Knolle in diesem Fall in höhere Erdschichten verlagert worden.

Die Abbildung 51 zeigt Knollen von *Ophrys sphecodes* und *Orchis militaris* neben der Zentimeterskala. Die kleine Knolle links mit einem Durchmesser von 4,5 mm stammt aus dem Untersuchungsgebiet Chilpen. Es ist eine erste Knolle einer Keimpflanze von *Ophrys sphecodes*. Ihr Volumen beträgt ungefähr ein Fünftel gegenüber jenem der Knolle von Abbildung 45, die in einem gedüngten Substrat aus Torf und Sand herangewachsen ist. Die übrigen sechs wurden dem Versuchsbeet nach der dritten Vegetationsperiode entnommen. Die mittlere Knolle der oberen Reihe ist *Orchis militaris*, die übrigen fünf ebenfalls *Ophrys sphecodes*. Das Volumen auch dieser Knollen ist

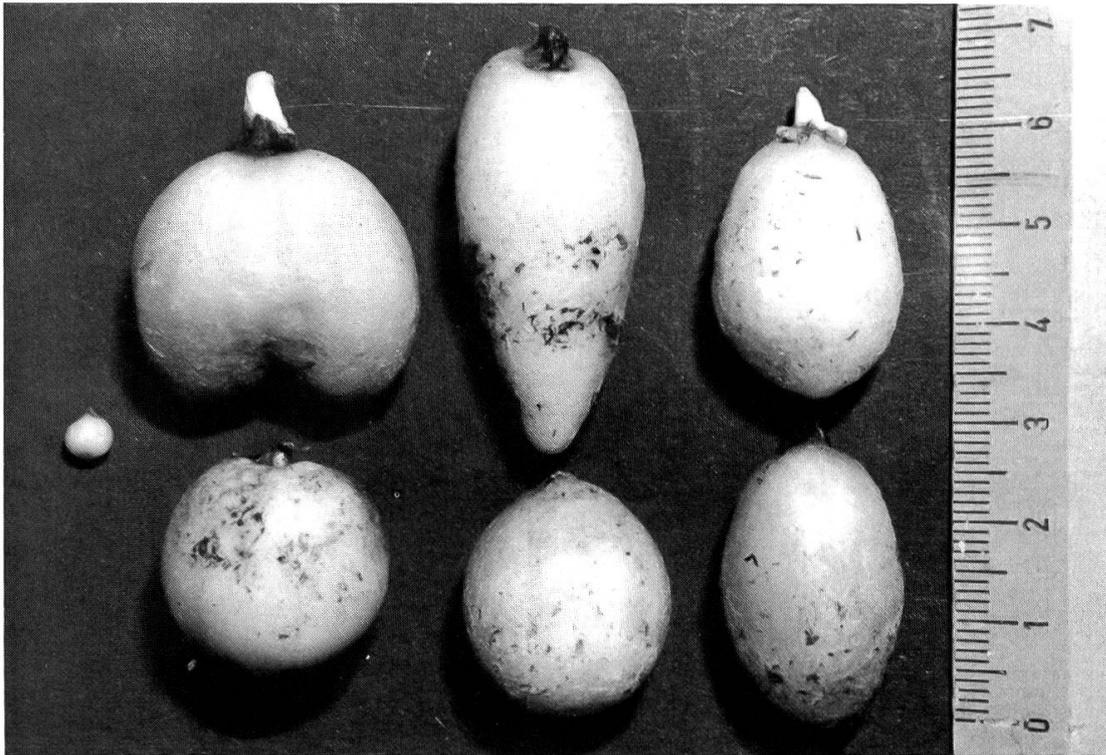


Abb. 51: Knollen einer Keimpflanze und adulter Pflanzen im Grössenvergleich.

infolge Düngung durchschnittlich um das Vier- bis Fünffache grösser als dasjenige der Freilandpflanzen.

Die Abbildung 52 zeigt eine Knolle mit Spross von *Ophrys insectifera*. Sie wurde infolge Frostwirkung an die Erdoberfläche gehoben und befindet sich nun auf einem *Ctenidium molluscum*-Polster. Normalerweise werden bei unseren einheimischen, knollenbildenden Orchideen zu Beginn des Vegetationszyklus zuerst die sprossbürtigen Wurzeln angelegt und teilweise ausgebildet, bevor der Ausläufer mit der neuen Knolle die Niederblätter durchbricht. Bei diesem Exemplar ist die Bildung der neuen Knolle bereits weit vorangeschritten. Ein Teil des Ausläufers ist links von der Knolle, schräg nach unten verlaufend, sichtbar. Er verlegt die in Bildung begriffene Knolle in tiefere Erdschichten. Erst in diesem relativ späten Stadium ist die Spitze der ersten sprossbürtigen Nährwurzel sichtbar (Basis des Niederblattes).

Links unten ist ein durch Frost geschädigtes Blatt von *Ophrys sphecodes* zu erkennen. Der irreversibel geschädigte Teil gegen die Blattspitze ist bereits verdorrt und abgefallen.

Wieweit Düngung und Substrat die Entwicklung der oben beschriebenen Keimpflanzen beeinflussten, ist schwierig abzuschätzen. Es ist nicht auszuschliessen, dass unbekannte, günstige Faktoren das Wachstum der ersten Knolle stark förderten. Bei Freilandpflanzen konnten jedenfalls nie erstmalige Knollen von einem Zentimeter Länge festgestellt werden. Ihre Masse



Abb. 52: Junge *Ophrys insectifera* auf einem Polster von *Ctenidium molluscum*.

schwankten zwischen 3 und 5 mm. Diese Grössenangabe ist jedoch nicht repräsentativ, da nur ungefähr 15 gesicherte Beobachtungen vorliegen.

Gar keine Vergleichsangaben bestehen über den Zeitraum zwischen Keimung und erster Blütenbildung bei Freilandpflanzen. Nach meiner Ansicht ist bei diesen ein «Normalfall» überhaupt auszuschliessen, ein «normaler» Standort ist wohl kaum zu definieren. Anhand der Populationsstatistik (vgl. Kap. 7.6.4) hat sich unter anderem gezeigt, dass bei elfjähriger Beobachtungszeit einzelne Pflanzen regelmässig blühten, unmittelbar benachbarte während dieser Zeit jedoch nie eine Infloreszenz ausbildeten.

7.6 Populationsstatistik

7.6.1 Methoden

Für die Untersuchungen zur Populationsstatistik wurden die einzelnen Pflanzen von *Ophrys sphecodes* mit Kunststoff-Etiketten markiert. Zur Beschriftung der Etiketten diente ein Spezialstift mit wasserunlöslicher Farbe.

Die Dauerflächen wurden folgendermassen vermessen und kartiert: In einen quadratischen Holzrahmen von 1 m Seitenlänge wurde mit Schnüren

ein Quadratdezimeter-Netz gespannt. Die Feldarbeit begann damit, dass die zu kartierende Fläche zuerst an den äussersten Punkten mit vier Pfählen rechtwinklig abgegrenzt wurde. Mit Schnüren wurde das Gebiet im folgenden in Streifen von einem Meter Breite eingeteilt. Mit Hilfe des Quadratdezimeter-Netzes konnten die Pflanzen in den Bahnen ziemlich genau kartiert werden. Gezeichnet wurde auf Millimeter-Papier.

Als Beiträge zur Populationsstatistik wurden folgende Untersuchungen durchgeführt.

- Populationsdichte blühender *Ophrys sphecodes* in Abhängigkeit von der Exposition: Im Untersuchungsgebiet Chilpen wurden am Südwest- und Osthang in den Stadien 2 und 3 die Anzahl blühender *Ophrys sphecodes* festgestellt und miteinander verglichen. 24 Flächen zu je 60 m² wurden dazu ausgewählt.
- Populationsdichte von *Ophrys sphecodes* in Abhängigkeit von der Deckung durch die Vegetation: auf 19 Flächen, vom beginnenden Stadium 2 bis zum beginnenden Stadium 4, wurde das Verhältnis der blühenden zu den nichtblühenden *Ophrys sphecodes* bestimmt. Diese Werte wurden in Zusammenhang gebracht mit der durchschnittlichen Spross- und Blatthöhe von *Molinia coerulea* ssp. *litoralis* und mit den Deckungswerten der jeweiligen Baum-, Strauch-, Kraut- und Mooschicht.
- Populationsdichte von *Ophrys sphecodes* in Abhängigkeit von der Zeit: auf zwei eingezäunten Dauerflächen wurden alle *Ophrys sphecodes* markiert und während neun Jahren auf Gesamtzahl der Individuen, auf Neuzuwachs, Abgang usw. untersucht.
- Eine Vegetationskarte einer 50 m² grossen Fläche zeigt den mengenmässigen Anteil von *Ophrys sphecodes* in den Stadien 2-4 (vgl. Abb. 55).

7.6.2 Populationsdichte blühender *Ophrys sphecodes* in Abhängigkeit von der Exposition

Zu Beginn des Kapitels 6.3 wurde auf die unterschiedliche Arten-Garnitur der Krautschicht hingewiesen. Nicht nur qualitativ ist eine teilweise Abhängigkeit von der Exposition festzustellen, bei einzelnen Arten ist auch der mengenmässige Anteil am Bestand verschieden. Als Beitrag zur Populationsstatistik wurde dieser quantitative Unterschied bei *Ophrys sphecodes* ermittelt. Auf 24 Flächen zu je ungefähr 60 m² wurde am 14. Mai 1969 die Anzahl blühender Exemplare festgestellt. Je 8 Flächen der Stadien 2 und 3 befinden sich am Südwesthang, weitere 8 am Osthang. Hier nur im Stadium 3. Die Sukzession ist an diesem Osthang infolge des etwas feuchteren Bodens und der geringeren Insolation weiter fortgeschritten, so dass nur noch Restpartien vom Stadium 2 vorhanden sind.

Zur Auswahl und Grösse der Flächen ist anzumerken: Infolge der mosaikartig ineinandergreifenden Sukzessionsstadien, deren Ausdehnung teil-

	Anzahl Pflanzen pro Fläche (60 m ²)	Total
Stadium 2 SW-Hang	5, 2, 6, 3, 3, 6, 3, 4	32
Stadium 3 SW-Hang	25, 13, 25, 33, 24, 19, 23, 21	183
Stadium 3 E-Hang	15, 2, 10, 1, 2, 4, 2, 2	38

Tab. 25: Anzahl blühender *Ophrys sphecodes* in den Stadien 2 und 3

weise im Quadratmeter- oder sogar im Quadratdezimeter-Bereich liegt, war es nicht möglich, zusammenhängende Flächen von 60 m² auszuzählen; denn vielfach finden sich schon auf 1 m Distanz alle Deckungswerte von 10% bis 100% nebeneinander vereinigt. In bezug auf den Lichtgenuss würde das auf kleinstem Raum den Stadien 1 bis 4 entsprechen.

Für die Auszählung der blühenden *Ophrys sphecodes* wurden deshalb mehrere kleinere Teilgebiete zu grösseren Einheiten von je ungefähr 60 m² zusammengefasst. Dabei wurde darauf geachtet, dass diese Teilflächen in bezug auf ihren floristischen Gehalt und auf die Artmächtigkeit der Krautschicht eine möglichst homogene Struktur aufwiesen. Diese Zusammenfassung einzelner kleiner Flächen zu einer grösseren geschah einerseits aus rein arbeitstechnischen Gründen, um die Übersicht über das komplizierte Gefüge der ineinandergreifenden Stadien nicht zu verlieren. Andererseits sollten durch die Vereinigung der über 100 Teilflächen zu 24 ungefähr gleich grossen Gesamtflächen Zufallsergebnisse ausgeschaltet und dadurch statistisch signifikante Zählungen gesichert werden. Die Anzahl blühender *Ophrys sphecodes* ergibt sich aus der Tabelle 25.

Diskussion der Zählung:

Die Auszählung am Südwesthang zeigt die starke Zunahme blühender Exemplare im Stadium 3 gegenüber dem offeneren Stadium 2. Die durchschnittliche Anzahl Pflanzen pro Fläche steigt von 4 auf 23. Aus den Standorten der blühenden *Ophrys sphecodes* ergibt sich auch hier wie bei den Keimpflanzen ein Hinweis auf die Keimungsmöglichkeiten. Im beginnenden Stadium 2 befinden sich diese Standorte fast ausschliesslich in unmittelbarer Nähe von *Juniperus*-Sträuchern und unter *Pinus silvestris* mit der randlich angrenzenden Moos- und Krautschicht oder im Schutze von Grashorsten wie zum Beispiel von *Bromus erectus*, *Festuca ovina* und anderen.

Im weiter entwickelten Stadium 2 gedeihen sie auch in den kleineren oder grösseren, den Boden teilweise deckenden Vegetationskomplexen. Nur an diesen Spezialstandorten ist einerseits der Keimling vor Austrocknung und Frostwirkung geschützt. Andererseits ist der Schattenwurf durch Wacholder, kleine Föhren oder durch die nicht vollständig deckende Krautschicht doch

nicht so stark, dass die Spinnenorchis die Blühfähigkeit nicht erreichen könnte. Die geringe Anzahl blühender Exemplare von *Ophrys sphecodes* im beginnenden Stadium 2 ist offensichtlich die Folge davon, dass in diesem noch lichten Stadium die Keimungsmöglichkeiten begrenzt sind, dass aber auch der Verlust an Keimpflanzen durch Frost und Austrocknung grösser ist als im endenden Stadium 2 oder im Stadium 3.

In diesem dichteren Stadium 3 sind zwar auch keine optimalen Keimbedingungen mehr vorhanden, doch scheint der Verlust an Keimpflanzen geringer zu sein als im beginnenden Stadium 2, so dass prozentual mehr Pflanzen die Blühfähigkeit erreichen. Auch wenn, absolut gesehen, erheblich weniger Samen zu keimen vermögen, resultiert daraus im Laufe der Jahre doch eine grössere Anzahl blühender Pflanzen pro Flächeneinheit als im instabileren Boden des lichten zweiten Stadiums. Anders verhält es sich in bezug auf die Gesamtzahl der Pflanzen in den Stadien 2 und 3, was im folgenden Kapitel 7.6.3 dargelegt wird. Die Beobachtung, dass pro Flächeneinheit im Stadium 3 die grösste Anzahl sprossbildender und damit blühender *O. sphecodes* festzustellen ist, wurde in allen begangenen Tetragonolobomolineten des Basler und Aargauer Juras immer wieder bestätigt. Eine Bindung von *Ophrys sphecodes* an bestimmte Standorte ist in diesem dritten Sukzessionsstadium nicht festzustellen, sofern die Deckung durch Kraut- und Strauchschicht nicht zu dicht wird. Der Schatten vereinzelter Bäume, meist handelt es sich um *Pinus silvestris*, wirkt sich nicht nachteilig aus, sofern die Baumschicht nicht Deckungswerte erreicht, wie sie das Stadium 5 aufweist. Es scheint sogar, dass dieser «offene» Schatten einzelstehender Bäume im Stadium 2 eine gewisse Schutzfunktion ausübt in bezug auf die mögliche Austrocknung einzelner Keimlinge. Ein Umstand, der bei den Pflegemassnahmen zur Erhaltung der *Ophrys sphecodes*-Standorte berücksichtigt werden muss.

Nach den bisherigen Untersuchungen entscheidet vor allem die Dichte der Krautschicht, und damit verbunden der sich ändernde Lichtgenuss, über die Menge der die Blühfähigkeit erreichenden *Ophrys sphecodes*. Wie weit dabei die mechanische Wurzelkonkurrenz und eventuelle Ausscheidungsprodukte der Wurzeln die Wachstumsbedingungen zu verändern vermögen, wurde in dieser Arbeit nicht untersucht.

Dass im Stadium 3 am Osthang die Individuenzahl wesentlich kleiner ist als in den vergleichbaren Flächen am Südwesthang – auf gleich grossem Gesamtareal beträgt sie noch 20% – steht nicht im Widerspruch zu den bisherigen Ausführungen. Die Abnahme steht meines Erachtens auch in diesem Fall in direktem Zusammenhang mit der abnehmenden Lichtintensität. Dieser verminderte Lichtgenuss ist durch folgende Faktoren bedingt:

- Exposition und Kleinrelief
- Dichtere Strauchschicht
- Grösserer *Molinia*-Anteil in der Krautschicht.

Infolge der Ost-Exposition ist die Dauer der maximalen Sonnenstrahlung kürzer als im Südwesthang. Zudem ist die Strahlungsintensität auch während des grösstmöglichen Einfallswinkels der Sonnenstrahlen, zwischen ungefähr 9 und 11 Uhr vormittags, geringer als in Südwestlage. Der längere Weg der Strahlen durch die Atmosphäre bei niedrigerem Sonnenstand bedingt eine grössere Absorption der Licht- und Wärmestrahlung. Bei höheren Lichtwerten und Durchschnittstemperaturen, wie sie im Sommer vorherrschen, würden sich die oben beschriebenen Unterschiede zwischen den beiden Expositionen auf die Pflanzen weniger stark auswirken, da in diesem Fall Wärme und Licht auch in Ostlage für den Stoffwechsel der Pflanzen in ausreichendem Mass vorhanden wären. Die Assimilationszeit von *Ophrys sphecodes* fällt jedoch in die Monate Oktober bis April. Offensichtlich genügen auch in Ostlage die Licht- und Wärmewerte im Winter für eine ausreichende Stoffproduktion.

Die geringere Anzahl blühender (und nichtblühender) *Ophrys sphecodes* scheint jedoch darauf hinzuweisen, dass diese beiden Faktoren bereits im Minimum vorhanden sind. Dabei bietet im besonderen Fall vom Chilpen die zerfurchte Oberflächengestaltung des Osthanges nach Süd bis Südosten geneigte Standorte an, die eine bessere Insolation gewährleisten und tatsächlich von *Ophrys sphecodes* bevorzugt besiedelt werden.

– Als weiterer Faktor, der am Osthang zu einer Reduktion des Lichtgenusses für *Ophrys sphecodes* führt, muss die Strauchschicht erwähnt werden. Es sind vor allem breitwachsende, knorrige *Juniperus communis* zusammen mit niedrigen, verkrüppelt wachsenden *Pinus silvestris*, die das Gebiet teilweise sehr stark beschatten. Während in Südwestlage *Juniperus* oft eine wichtige Schutzfunktion gegen zu starke Austrocknung des Bodens ausübt, wird hier, zusammen mit der ungünstigeren Exposition, die schattierende Wirkung zu gross. Die Keimungsrate der *Ophrys sphecodes*-Samen wird erniedrigt (vgl. Kap. 7.6.3).

– Dritter, wesentlicher Faktor für die geringere Anzahl *O. sphecodes* sind die feuchteren Standortverhältnisse am Osthang. Diese wirken sich zwar nicht direkt, sondern über die Krautschicht aus. Je feuchter im Tetragonolobo-Molinietum litoralis der Boden, um so grösser ist der prozentuale Anteil von *Molinia litoralis* an der Krautschicht. Weiter ist in den erwähnten Mesobrometen allgemein festzustellen, dass mit grösser werdender Dichte von *Molinia* auch der Anteil von *Brachypodium pinnatum* steigt und zunehmende Deckungswerte aufweist. Die sich nur sehr langsam zersetzenden Sprosse und Blätter dieser beiden Gräser bedecken den Boden mit einer dichten, stark lichtdämpfenden Streuschicht. Das bedeutet, dass gerade im Winter, in den Monaten Oktober bis April, also während der Assimilationszeit von *Ophrys sphecodes*, der Boden stark beschattet ist. Dass ab spätem Frühjahr – wegen des kalten Bodens setzt das Wachstum in den Tetragonolobo-Mesobrometen spät ein – die neu sprossenden Pflanzen den Lichtenzug zusätzlich vergrössern, ist für *Ophrys sphecodes* ohne Bedeu-

tung. Denn zu diesem Zeitpunkt, ungefähr Ende April bis Mitte Mai, ist für diese Art der Vegetationszyklus abgeschlossen. Die neuen Knollen haben ihre endgültige Grösse erreicht und beginnen ihre Sommer-Ruhepause.

Konkurrenzfähig innerhalb eines dichten Bestandes von *Brachypodium pinnatum* und *Molinia coerulea* ssp. *litoralis* bleiben dann nur noch Pflanzen, die entweder im starken Schatten noch zu gedeihen vermögen oder dann durch starkes Streckungswachstum der Internodien die Möglichkeit besitzen, die Streueschicht zu durchstossen, um so ihren Assimilationsorganen im Bereich der *Molinia*-Blätter bessere Lichtbedingungen bieten zu können. So vermag zum Beispiel *Potentilla erecta* in einem feuchten Moliniabestand mit einer durchschnittlichen Sprosslänge von 50–70 cm zu überleben. Während ihre Sprosse im lichten Stadium 2 kurz- und niederliegend bleiben, entwickeln sie in den Stadien 4 und 5 ein enormes Längenwachstum mit mehr oder weniger aufrechtem Wuchs.

Auch *Orchis maculata* kann sich in diesen Stadien noch behaupten. Ihr Lebenszyklus weicht insofern von demjenigen von *Ophrys sphecodes* ab, als sie nicht wintergrün ist. Auch sie besitzt zwar grundständige Blätter, die jedoch erst im Frühjahr erscheinen, in dichten Stadien aber nicht flach auf dem Boden liegen bleiben, sondern aufrecht wachsen und bedeutend länger werden können als diejenigen von *O. sphecodes*. Dazu entwickelt sie einen bedeutend längeren Spross mit erheblich grösseren stengelständigen Blättern als *O. sphecodes* und vergrössert so ihre assimilierende Fläche in einem Bereich, in welchem der Lichtgenuss weit grösser ist als innerhalb der Streueschicht. Ausserdem ist auf Grund ihrer Standorte anzunehmen, dass sie weniger lichtbedürftig ist als die bei uns einheimischen *Ophrys*-Arten. Diese vergleichenden Beziehungen gelten nicht unbedingt nur für *O. sphecodes*, sondern auch für *O. apifera*, *O. fuciflora* und *O. insectifera*.

Während einiger Jahre durchgeführte Zählungen (vgl. z. B. Tab. 25 und 27) zeigten, dass je nach Witterung wohl die Gesamtzahl der blühenden *Ophrys sphecodes* ziemlich grossen Schwankungen unterworfen war, dass aber das Verhältnis der Sprossbildung in den beiden verschiedenen exponierten Gebieten immer ungefähr gleich blieb. Auch bei den andern drei *Ophrys*-Arten sind in unserem näheren Beobachtungsgebiet (Aargauer und Basler Jura) «gute» und «schlechte» Orchideenjahre allgemein bekannt. Noch völlig offen ist die Frage der Abhängigkeit der Sprossbildung (Infloreszenz) von der Witterung.

Ob die meteorologischen Bedingungen einzelner Jahreszeiten oder der ganzjährige Witterungsverlauf die mehr oder weniger zahlreiche Sprossbildung bestimmen und welche optimalen Voraussetzungen erfüllt sein müssen, darüber bestehen nur Vermutungen. Dass am Osthang die Zahl der blühenden und auch der nichtblühenden *Ophrys sphecodes* geringer ist, kann demnach als Folge des verminderten Lichtgenusses betrachtet werden.

7.6.3 Populationsdichte von *Ophrys sphecodes* in Abhängigkeit von der Deckung durch die Vegetation

Von 19 ausgewählten Flächen wurden im Frühjahr und im Laufe des Sommers 1967 folgende Daten ermittelt:

- Anzahl der blühenden *Ophrys sphecodes*
- Anzahl der nichtblühenden *O. sphecodes*
- Gesamtzahl von *O. sphecodes*
- Durchschnittliche Anzahl *O. sphecodes* pro m²
- Verhältnis der nichtblühenden *O. sphecodes* zu den blühenden
- Deckungswerte der Baum-, Strauch-, Kraut- und Moosschicht
- Durchschnittliche Spross- und Blatthöhe von *Molinia coerulea* ssp. *litoralis*.

Auf Grund dieser synökologischen Aspekte wurde nun versucht, quantitativ die Abhängigkeit von *O. sphecodes* zu erfassen sowohl in bezug auf die Dichte der Krautschicht wie auch in bezug auf Dichte und Höhe von *Molinia coerulea* ssp. *litoralis*.

Die Grösse der einzelnen Kontrollflächen schwankte zwischen 15 und 60 m². Eine einheitliche Grösse der Flächen wäre wünschenswert gewesen, doch scheiterte diese Möglichkeit, wie bei andern Untersuchungen auch, am raschen, kleinflächigen Wechsel der Sukzessionsstadien und damit an der Uneinheitlichkeit grösserer Kontrollflächen. Die Individuenzahl von *O. sphecodes* wurde deshalb auf die durchschnittliche Fläche von einem Quadratmeter berechnet.

Ausgewählt für die vorliegende Untersuchung wurden Standorte vom beginnenden Sukzessionsstadium 2 bis zum endenden Stadium 3, übergehend ins Stadium 4. Auch hier konnte die Zuordnung zu einem bestimmten Stadium sehr oft nicht eindeutig vollzogen werden, da der Übergang in das nächstfolgende Sukzessionsstadium natürlicherweise fliessend ist. Es wurde also das Spektrum jener Standorte ausgewählt, die das erstmalige Auftreten von *O. sphecodes* bis zu ihrem Existenzminimum markieren. Zum Vergleich sind in der Tabelle 24 noch drei Aufnahmen des Stadiums 4 und 5 angefügt: Nr. 18, 12 und 13.

Die Kontrollfläche 18 (vgl. Tab. 24) ist ein feuchter, artenarmer, fast reiner *Molinia*-Bestand ohne Baumschicht. Einzig die randlich stehenden *Pinus silvestris* beeinflussen in geringem Masse die Lichtverhältnisse zusätzlich zur 100% deckenden Krautschicht. Die Strauchschicht ist ohne nennenswerte Deckung. Die beiden trockenen Kontrollflächen 12 und 13 weisen zusätzlich zur Krautschicht mit Deckungswerten von 90 beziehungsweise 100% stark schattierende Baum- und Strauchschichten auf. Alle drei Kontrollflächen sind ohne *Ophrys sphecodes*. Auch hier zeigt sich wieder, dass eine dichte Krautschicht, wie sie für das Stadium 4 kennzeichnend ist, bereits genügt, die Existenz von *O. sphecodes* auszuschliessen. Der Lichtentzug durch eine zusätzlich stark deckende Baumschicht ist dabei von sekundärer Bedeutung.

Hingegen verhindert diese Baumschicht mit grosser Wahrscheinlichkeit eine Wiederbesiedlung der Stadien 5 und 6, worin die abnehmende Dichte der Krautschicht Werte erreicht, bei denen *O. sphecodes* wieder gedeihen könnte.

Diskussion der Untersuchungsergebnisse:

Die Reihenfolge der Kontrollflächen, wie sie in Tab. 24 aufgeführt sind, ergab sich in erster Linie auf Grund ihrer Zugehörigkeit zu den verschiedenen Sukzessionsstadien, innerhalb der Stadien nach steigendem beziehungsweise sinkendem Verhältnis der nichtblühenden zu den blühenden *O. sphecodes*. Diese Anordnung deckte weitere Beziehungen auf, die in direktem oder indirektem Verhältnis zu den beiden erstgenannten Kriterien stehen. So steigt die durchschnittliche Anzahl von *O. sphecodes* pro Quadratmeter vom beginnenden Stadium 2 bis zu einem Maximum im Übergang vom Stadium 2 zum Stadium 3 und fällt in der Folge auf Null im 4. Sukzessionsstadium ab. Stetig steigende Werte ergeben sich naturgemäss in der Deckung der Krautschicht, beginnend bei 45–50%, endend bei 100%, während Baum-Strauch- und Mooschicht uneinheitliche Werte aufweisen und keine Gesetzmässigkeit erkennen lassen in bezug auf Zu- oder Abnahme der Individuenzahl von *O. sphecodes*.

Die grösste Individuenzahl von *O. sphecodes* ergibt sich bei Deckungswerten der Krautschicht zwischen 60 und 90%; zugleich ist in diesem Bereich auch der grösste Quotient im Verhältnis der nichtblühenden *O. sphecodes* zu den blühenden festzustellen. Das bedeutet, dass bei diesen Deckungswerten der Krautschicht die Erneuerung der Population am besten gewährleistet ist.

Beträgt die Artmächtigkeit der Krautschicht weniger als ungefähr 60%, so bedeutet das einerseits, dass weniger Samen zu keimen vermögen, dass aber andererseits auch der Verlust an Keimpflanzen grösser ist als bei höherer Deckung. Steigt die Deckung über 90%, wird die Keimungsrate durch zu starke Konkurrenz der übrigen Kräuter und Gräser herabgesetzt. Es wäre denkbar, dass auch in diesem Fall – bei Deckung über 90% – eine grössere Anzahl Samen zu keimen vermag, der Keimling jedoch abstirbt, bevor das Primärblatt an der Bodenoberfläche sichtbar wird. Ob diese Annahme zutrifft, kann im Feld nicht überprüft werden.

Für die praktische Anwendung der Untersuchungsergebnisse, nämlich für die Erhaltung gefährdeter Arten in anthropogen bedingten Ersatzgesellschaften, wäre diese Erkenntnis auch nicht relevant. Von entscheidender Bedeutung jedoch ist das Erkennen jener Sukzessionsstadien, in welchen der Keimlingsverlust am geringsten ist. Nach den bisherigen Untersuchungen ist dies der Fall im Stadium 2 bis Ende Stadium 3. In allen Kontrollflächen dieser Stadien ist der Quotient aus dem Verhältnis der nichtblühenden zu den blühenden *O. sphecodes* grösser als 1. Das bedeutet, dass die Erhaltung der Population in diesen Flächen gesichert ist, auch wenn im Stadium 2 die durchschnittliche Individuenzahl pro Quadratmeter oft geringer ist als im

endenden Stadium 3. Auch ein Quotient kleiner als 1 müsste nicht unbedingt das Ende einer Population bedeuten. Die vegetative Fortpflanzung, bei *O. sphecodes* zum Beispiel jährliche Bildung einer neuen Knolle, ist theoretisch als eine unbegrenzt dauernde Generationenfolge zu werten. Ganz allgemein entscheidet jedoch nicht nur die potentielle Vermehrungsfähigkeit über den Weiterbestand einer Population, sondern die jeder Art innewohnende spezifische Konkurrenzkraft sowie die Anpassungsfähigkeit an sich verändernde Umweltbedingungen. Dass im zu Ende gehenden Stadium 3 die Zahl der blühenden *O. sphecodes* grösser ist als diejenige der nichtblühenden Rosetten, kann auf folgende Weise interpretiert werden: Die Vegetation deckt den Boden nicht überall mit gleicher Dichte. Auch in einer fast 100% deckenden Krautschicht finden sich vereinzelt lichtere Standorte, die es den Blattrosetten gestatten, während der Assimilationszeit im Winter für die folgende Vegetationsperiode neue Knollen zu bilden. Dies zum mindesten so lange, als sich die synökologischen Verhältnisse des betreffenden Standortes nicht weitgehend zuungunsten von *O. sphecodes* verändern. So vermögen sich, wenn auch unter minimalen Existenzbedingungen, einzelne Individuen über einen längeren Zeitraum zu halten und zu blühen. Hingegen muss auf Grund der geringen Anzahl noch nicht blühfähiger Jung- und Keimpflanzen angenommen werden, dass sich für die generative Vermehrung gewisse Faktoren zu stark hemmend auswirken. Zudem besitzen Pflanzen, die das blühfähige Alter erreicht haben – bei den meisten handelt es sich wahrscheinlich um den Restbestand aus ehemaligen lichteren Stadien –, doch wohl eine grössere Konkurrenzkraft als Keimpflanzen.

Entsprechend der engen ökologischen Amplitude von *Ophrys sphecodes* ist ihre Standortabgrenzung im Gelände recht scharf gezogen. Während viele Arten des Untersuchungsgebietes sich in vier, fünf oder sechs Sukzessionsstadien zu behaupten vermögen, gedeiht sie nur in zwei Stadien und setzt dann abrupt aus. Dabei ist auffallend, dass sich im nächstdichterem Stadium auch keine Pflanzen mehr vorfinden, die sich vegetativ noch eine gewisse Zeit zu halten vermöchten. Wo *O. sphecodes* nicht mehr zu blühen vermag, unterbleibt auch die Bildung von Blattrosetten. Umgekehrt ist sie so lange zur Blüten- und Fruchtbildung fähig, als Konkurrenzverhältnisse die Bildung von Blattrosetten gestatten. Dies im Gegensatz zu vielen anderen Arten des Untersuchungsgebietes, die sich, nur noch vegetatives Wachstum zeigend, in dichteren Stadien noch recht lange zu behaupten vermögen. Unter anderen seien erwähnt: *Hippocrepis comosa*, *Campanula rotundifolia*, *Prunella grandiflora*, *Bupleurum falcatum*, *Lotus corniculatus*, *Succisa pratensis*, *Parnassia palustris*, *Peucedanum cervaria* und *Teucrium chamaedrys*. Weitere Arten verhalten sich gleich wie *Ophrys sphecodes*. Auch sie gedeihen nur unter eng begrenzten ökologischen Bedingungen und dort, wo sie wegen zu starker Konkurrenz nicht mehr blühen können, ist zugleich auch die Grenze der weiteren Existenzmöglichkeit für die überwinterten Organe, also für den vegetativen Bereich der Pflanze, erreicht.

Im Untersuchungsgebiet gilt dies für folgende wichtigste Arten: *Ophrys insectifera*, *O. apifera*, *O. fuciflora*, *Orchis militaris*, *Anacamptis pyramidalis*, *Gymnadenia odoratissima*, *Epipactis atropurpurea*, *Cephalanthera rubra*, *Globularia elongata*, *G. cordifolia*, *Linum tenuifolium*, *Hieracium piloselloides*.

Auch wenn sich die oben aufgeführten Arten in bezug auf ihre Abgrenzung gegenüber dichteren Stadien gleich verhalten wie *Ophrys sphecodes*, so bedeutet das trotzdem nicht, dass sie unter sich oder gegenüber *O. sphecodes* die gleiche ökologische Amplitude aufweisen. Während *O. sphecodes* in zwei Sukzessionsstadien auftritt, vermögen *Globularia cordifolia* und *Hieracium piloselloides* nur in einem Stadium der Konkurrenz standzuhalten. Die Verbreitung der weiteren Arten erstreckt sich auf ebenfalls zwei (wie *O. sphecodes*) oder auf drei Stadien wie zum Beispiel *Epipactis atropurpurea*, *Gymnadenia odoratissima* und *Ophrys insectifera* (vgl. Tab.29).

Molinia coerulea ssp. *litoralis* nimmt bei zunehmender Dichte der Krautschicht eine Sonderstellung ein. Diese sei im folgenden näher betrachtet. In bezug auf die Artmächtigkeit zeigt sie als eine der wenigen Arten eine beträchtliche, stetige Zunahme vom Stadium 1 bis zum Stadium 4, in welchem sie meist mit dem Deckungswert vier notiert wurde. Sie nimmt in den Stadien 5 und 6 wieder ab und setzt im Stadium 7 aus. In den Stadien 1 bis 4 wird diese Sonderstellung aus dem Vergleich folgender Aspekte ersichtlich (vgl. Tab.26):

- durchschnittliche Artenzahl der Krautschicht
- durchschnittliche Deckung der Krautschicht
- durchschnittliche Deckung von *Molinia coerulea* ssp. *litoralis*
- Vitalität von *Molinia coerulea* ssp. *litoralis*.

Die Tabelle 26 belegt die geringen Schwankungen der Artenzahl in den Stadien 2–4. Sie beträgt im Stadium 2 im Durchschnitt 39, in den Stadien 3

Stadium	Durchschnittliche Artenzahl der Krautschicht	Durchschnittliche Deckung der Krautschicht %	Durchschnittliche Deckung von <i>Molinia coerulea</i> ssp. <i>litoralis</i> %	Durchschnittliche Höhe von <i>Molinia</i>	
				Sprosse cm	Blätter cm
1	21	5	1	40	15
2	39	60	12	70	20
3	43	80	25	100	30
4	43	100	60	150	70

Tab. 26: Vegetative Entwicklung von *Molinia coerulea* ssp. *litoralis* in den Sukzessionsstadien 1 bis 4.

und 4 je 43. Diese nicht unbedingt zu erwartende Konstanz der Artenzahl ergibt sich aus der Differenz der verschwindenden und neuauftretenden Arten in der Sukzessionsfolge.

Die mittlere Deckung der Krautschicht steigt von 60% im Stadium 2 auf 80% im Stadium 3 und erreicht 100% im Stadium 4.

Während nun der Anteil von *Molinia* in bezug auf die vertikale Deckung der Krautschicht im Stadium 2 im Mittel ungefähr 12% beträgt, erhöht er sich im folgenden Stadium auf 25% und erreicht im Stadium 4 mit dem prozentual grössten Anteil 55–60%. Das bedeutet, dass die übrigen Arten der Krautschicht in diesen drei Stadien eine ungefähr gleichbleibende Deckung zwischen 40 und 50% aufweisen und nur gerade *Molinia* durch seine stetige Zunahme die Lichtverhältnisse am Boden entscheidend beeinflusst. Ein gewisser Anteil an der grösseren Deckung geht auch zu Lasten von *Brachypodium pinnatum*, die Ende des dritten Stadiums einsetzt, ihre grösste Stetigkeit und Deckung jedoch erst ab Mitte Stadium 4 erreicht.

Da bei der Schätzungsmethode der Artmächtigkeit nach BRAUN-BLANQUET Mehrfachbedeckungen durch Blätter und Sprosse nicht berücksichtigt werden, kommt in diesen Zahlen die vermehrte Stoffproduktion durch *Molinia* in jedem folgenden Stadium zu wenig zum Ausdruck. Sie widerspiegeln lediglich die Artmächtigkeit von *Molinia* im Verhältnis zur übrigen Krautschicht. Da jedoch die Längenzunahme der Blätter und Sprosse von *Molinia* bis zum Stadium 4 proportional ungleich grösser ist als bei allen andern Arten, ist auch der Anteil an der Bedeckung des Bodens durch die daraus resultierende Streueschicht verhältnismässig grösser.

Die Bestimmung des Trockengewichtes der Pflanzen würde wahrscheinlich noch augenfälliger zeigen, dass das Aussetzen von *Ophrys sphecodes* im Stadium 4 fast ausschliesslich auf die Konkurrenz durch *Molinia* zurückzuführen ist und dass die übrige Krautschicht dabei nur eine untergeordnete Rolle spielt.

7.6.4 Populationsdichte von *Ophrys sphecodes* in Abhängigkeit von der Zeit

Im Januar 1966 wurden zwei Dauerflächen am Südwesthang des Untersuchungsgebietes eingezäunt, um während fünf Jahren die ungestörte Entwicklung von *Ophrys sphecodes* beobachten zu können.

Die Grösse der beiden Flächen betrug 50, beziehungsweise 56 m². Die Neigung schwankt zwischen 5° und 20° Exposition WSW. Die Dauerfläche Nr. 2 (vgl. Abb. 53 und 55 sowie Tab. 27) umfasste die Sukzessionsstadien 1 bis 4, wobei flächenmässig die Stadien 2 und 3 den grössten Anteil aufwiesen. Zwei ungefähr acht Meter hohe Waldföhren zeigten einen Deckungsgrad von etwa 10 bis 15%. Die Strauchschicht war in den Stadien 3 und 4 vor allem mit kleinen Föhren und mit Wacholder vertreten. Dazu gesellten sich mit geringem Anteil *Berberis vulgaris*, *Frangula alnus*, *Viburnum lan-*

tana, *Ligustrum vulgare*, *Rhamnus cathartica*, *Cornus sanguinea*, *Sorbus aria*, *Quercus petraea* und *Rosa arvensis*. Die Krautschicht bedeckte im Stadium 2 den Boden zwischen 20 und 60%, im Stadium 3 zu ungefähr 80 bis 90%. In der Mooschicht war *Ctenidium molluscum* sehr stark vertreten, vor allem im Stadium 2, wo sie einen Deckungswert von ungefähr 30% aufwies. Die Liste der weiteren Moose findet sich in der Legende zu Abb. 55. Die dort beschriebene Vegetationskarte wurde von der hier zu besprechenden Dauerfläche Nr. 2 aufgenommen.

Die Dauerfläche Nr. 3 (vgl. Tab. 28) umfasste die Stadien 1 bis 3, wobei der Übergang vom Stadium 2 zum Stadium 3 mit einer Krautschicht-Deckung von ungefähr 80% den grössten Teil des eingezäunten Areals einnahm. 10% der Fläche wurden durch die Baumschicht bedeckt, die wiederum nur durch *Pinus silvestris* repräsentiert war. Mit gleicher Artmächtigkeit und mit gleichen Arten wie in der Dauerfläche Nr. 2 war die Strauchschicht vertreten. Die Mooschicht war etwas lockerer, sie bedeckte den Boden zu ungefähr 5 bis 7%. Es dominierten *Ctenidium molluscum*, *Rhytidium rugosum*, *Ditrichum flexicaule* und *Tortella tortuosa* in den offenen Flächen, während in den *Juniperus*-Gebüschchen und in deren unmittelbarer Nähe *Scleropodium purum*, *Dicranum scoparium*, *Hylocomium splendens* und bereits *Rhytidiadelphus triquetrus* auftraten.

Der Individuenreichtum an (meist nichtblühenden) *Ophrys sphecodes* war in beiden Dauerflächen erstaunlich gross. Tatsächlich handelte es sich damals, wie auf Grund von Vergleichszählungen festgestellt wurde, um die dichtest besiedelten Areale des ganzen Untersuchungsgebietes. Der Grund für diese Häufung ist nicht ohne weiteres ersichtlich, denn ähnlich günstige ökologische Bedingungen wie niedrige, lockere Krautschicht, reichliche Bedeckung durch Moose und günstige Lichtverhältnisse fanden sich auch an anderen Stellen in Süd- bis Westexposition.

Zur Markierung der *Ophrys sphecodes* wurden Kunststoffetiketten verwendet, da anzunehmen war, dass durch dieses Material keine oder doch möglichst wenige den Boden beeinflussende Stoffe abgegeben würden. Diese Vorsichtsmassnahme war notwendig, um zu verhindern, dass weder der Boden noch die Pflanzen durch eventuelle schädliche Ionen beeinträchtigt wurden. Ebenso sehr musste in dieser Beziehung auf die symbiontischen Pilze von *Ophrys sphecodes* Rücksicht genommen werden. Dies war um so wichtiger, als die Etiketten oft sehr nahe zu den einzelnen Pflanzen gesteckt werden mussten, um Verwechslungen zu vermeiden. Das war immer dort der Fall, wo kleinere Pflanzen im Ein- oder Zweiblattstadium gehäuft auftraten.

Markiert wurden alle *Ophrys sphecodes*, also auch die Keimpflanzen mit ihren oft nur bis zu einem Zentimeter langen Primärblättern, Pflanzen, die meist nur mit einiger Mühe gefunden werden konnten.

Die statistische Erfassung von *Ophrys sphecodes* war in diesem Fall nur möglich auf Grund der Tatsache, dass auf den zwei Dauerflächen keine weiteren *Ophrys*-Arten vorhanden waren. Denn allein nur anhand der Blätter

ist eine sichere Unterscheidung der vier einheimischen *Ophrys*-Arten nicht möglich. Hingegen können sie gegenüber allen anderen Orchideen auf Grund von Habitus und Farbe der Blätter gut differenziert werden.

Die Auszählung der Individuen erfolgte jeweils Mitte bis Ende April. Zu diesem Zeitpunkt standen alle blühfähigen Pflanzen in Blüte und von den nichtblühenden waren noch keine vergilbt.

Ergebnis der Zählung

Ein recht auffallendes Merkmal dieser Untersuchung war die relativ starke Zunahme der Individuenzahl im zweiten Versuchsjahr 1967. In der Dauerfläche Nr. 2 betrug sie 40%, in Nr. 3 34%. Durch die Umzäunung wurde das Betreten der Versuchsfläche durch Besucher weitgehend ausgeschaltet. Es scheint nun, dass die grössere Zahl von *Ophrys sphecodes* im Jahre 1967 als direkte Folge dieser Massnahme zu betrachten sei. Diese Annahme wird noch bestätigt durch vergleichende Zählungen von *Ophrys sphecodes* in sechs nicht eingezäunten Kontrollflächen. Auch diese sechs Kontrollflächen befanden sich, wie die beiden eingezäunten Dauerflächen, am Südwesthang. Sie waren jedoch weiterhin begehbar. Die Zählung in den beiden Frühjahren 1966 und 1967 ergab folgende Werte:

Kontrollfläche	1	2	3	4	5	6	7	8
Anzahl <i>O. sphec.</i> 1966	69	114	144	29	25	48	103	51
Anzahl <i>O. sphec.</i> 1967	74	160	194	31	26	48	92	48
Zunahme in %	7	40	34	7	4	0		
Abnahme in %							11	6

Die Zunahme an Individuen in den beiden Flächen Nr. 2 und 3 weicht gegenüber allen anderen so stark ab, dass man sie wohl als ausserhalb des Zufälligen liegend betrachten muss. Trotzdem ist ein kausaler Zusammenhang mit dem Wegfall menschlichen Tretes sowie weiterer Störungen nicht ohne weiteres einzusehen. Vor allem ist eine Erklärung dafür deshalb schwierig, weil es sich bei den 51 beziehungsweise 59 neu auftretenden Pflanzen nur zum Teil um Keimpflanzen handelte (vgl. Tab. 27 und 28, dritte und vierte Zeile). Meist waren es kleine bis mittelgrosse Individuen mit zwei bis vier Blättern, wovon zwei auch gleich blühten. Eine Schädigung der Keimpflanzen bei grosser Besucherzahl im Frühjahr wäre noch einzusehen, nicht jedoch der Verlust von im Herbst sprossenden Blattrosetten aus überlagerten Knollen, da im Winter das Gebiet kaum begangen wird. Die Frage der erstmaligen zahlenmässig starken Zunahme an Individuen in den Dauerflächen zwei und drei muss deshalb offenbleiben.

Auch nach 1967 hielt der Zuwachs an neuen Pflanzen an, wenn auch nicht mehr im gleichen Ausmass wie im zweiten Versuchsjahr. Abgesehen

von geringeren Schwankungen – leichte Zunahme in Dauerfläche Nr. 2, geringe Abnahme und wiederum Zunahme in Nr. 3 – veränderte sich die Gesamtzahl der Individuen jedoch nicht mehr so stark wie nach dem ersten Versuchsjahr. Denn ab 1967 wurde der Zuwachs ausgeglichen durch den zunehmend grösseren Ausfall an bereits markierten Individuen. Wie weit es sich um tatsächliche Verluste von Knollen handelte und wie gross die Zahl jener Knollen war, welche «überlagerten», wurde nicht untersucht. Diese «Wühlarbeit» hätte die Struktur des Bodens zu stark gestört und damit die Versuchsergebnisse möglicherweise beeinflusst. Dass Knollen von *Ophrys sphecodes* überlagern, wurde auch in den Jahren 1968 bis 1970 festgestellt. Auch hier handelte es sich bei den neu erschienenen, noch nicht markierten Pflanzen sowohl um Keimpflanzen als auch um Knollen, die nach einer Ruheperiode erstmalig wieder eine Blattrosette bildeten. Recht erstaunlich ist dabei die Tatsache, dass 1970 immer noch neue Sprosse hinzukamen, das heisst, diese Knollen hatten während mindestens vier Jahren keine Blätter mehr gebildet. Ebenso erstaunlich ist auch, dass 1969, nach mindestens dreijähriger Ruheperiode, vier Knollen nicht nur Blätter hervorbrachten, sondern auch gleich blühten.

Eine weitere Frage, die vorläufig unbeantwortet bleiben muss, betrifft die jährlich unterschiedliche Zahl blühender Exemplare. Dass die Ausbildung von Infloreszenzen bei den Orchideen jährlichen Schwankungen unterliegt, ist bekannt. Die Zahlen der (relativ kurzen) Beobachtungszeit zeigen jedoch, dass die Extremwerte wahrscheinlich sehr viel weiter auseinanderliegen, als dies bei den übrigen Phanerogamen bis jetzt beobachtet werden konnte (Ausnahme: domestizierte, einheimische *Pyrus*-Arten). Welche Witterungsfaktoren für dieses Phänomen verantwortlich sind, ist bis heute ungeklärt, ebenso die Frage, ob weitere Umwelteinflüsse dabei eine gewisse Rolle spielen.

Auffallend ist ein weiteres Ergebnis dieser Zählung. Vom zweiten Versuchsjahr an stieg die Zahl der nicht mehr vorhandenen Pflanzen konstant an, trotzdem blieb die Bestandesdichte auf ungefähr gleicher Höhe. 1973, drei Jahre nach Abschluss des Versuches, war jedoch nur noch ungefähr die Hälfte des Bestandes von 1970 vorhanden, das waren zugleich 30 beziehungsweise 40% weniger als zu Beginn der Zählung im Jahre 1966. Da beide Versuchsflächen nach der Entfernung des Zaunes nicht stärker begangen worden waren als vorher, ist diese hohe Ausfallquote bis unter den Bestand von 1966 nicht ohne weiteres nur als Folge der wieder einsetzenden Störung durch den Menschen zu betrachten. Ebenso wenig kann die Zunahme an *Ophrys sphecodes* ab 1966 mit absoluter Sicherheit nur darauf zurückgeführt werden, dass das Betreten der Versuchsfläche eingeschränkt wurde. Der Einfluss zufälliger günstiger Witterungsbedingungen kann nicht ausgeschlossen werden. Gegenteilig wirkende Witterungsbedingungen in Verbindung mit menschlichem Tritt könnten dann auch zur Folge gehabt haben, dass nach Abbruch des Versuches die Zahl der Individuen unter den Stand

von 1966 fiel. Sehr fraglich bliebe jedenfalls die Hypothese, dass bei zu hoher Populationsdichte einzelne Individuen infolge gegenseitiger (toxischer?) Wirkungen zum Absterben gebracht werden könnten. Aus Untersuchungen von GÄUMANN (1951) weiss man zwar, dass einzelne Orchideen-Arten (unter anderen *Orchis militaris* und *Himantoglossum hircinum*) in ihren Knollen Stoffe mit fungizider Wirkung produzieren, die auch gegen die eigenen symbiontischen *Rhizoctonia*-Arten wirksam sind.

Als Beispiel für eine hohe Ausfallquote kann die auffallende Gruppe von 18 *Ophrys sphecodes* links oberhalb der Bildmitte in Abbildung 53 (s. auch Abb. 55) erwähnt werden. Sie bestand 1968 aus 16 Keimpflanzen aus den beiden vorangehenden Jahren und aus zwei älteren Exemplaren. Zwei Jahre später, noch vor Abbruch des Versuches, waren 15 Keimpflanzen wieder verschwunden, und bis 1976 wurden nie mehr als drei Exemplare festgestellt. Bei einer letzten Kontrolle im Herbst 1978 waren auch diese drei Pflanzen nicht mehr vorhanden.

Auf Grund der Markierung jeder einzelnen Pflanze konnten bei *Ophrys sphecodes* in bezug auf die Populationsdichte während einer Versuchsdauer von fünf Jahren folgende Erkenntnisse gewonnen werden:

In beiden Versuchsflächen zusammen wurden im Jahre 1966 258 Pflanzen festgestellt und erstmals markiert.

Bis zum Abbruch des Versuches im Jahre 1970 waren insgesamt 508 Pflanzen markiert worden, 250 mehr als zu Beginn. 375 dieser 508 Pflanzen waren im Frühjahr 1970 oberirdisch durch Blätter feststellbar.

Drei Jahre später waren von den 375 Pflanzen noch 170 vorhanden.

Bei beiden Dauerflächen (Tab. 27 und 28) wurden im Sommer 1970 Einzäunung und Pflanzenmarkierungen entfernt. In den Jahren 1973 bis 1976 wurde lediglich noch die Anzahl der blühenden sowie der nichtblühenden Pflanzen ermittelt.

Zusammenfassung der Beobachtungen

Einige Pflanzen blühten jedes Jahr.

Einzelne Knollen setzten ein bis mehrere Jahre mit Blüten aus, brachten jedoch alljährlich Blätter.

Einzelne Knollen trieben ein bis mehrere Jahre keine Blätter, blühten dann aber während der gleichen Vegetationsperiode, in der erstmals wieder eine Blattrosette gebildet worden war.

Der weitaus grösste Teil der Knollen, rund 85%, blühte während fünf Jahren nicht.

Eine Abhängigkeit zwischen einer optimalen Grösse der möglichen Bildung einer Infloreszenz ist offensichtlich. Einzelne Knollen brachten jedoch jedes Jahr eine Blattrosette von normaler Grösse hervor, blühten aber nie.

Dagegen wurden Pflanzen festgestellt, die mit unterdurchschnittlich kleiner Blattrosette einen entsprechend kleinen Blütenstand bildeten.

Jahr	1966	1967	1968	1969	1970	1973	1974	1975	1976
Anzahl blühender Pflanzen	35	28	39	27	25	6	5	20	35
Zahl der nichtblühenden Pflanzen	79	81	105	126	126	74	70	58	38
Anzahl neu erscheinender Pflanzen		50	27	18	33				
nichtblühend									
blühend		1	3	2	0				
Anzahl Pflanzen total	114	160	174	173	184	80	75	78	73
Anzahl nicht mehr vorhandener markierter Pflanzen		5	21	42	64				

Tab. 27: Populationsdichte von *Ophrys sphecodes* in der Dauerfläche Nr. 2, Grösse 50 m².



Abb. 53: Ausschnitt aus der Dauerfläche 2. Die Aufnahme zeigt die markierten Standorte von *Ophrys sphecodes*. In der Bildmitte oben befindet sich das Stadium 2, in der unteren Bildhälfte das Stadium 3, übergehend in das Stadium 4. Links und rechts Stadium 4 mit Gebüsch von *Juniperus communis*.

An einigen Dutzend Pflanzen wurde bei anderen Untersuchungen festgestellt, dass normalerweise die Grösse der Blätter direkt proportional zur Grösse der Knolle steht.

Der weitaus grösste Teil der Pflanzen zeigte während fünf Jahren keine merkliche Grössenzunahme der einzelnen Blätter.

Der grösste Teil der Pflanzen wies nach fünf Jahren immer noch die gleiche Anzahl Blätter auf wie zu Beginn des Versuches, das heisst, sie blieben im Zwei- oder Dreiblattstadium stehen.

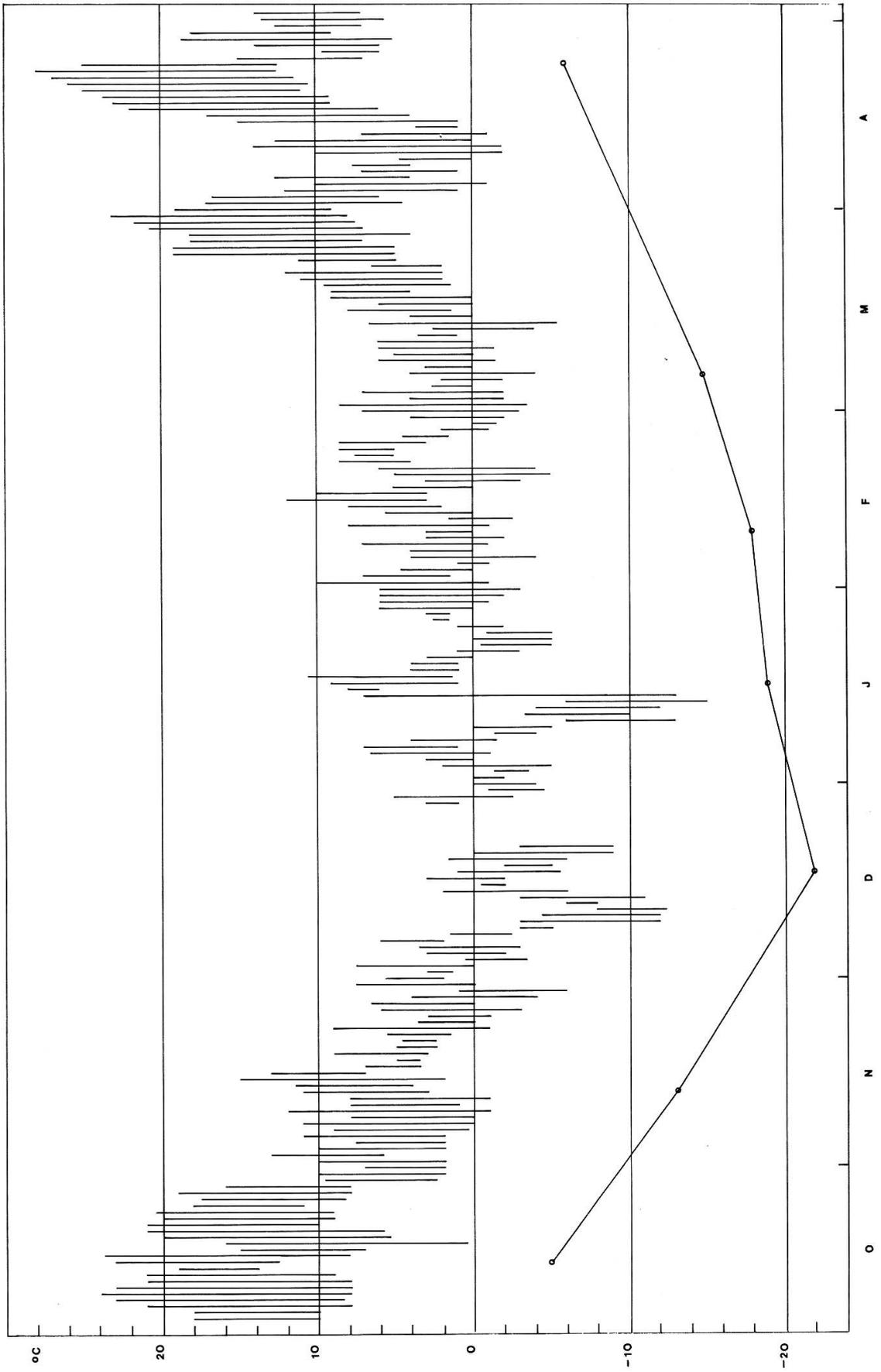
Die meisten (nichtblühenden) Knollen brachten jedes Jahr eine neue Blattrosette hervor.

Viele (nichtblühende) Knollen setzten ein bis mehrere Jahre mit der Bildung von Blättern aus.

Jahr	1966	1967	1968	1969	1970	1973	1974	1975	1976
Anzahl blühender Pflanzen	31	22	34	19	11	4	5	26	45
Zahl der nichtblühenden Pflanzen	113	113	124	118	129	86	86	62	44
Anzahl neu erscheinender Pflanzen		58	8	16	31				
		1	0	2	0				
Anzahl Pflanzen total	144	194	166	155	171	90	91	88	89
Anzahl nicht mehr vorhandener markierter Pflanzen		9	45	79	89				

Tab. 28: Populationsdichte von *Ophrys sphecodes* in der Dauerfläche Nr. 3, Grösse 56 m².

Abb. 54: Tägliche Temperaturextreme der Luft vom 7. Oktober 1967 bis 1. Mai 1968 im Un-
 tersuchungsgebiet Chilpen. ►
 - Fh-Kurve von *Ophrys sphecodes*
 o Zeitpunkt der Fh-Bestimmung.



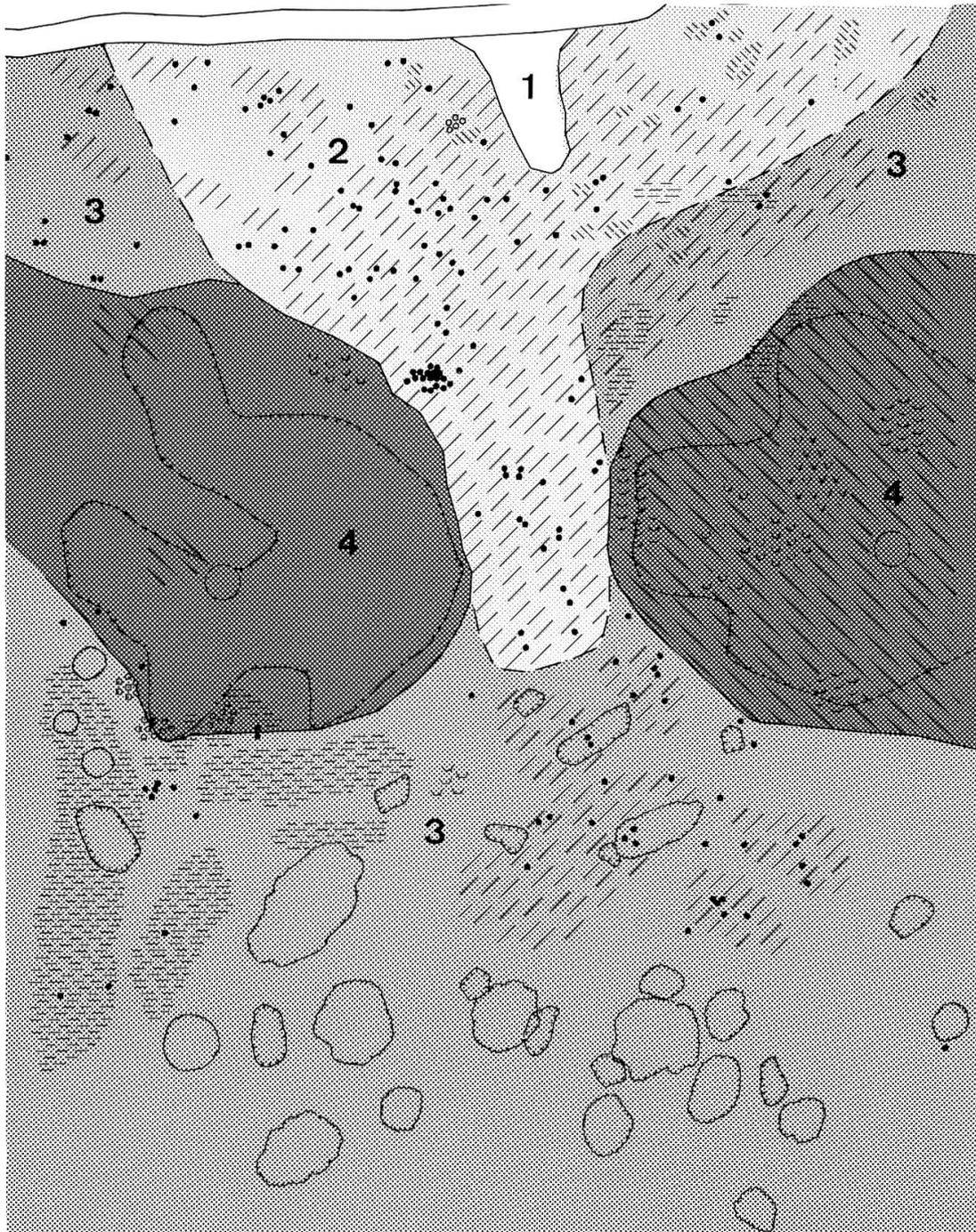


Abb. 55: Populationsdichte von *Ophrys sphecodes* und Sukzessionsstadien in der Dauerfläche 2.

	<i>Ctenidium molluscum</i>		<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>
	<i>Ditrichum flexicaule</i>		<i>Thuidium tamariscifolium</i>
	<i>Rhytidium rugosum</i>		Gebüschrand von <i>Juniperus communis</i>
	<i>Tortella tortuosa</i>		Vertikalprojektion der Krone von <i>Pinus silvestris</i>
	<i>Scleropodium purum</i>		Stamm von <i>Pinus silvestris</i>
	<i>Hylocomium splendens</i>		Standorte von <i>Ophrys sphecodes</i>
	<i>Dicranum scoparium</i>		Sukzessionsstadien

8 Folgerungen für den Naturschutz

Eine wesentliche Aufgabe des Naturschutzes besteht darin, seltene und gefährdete Arten zu schützen und vor dem Aussterben zu bewahren. Jede Ausrottung einer Art, sei es weltweit oder regional, führt zu einer Verarmung der Umwelt und zu einem unwiederbringlichen Verlust.

Für den Schweizer Naturschutz ist, neben vielen weiteren Aufgaben, die Erhaltung artenreicher Mesobromion-Rasen ein wichtiges Anliegen. Diese Rasen enthalten eine grössere Zahl von Arten, die weder im Wald noch in gedüngten Fettwiesen zu gedeihen vermögen. Infolge ihrer engen ökologischen Amplitude sind sie streng an diese Spezialstandorte gebunden. Sie vermögen kaum oder gar nicht in andere Assoziationen, die sich auf gleicher Höhenlage befinden wie die Mesobromion-Rasen, auszuweichen.

Damit ist auch bereits angedeutet, dass für den Fortbestand dieser heute stark bedrohten Pflanzen gesetzlicher Artenschutz allein unzulänglich ist. Es ist offensichtlich, dass durch die Zerstörung ganzer Lebensgemeinschaften und ihrer Populationen mehr Individuen vernichtet werden als durch Pflücken und Ausgraben. Einzig der Schutz ganzer Biozönosen bietet Gewähr dafür, dass diese Arten auch weiterhin unsere Flora bereichern.

Die Erhaltung von artenreichen Mesobromion-Rasen in Naturschutzgebieten ist mit zwei grundsätzlichen Bedingungen verknüpft:

- Das Areal muss eine bestimmte minimale Fläche aufweisen. Andernfalls ist der Druck des umliegenden Kulturlandes oder des Waldes zu stark.
- Es sind Pflegemassnahmen notwendig.

Ziel der Pflegemassnahmen:

- Durch extensive Bewirtschaftung müssen die Stadien mit mehr oder weniger offener Krautschicht erhalten werden. In der vorliegenden Arbeit entspricht dies den Stadien 1 bis 4. Die Artengarnitur ist in diesen Gesellschaften am reichhaltigsten, und konkurrenzschwache Spezies werden zumindest in den ersten drei Stadien nicht unterdrückt.
- Neben offenen Arealen sind parkartige, lichte Föhren- oder Eichen-Föhrenwälder erwünscht, sie beleben das Landschaftsbild. Bei sehr lockerem Baumbestand sind auch in diesem Sukzessionsstadium die Lebensbedingungen für eine artenreiche Krautschicht gegeben.
- Im Tetragonolobo-Molinietum litoralis sollte versucht werden, sekundäre Initialstadien neu zu schaffen.

Aufgrund dieser Zielsetzung lassen sich nun die Pflegemassnahmen festlegen.

8.1 Pflege noch offener Flächen mit weiterzuführender landwirtschaftlicher Nutzung

Weidebetrieb mit Grossvieh (Kühe, Rinder). Wie die Erfahrung zeigt, bleiben mit dieser extensiven Nutzung die Rasen relativ gut erhalten, sofern die Weide nicht übernutzt wird.

Dass sich der Weidebetrieb im Gegensatz zu ungenutzten Reservatsgebieten nicht unbedingt nachteilig auf gewisse Pflanzen auswirken muss, sei an einem Beispiel gezeigt. Die Beobachtung bezieht sich allerdings nur auf eine einzelne Art und kann daher nicht verallgemeinert werden. In Oltingen (BL) befindet sich neben einem eingezäunten Reservat eine permanente Weide für Grossvieh. Untersuchungen an *Ophrys fuciflora* in den Jahren 1966/67 zeigten, dass die Pflanzen auf der Weide wesentlich kräftiger entwickelt waren als diejenigen im Reservat. Auch generativ war ein deutlicher Unterschied feststellbar. 58 Sprosse auf der Weide wiesen 1967 eine durchschnittliche Blütenzahl von 4,4 je Spross auf, während 199 Pflanzen im Reservat durchschnittlich je 3,5 Blüten entwickelt hatten.

Weidebetrieb mit Schafen nur sporadisch im Herbst bis Vorfrühling. Ganzjähriger Weidebetrieb führt nach bisherigen Beobachtungen zu einer trivialen Krautschicht und damit zu einer Verarmung der Flora. Ausserdem soll die Schafweide das Weideunkraut *Brachypodium pinnatum* fördern (vgl. ELLENBERG, 1963, S. 638).

Eine weitere mögliche Nutzungsart ist die einmalige, späte Mahd im August.

Eine Kombination dieser drei Bewirtschaftungsmethoden ist durchaus möglich. Auf eine Düngung, vor allem mit Jauche, muss verzichtet werden.

8.2 Pflege noch offener Flächen ohne landwirtschaftliche Nutzung

Einmalige, späte Mahd Ende August im Abstand von ungefähr zwei bis vier Jahren. Starkwüchsige Rasen sollten öfters geschnitten werden als schwachwüchsige. Das Entfernen des Grases (Heu) ist notwendig. Gebiete mit *Spiranthes spiralis* sollten erst nach der Samenreife dieser Art geschnitten werden, frühestens Ende September.

In vielen Rasen des Tetragonolobo-Molinietum im Jura ist das Mähen stellenweise kaum möglich. Eine Alternative stellt das Abrechen der Laubstreu im zeitigen Frühjahr vor Mitte März dar. Diese Massnahme kann die Entwicklung des Bodens in Richtung Humusanlagerung, Nährstoffanreicherung und Krümelstruktur etwas verlangsamen. Sie hat den Nachteil, dass Blätter wintergrüner Orchideen, zum Beispiel der *Ophrys*-Arten, teilweise

geschädigt werden können. Die Vorteile überwiegen jedoch, da gleichzeitig auch die Krautschicht lockerer wird, konkurrenzschwache Arten folglich mehr Lebensraum erhalten oder sich neu ansiedeln können. Voraussetzung für diese Methode ist allerdings, dass die Bodenentwicklung noch nicht zu weit fortgeschritten ist, da sonst konkurrenzstarke Arten sich ebenfalls stärker ausbreiten würden. Wichtig ist, dass das Abrechen der Laubstreu vor Mitte März beendet ist, da nach diesem Zeitpunkt infolge des einsetzenden Längenwachstums die Sprosse von *Ophrys sphecodes* geschädigt werden könnten.

8.3 Pflegemassnahmen bei zu dichtem Baum- und Strauchbestand

Dicht stehende Föhren sollten frühzeitig ausgelichtet werden, andernfalls breitet sich auf mässig trockenen Böden *Brachypodium pinnatum* sehr schnell aus und unterdrückt zusammen mit der Baumschicht lichtliebende Arten innert kurzer Zeit. Sie beherrscht aufgrund bisheriger Erfahrungen auch nach der Rodung noch jahrelang die Krautschicht (vgl. ZOLLER, 1954 b, S. 168 ff.). Auf feuchten Böden im Tetragonolobo-Molinietum zeigt sich das gleiche Problem mit *Molinia coerulea* ssp. *litoralis*. Hier muss in weiteren Versuchen abgeklärt werden, mit welchen Methoden diese beiden Gräser in ihrem starken Wachstum gehindert werden können. Ein gewisser Erfolg konnte bis jetzt bei *Brachypodium pinnatum* in einem gerodeten Teucrio-Mesobrometum festgestellt werden. Die vegetative Entwicklung war nach Rodung und zweimaligem Mähen sichtlich gehemmt.

Im Tetragonolobo-Molinietum kann in gerodeten, dichten und artenarmen Sukzessionsstadien 4 und 5 versucht werden, sekundäre Initialstadien neu zu schaffen. Dazu muss die oberste Bodenschicht teilweise abgetragen werden. Mosaikartig über das ganze Areal verteilt, lässt man dabei kleinflächige Rasenstücke, kleine Föhren und Sträucher als Schutz für keimende Samen stehen. Die Aussaat von Samen stenöker Arten aus den angrenzenden Populationen kann zur schnelleren Verbreitung dieser Spezies beitragen. Das Abdecken der Saat mit einer dünnen Schicht Laubstreu ist dabei von Vorteil, es verhindert teilweise das Austrocknen des Bodens und der Keimlinge.

Bei der Rodung ist darauf zu achten, dass auch in offener Rasengesellschaft vereinzelt Bäume und Sträucher in unregelmässiger Anordnung stehenbleiben. Die Strauchschicht darf in Rasen nicht zu dicht stehen. Hin und wieder wird es deshalb im Tetragonolobo-Molinietum notwendig sein, dass auch *Juniperus communis* (vor allem breitausladende Exemplare) geschnitten wird. Im übrigen sollte er – wie auch die Wildrosen – geschont werden.

9 Zusammenfassung

Aus dem KLN-Gebiet Chilpen (schützenswerte Landschaft von nationaler Bedeutung) wurden einige Pflanzengesellschaften beschrieben, darunter als neue Assoziation ein Tannenwald (Circaeo-Abietetum) lokaler luft- und bodenfeuchter Standorte in der collinen Stufe. Die Wiederbewaldung einst offener Vegetation während der vergangenen 300 Jahre wurde aufgrund archivalischer Unterlagen zu rekonstruieren versucht.

Im besonderen wurde das Tetragonolobo-Molinietum litoralis näher untersucht. Aufgrund von Vegetationsaufnahmen wurden vor allem Arten der Krautschicht mit gleicher ökologischer Amplitude zu Differentialartengruppen zusammengefasst. Mit Hilfe dieser Artengruppen konnte das Tetragonolobo-Molinietum in sechs Sukzessionsstadien gegliedert werden. Diese Stadien wurden untersucht und beschrieben.

Das Gebiet wurde im Massstab 1:1000 kartiert (Zustand 1970).

Mit Hilfe des Deckungswertes einzelner Arten und des unterschiedlichen floristischen Gehalts der Sukzessionsstadien konnte die Konkurrenzkraft verschiedener schützenswerter Kräuter bei zunehmendem Vegetationschluss und zunehmender Beschattung hinlänglich beurteilt werden.

Von den vier im Untersuchungsgebiet vorkommenden *Ophrys*-Arten wurde die Frosthärte der Blätter, Sprosse und Knollen bestimmt. Es wurde eine Methode verwendet, die es erlaubt, die Frosthärte zu bestimmen, ohne dass die Pflanzen abgeschnitten werden müssen. Auf diese Art war es möglich, das Regenerationsvermögen geschädigter Pflanzen verfolgen zu können. Die grösste Frosthärte der Blätter wurde bei allen vier Arten in der zweiten Hälfte Dezember festgestellt. Folgende Werte wurden ermittelt: *Ophrys insectifera* -25° , *O. sphecodes* -22° , *O. fuciflora* -21° , *O. apifera* -20°C .

Die Frosthärte wurde in Beziehung gesetzt zur nordöstlichen Arealgrenze der vier *Ophrys*-Arten.

Von *Ophrys sphecodes* wurde der Lichtgenuss in den Sukzessionsstadien 2 und 3 sowie an der lokalen Verbreitungsgrenze untersucht. Der minimale Lichtgenuss, bei welchem die Pflanzen sich noch generativ zu vermehren vermögen, wurde sowohl bei Sonnenschein als auch bei bedecktem Himmel gemessen. Aufgrund dieser unterschiedlichen Methodik ergaben sich zwei verschiedene Werte für den minimalen Lichtgenuss. Bei klarem Himmel beträgt er 1,5 bis 2% der absoluten Strahlung im Freien, bei bedecktem Himmel 10%.

Ophrys sphecodes besiedelt hauptsächlich die Sukzessionsstadien 2 und 3, teilweise auch die Übergangzone zum trockenen Stadium 4.

Die Keimbedingungen von *Ophrys sphecodes* und ihr Lebenszyklus wurden beschrieben.

Die Populationsdichte von *Ophrys sphecodes* und deren Abhängigkeit von verschiedenen Faktoren wurden statistisch erfasst.

Aufgrund der Erkenntnisse über den Sukzessionsverlauf im *Tetragonolob-Molinietum litoralis* wurde versucht, Pflegemaßnahmen zur Erhaltung schützenswerter Rasen herauszuarbeiten. Die artenreichste Krautschicht mit allen stenöken und daher besonders gefährdeten Kräutern findet sich in den Stadien 2, 3 und 4. Es ist deshalb anzustreben, vor allem diese Stadien zu erhalten, indem gezielt in die Sukzession der Mesobrometen eingegriffen wird.

10 Literaturverzeichnis

- AKERMANN, A. (1927): Studien über den Kältetod und die Kälteresistenz der Pflanzen. – Lund
- BACH, R. (1950): Die Standorte jurassischer Buchenwaldgesellschaften mit besonderer Berücksichtigung der Böden. – Ber. Schw. Bot. Ges. 60, 51–152
- BACH, R., KUOCH, R., IBERG, R. (1954): Wälder der Schweizer Alpen im Verbreitungsgebiet der Weisstanne. – Mitt. schweiz. Anst. forstl. Versuchsw. 30, 261–314
- BALSIGER, R. (1898) in: Die forstlichen Verhältnisse im Kanton Baselland. – Direktion des Innern. Liestal
- BARTHOLET, H. (1964): Geologie des Tafel- und Faltenjuras zwischen Eptingen und Oltingen. – Tätber. natf. Ges. Basell. 23, 43–130
- BERTSCH, K. (1953): Geschichte des deutschen Waldes. – 4. Aufl., Jena
- BERTSCH, K. (1966): Moosflora von Südwestdeutschland. – 3. Aufl., Ulmer, Stuttgart
- BINZ, A., BECHERER, A. (1970): Schul- und Exkursionsflora für die Schweiz. – 14. Aufl., Basel
- BORNKAMM, R. (1960): Die Trespen-Halbtrockenrasen im oberen Leinegebiet. – Mitt. flor.-soz. Arb.-Gem. N.F. 8, 181–208
- BRAUN-BLANQUET, J. (1951): Pflanzensoziologie. – 2. Aufl., Springer, Wien
- BRAUN-BLANQUET, J. (1955): Zur Systematik der Pflanzengesellschaften. – Mitt. flor.-soz. Arb.-Gem. N.F. 5
- BÜNNING, E. (1953): Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanzen. – Heidelberg
- BURGEFF, H. (1936): Samenkeimung der Orchideen und Entwicklung ihrer Keimpflanzen. – Jena
- BURGEFF, H. (1954): Samenkeimung und Kultur europäischer Erdorchideen. – Stuttgart
- DAFIS, S. A. (1962): Struktur und Zuwachsanalysen von natürlichen Föhrenwäldern. – Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz 41
- ELLENBERG, H. (1956): Grundlagen der Vegetationsgliederung, 1. Teil: Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. Band IV der Einführung in die Phytologie von H. Walter. Stuttgart
- ELLENBERG, H. (1963): Grundlagen der Vegetationsgliederung, 2. Teil: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Band IV/2 der Einführung in die Phytologie von H. Walter, Stuttgart
- ELLENBERG, HEINZ und KLÖTZLI, FRANK (1972): Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz. – Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchsw. 48, 4, 589–930
- ETTER, H. (1943): Pflanzensoziologische und bodenkundliche Studien an schweizerischen Laubwäldern. – Mitt. schweiz. Anst. forstl. Versuchsw. 23, 5–132
- ETTER, H. (1947a): Vegetationskarte des Sihlwaldes der Stadt Zürich. – Beih. 24 Zeitschr. Schweiz. Forstverein
- ETTER, H. (1947b): Über die Waldvegetation am Südostrand des schweizerischen Mittellandes. – Mitt. schweiz. Anst. forstl. Versuchsw. 25, 141–210
- FABJANOWSKI, J. (1950): Untersuchungen über die Zusammenhänge zwischen Exposition, Relief, Mikroklima und Vegetation in der Fallätsche bei Zürich. – Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz. 29
- FILZER, P. (1934): Experimentelle Beiträge zur Synökologie der Pflanzen. – Jb. wiss. Bot. 79
- FIRBAS, F. (1931): Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Hochmoorpflanzen. – Jb. wiss. Bot. 74, 457–696
- FIRBAS, F. (1935): Die Vegetationsentwicklung des mitteleuropäischen Spätglazials. – Bibliotheca Botanica 112. Stuttgart
- FIRBAS, F. (1949/1952): Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen. 2. Bd. – Jena
- FUKAREK, P. (1964): Die Tannen und die Tannenwälder der Balkanhalbinsel. – Schweiz. Zeitschr. Forstv. 9/10
- GÄUMANN, E. (1951): Pflanzliche Infektionslehre. – Basel

- GEIGER, R. (1961): Das Klima der bodennahen Luftschicht. – 4. Aufl. Braunschweig
- GIGON, A. (1967): Stickstoff- und Wasserversorgung von Trespen-Halbtrockenrasen (Mesobromion) im Jura bei Basel. – Ber. Geobot. Inst. Rübel. Zürich 38, 28–85
- GRÜMMER, G. (1955): Die gegenseitige Beeinflussung höherer Pflanzen, Allelopathie. – Jena
- HAUBER, L. (1960): Geologie des Tafel- und Faltenjuras zwischen Reigoldswil und Eptingen. – Separatdruck Beitr. geolog. Karte Schweiz. 112. Lief.
- HAUSER, A. (1964): Wald und Forst in der Gründungszeit der Eidgenossenschaft. – Schweiz. Zeitschr. Forstw. 11
- HEGG, O. (1965): Untersuchungen zur Pflanzensoziologie und Ökologie im Naturschutzgebiet Hohgant (Berner Voralpen). – Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz 46. Bern
- HEINIS, F. (1959) in: Die Entwicklung der basellandschaftlichen Waldwirtschaft 1899–1954. – Direktion des Innern, Liestal
- HOFFMANN, K. (1936): Experimentell-ökologische Untersuchungen an Pflanzen auf dem Frauenstein bei Mädling. – Beih. bot. Cbl. 55
- KESSLER, W. (1935): Über die inneren Ursachen der Kälteresistenz der Pflanzen. – Planta 24, 312–352
- KESSLER, W. und RUHLAND, W. (1938): Weitere Untersuchungen über die inneren Ursachen der Kälteresistenz. – Planta 28, 159–204
- KIRCHNER, LOEW und SCHRÖTER (1928): Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. – Bd. 1, 4. Abt. Stuttgart
- KLÖTZLI, F. (1969): Die Grundwasserbeziehungen der Streu- und Moorwiesen im nördlichen Schweizer Mittelland. – Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz 52
- KNAPP, R. (1948): Die Pflanzengesellschaften Mitteleuropas. – Stuttgart
- KNAPP, R. (1949): Angewandte Pflanzensoziologie. – Stuttgart
- KNAPP, R. (1954): Experimentelle Soziologie der höheren Pflanzen. – Stuttgart
- KNÖRZER, KH. (1960): Die Salbei-Wiesen am Niederrhein. – Mitt. flor.-soz. Arb.-Gem. N.F. 8. 169–180
- KOCH, W. (1926): Die Vegetationseinheiten der Linthebene. – Jb. naturw. Ges. St. Gallen, 61
- KOCH, W. (1946): Die pflanzengeographische und soziologische Stellung der Föhre (*Pinus sylvestris*) in der Schweiz. – Schweiz. Zeitschr. Forstw. 97
- KREBS, E. (1962): Die Waldungen der Albis- und Zimmerbergkette bei Zürich. – Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz. 40
- KUBIENA, W. L. (1953): Bestimmungsbuch und Systematik der Böden Europas. – Stuttgart
- KUHN, K. (1937): Die Pflanzengesellschaften der Schwäbischen Alb. – Oehringen
- KUOCH, R. (1954): Wälder der Schweizer Alpen im Verbreitungsgebiet der Weisstanne. – Mitt. schweiz. Anst. forstl. Versuchsw. 30, 133–260
- LAATSCH, W. (1957): Dynamik der mitteleuropäischen Mineralböden, 4. Aufl. – Dresden und Leipzig
- LARCHER, W. (1954): Die Kälteresistenz mediterraner Immergrüner und ihre Beeinflussbarkeit. – Planta 44, 607–635
- LEUENBERGER, R. (1950): Beitrag zur Kenntnis der Humuskarbonatböden und Rendzinen im Schweizer Jura. – Diss. ETH Zürich
- LOHMEYER, W. (1955): Das Cariceto-Fagetum im westlichen Deutschland. – Mitt. flor.-soz. Arb.-Gem. N.F. 5
- LOHMEYER, W., ELLENBERG, H. (1950): Die Vegetationskarte der Eilenriede bei Hannover. – Mitt. flor.-soz. Arb.-Gem. N.F. 2
- LÜDI, W. (1921): Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales und ihre Sukzession. – Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz 9
- LÜDI, W. (1930): Die Methoden der Sukzessionsforschung in der Pflanzensoziologie. – In Abderhalden, Handb. biolog. Arbeitsmeth. 3. Lief: 327, 11
- LÜDI, W. (1936): Experimentelle Untersuchungen an alpiner Vegetation. – Ber. Schw. Bot. Ges. 46. 632–681
- MIEGROET, M. VAN (1964): Die Position der Weisstanne in Belgien. Erfahrungen ausserhalb des natürlichen Verbreitungsgebietes. – Schweiz. Zeitschr. Forstw. Nr. 9/10

- MITTMEYER, G. (1931): Studien über die Abhängigkeit der Transpiration verschiedener Blatty-
pen vom Licht und Sättigungsdefizit der Luft. – Jahrb. wiss. Bot. 74
- MOOR, M. (1945): Das Fagetum im nordwestlichen Tafeljura. – Veröff. natf. Ges. Basel.
187–203
- MOOR, M. (1947): Die Waldpflanzengesellschaften des Schweizer Juras und ihre Höhenver-
breitung. – Schweiz. Zeitschr. Forstw. 98. 1–16
- MOOR, M. (1952): Die Fagion-Gesellschaften im Schweizer Jura. – Beitr. geobot. Landesaufn.
Schweiz. 31
- MOOR, M. (1958): Pflanzengesellschaften schweizerischer Flussauen. – Mitt. schweiz. Anst.
forstl. Versuchsw. 34, 221–360
- MOOR, M. (1960): Zur Systematik der Querco-Fagetea. – Mitt. florist.-soziol. Arb.-Gem. N.F.
8, 263–293
- MOOR, M. (1963): Pflanzengesellschaften als geologische Zeiger im Jura. – Regio Basiliensis
IV. Basel
- MOOR, M. und SCHWARZ, U. (1957): Die kartographische Darstellung der Vegetation des
Creux-du-Van-Gebietes (Jura des Kts. Neuenburg). – Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz.
H. 37. Bern
- MÜHLBERG, F. (1894): Geologische Exkursion im östlichen Jura und aargauischen Quartär. –
Lausanne
- MÜHLBERG, F. (1914): Geologische Karte des Hauensteingebietes Waldenburg-Olten. 1:25 000,
mit Profiltafel
- MÜHLBERG, F. (1915): Erläuterungen Nr. 16 zur geologischen Karte des Hauensteingebietes
(Waldenburg-Olten). Spezialkarte Nr. 73. Zürich
- MÜLLER, S. (1969): Böden unserer Heimat. – Kosmos, Stuttgart
- NELSON, E. (1962): Gestaltwandel und Artbildung erörtert am Beispiel der Orchidaceen Euro-
pas und der Mittelmeerländer, insbesondere der Gattung *Ophrys*. – Chernex-Montreux,
1962
- OBBERDORFER, E. (1950): Eine Pflanzensoziologische Kartierung im Freiburger Stadtwaldgebiet
als Grundlage waldbaulicher Arbeit. – Mitt. flor.-soz. Arb.-Gem. N.F. 2, 54–59
- OBBERDORFER, E. (1957): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. – Pflanzensoziol. (Jena) 10
- PISEK, A. (1950): Frosthärte und Zusammensetzung des Zellsaftes bei *Rhododendron ferrugi-
neum*, *Pinus cembra* und *Picea excelsa*. – Protoplasma 39, 129–146
- PISEK, A. (1953): Wie schützen sich die Alpenpflanzen gegen Frost? – Umschau 21
- PISEK, A. (1958): Versuche zur Frostresistenzprüfung von Rinde, Winterknospen und Blüten
einiger Arten von Obsthölzern. – Gartenbauwiss. 23, 54–74
- PISEK, A. und LARCHER, W. (1954): Zusammenhang zwischen Austrocknungsresistenz und
Frosthärte bei Immergrünen. – Protoplasma 44, 30–46
- PISEK, A. und SCHIESSL, R. (1947): Die Temperaturbeeinflussbarkeit der Frosthärte von Nadel-
hölzern und Zwergsträuchern an der alpinen Waldgrenze. – Ber. Naturw.-med. Vereine,
Innsbruck 47, 33–52
- REHDER, H. (1962): Der Girstel – ein natürlicher Pfeifengras-Föhrenwaldkomplex am Albis
bei Zürich. – Ber. geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, H. 33. Zürich
- ROCHOW, M. v. (1951): Die Pflanzengesellschaften des Kaiserstuhles. – Pflanzensoziol. (Jena) 8
- SCAMONI, A. (1954): Waldgesellschaften und Waldstandorte. – Berlin
- SCHERRER, M. (1923): Soziologische Studien am *Molinietum* des Limmatt-Tales. – Ber. d. Zür-
cherischen Bot. Ges. 15, 1921/23
- SCHLECHTER, R. (1915): Die Orchideen. – Berlin
- SCHMID, R. (1972): Der Föhrenwald Burersteig. – Sep. Brugger Neujahrsblätter
- SCHMITHÜSEN, J. (1950): Das Klimaxproblem vom Standpunkt der Landschaftsforschung aus
betrachtet. – Mitt. florist.-soziol. Arb.-Gem. N.F. 2
- SCHULZE, M. (1894): Die Orchidaceen Deutschlands, Deutsch-Österreichs und der Schweiz. –
Köhler-Gera
- SCHWARZ, U. (1955): Die natürlichen Fichtenwälder des Juras. – Beitr. geobot. Landesaufn.
Schweiz 35

- Statistisches Jahrbuch des Kantons Basel-Landschaft, 1975. – Stat. Amt Kt. Basel-Landschaft
- Statistisches Jahrbuch des Kantons Basel-Stadt, 1965. – Stat. Amt des Kantons Basel-Stadt
- STOCKER, O. (1923): Klimamessungen auf kleinstem Raum an Wiesen-Wald- und Heidepflanzen. – Ber. d. Deutschen Bot. Ges. 41
- SUTER, P. (1926): Beiträge zur Landschaftskunde des Ergolzgebietes. – Diss. Univ. Basel
- TILL, O. (1956): Über die Frosthärte von Pflanzen sommergrüner Laubwälder. – Flora 143. 499–542
- TROLL, W. (1942): Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. 1. Bd. Vegetationsorgane, dritter Teil, Berlin
- TROLL, W. (1954): Allgemeine Botanik. – Stuttgart
- TÜXEN, R. (1950): Wanderwege der Flora in Stromtälern. – Mitt. florist.-soziol. Arb.-Gem. N.F. 2, 52–53
- TÜXEN, R. (1956): Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. – Bremen (Gartenbauamt)
- ULLRICH, H. und MÄDE, A. (1941): Studien über die Ursache der Frostresistenz. – Planta 31
- ULLRICH, H. und MÄDE, A. (1941): Untersuchungen über den Temperaturverlauf beim Gefrieren von Blättern und Vergleichsobjekten. – Planta 31
- ULMER, W. (1937): Über den Jahresgang der Frosthärte einiger immergrüner Arten der alpinen Stufe sowie der Zirbe und Fichte. – Jahrb. wiss. Bot. 84, 553–592
- WALTER, H. (1954): Grundlagen der Pflanzenverbreitung, II. Teil: Arealkunde. Bd. III der Einführung in die Phytologie von H. Walter. – Ulmer, Stuttgart
- WALTER, H. (1960): Standortslehre Analytisch-ökologische Geobotanik. 2. Aufl. Bd. III/1 der Einführung in die Phytologie von H. Walter. – Ulmer, Stuttgart
- WALTER, H./STRAKA, H. (1970): Arealkunde, Floristisch-historische Geobotanik. 2. Aufl. Bd. III/2 der Einführung in die Phytologie von H. Walter. – Ulmer, Stuttgart
- WEGMÜLLER, S. (1966): Über die Spät- und Postglaziale Vegetationsgeschichte des südwestlichen Juras. Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz 48
- WIESNER, V. (1907): Der Lichtgenuss der Pflanzen. – Leipzig
- ZELLER, O. (1951): Über Assimilation und Atmung der Pflanzen im Winter bei tiefen Temperaturen. – Planta 39
- ZIMMERMANN, W. (1912): Die Formen der Orchidaceen Deutschlands, Deutsch-Österreichs und der Schweiz. – Berlin
- ZOLLER, H. (1954a): Die Arten der Bromus-erectus-Wiesen des Schweizer Juras. – Beitr. Veröff. geobot. Inst. Rübel, 28
- ZOLLER, H. (1954b): Die Typen der Bromus-erectus-Wiesen des Schweizer Juras. – Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz. 33
- ZOLLER, H. (1958): Die Vegetation und Flora des Schaffhauser Randens. – Mitt. natf. Ges. Schaffhausen. 26. 1–36
- ZOLLER, H. (1962): Pollenanalytische Untersuchungen zur Vegetationsentwicklung tiefergelegener Weisstannenwälder im schweizerischen Mittelland. – Veröff. geobot. Inst. Rübel 37. Zürich
- ZOLLER, H. (1964): Zur postglazialen Ausbreitungsgeschichte der Weisstanne. – Schweiz. Zeitschr. Forstw.

11 Verzeichnis der Tabellen

	Seite
Tab. 1: Carici-Fagetum	26
Tab. 2: Aufnahmebeispiele aus dem sekundären Initialstadium im Tetragonolobo-Molinietum litoralis, trockene <i>Asperula cynanchica</i> -Subassoziation.	64
Tab. 3: Bodentemperaturen im Stadium 1 vom 27. Juli 1971 um 14 h. Exposition SW, Neigung zwischen 30° und 40°. Lufttemperatur um 13.30 h 32,5°C, 1,70 m über Boden gemessen. In jeder Tiefe wurden 10–15 Werte gemessen, gleichmässig verteilt auf die gesamte untersuchte Fläche. Es sind der untere und obere Extremwert sowie drei mittlere Werte aufgeführt. Gemessen wurde mit Quecksilber-Tauchrohrthermometern und mit Bimetall-Bodenthermometern. Der einfacheren Vergleichsmöglichkeit wegen sind anschliessend auch die Temperaturmessungen in den Stadien 2–4 angeführt. Alle Messungen stammen vom gleichen Südwesthang wie diejenigen in Tab. 3. Wesentlich ist jedoch die Neigung in diesen drei Stadien. Die Messungen wurden an sonnigen Standorten durchgeführt. Baumschatten wurde gemieden.	69
Tab. 4: Bodentemperaturen in den Sukzessionsstadien 2 bis 4. Messungen vom 27. Juli 1971 zwischen 13.30 h und 14.30 h. Temperaturangaben in °C. Lufttemperatur siehe Tab. 3. Es sind der untere und obere Extremwert sowie zwei mittlere Werte aufgeführt.	69
Tab. 5: Bodentemperaturen in den Stadien 1 bis 4 vom 14. Dezember 1968, Messungen zwischen 14 und 15 h. Lufttemperatur –2,5°C, 1,70 m über Boden. Boden ohne Schneebedeckung, Himmel bedeckt. Die Temperaturmessungen wurden an den gleichen Standorten und mit gleicher Methodik durchgeführt wie in Tab. 3 angegeben.	70
Tab. 6: Bodentemperaturen in den Stadien 1 bis 5 vom 31. Dezember 1968 um 16 h. Boden mit 5–10 cm Schnee bedeckt. Boden im Stadium 1 oberflächlich gefroren, in den übrigen Stadien nicht gefroren. Lufttemperatur –5°C, 1,70 m über Boden. Die folgenden Temperaturangaben sind Mittelwerte aus je vier Messungen.	71
Tab. 7: Aufnahmebeispiele aus dem Stadium 2 des Tetragonolobo-Molinietum litoralis. Es sind je zwei Aufnahmen aus den Gebieten Chilpen und Hessenberg aufgeführt.	74
Tab. 8: Aufnahmebeispiele der wichtigsten Arten aus dem Stadium 3 des Tetragonolobo-Molinietum litoralis.	79
Tab. 9: Vegetationsaufnahmen aus den Sukzessionsstadien 4 und 5. Die Tabelle 9 zeigt eine Zusammenstellung lokaler Differentialarten der trockenen <i>Asperula cynanchica</i> - und der feuchten <i>Tofieldia calyculata</i> -Subassoziation des Tetragonolobo-Molinietum litoralis. Die vier Arten der Tabellenmitte verhalten sich im Untersuchungsgebiet indifferent, obwohl sie normalerweise Bewohner feuchter Standorte sind.	94
Tab.10: Vegetationsaufnahmen aus dem feuchten Sukzessionsstadium 5, übergehend in das Stadium 6.	95
Tab. 11: Zusammenstellung einiger Daten der Sukzessionsstadien.	99
Tab. 12: Übersicht über die Fh-Bestimmungen bei den Hauptversuchen. Für jede Bestimmung wurden je vier Gefässe verwendet.	109
Tab. 13: Fh-Bestimmung Nr. 1 vom 18. Oktober 1967 an <i>Ophrys sphecodes</i> . Bei allen vier Versuchspflanzen bestand die Blattrosette aus je fünf Blättern.	118
Tab. 14: Fh-Bestimmungen an <i>Ophrys sphecodes</i> bei natürlichem Frost und im Experiment.	126

	Seite
Tab. 15: Blattschädigungen bei <i>Ophrys sphecodes</i> bei -14° , -17° , -20°C , Fh-Bestimmung Nr. 3.	129
Tab. 16: Fh von <i>Ophrys sphecodes</i> . Bei der Fh-Bestimmung Nr. 18 wurden, als Kontrolle, zwei Pflanzen auf die gleiche Minimaltemperatur von -17°C abgekühlt (je eine Pflanze pro Gefäss). Beide Blattrosetten wiesen 10 Tage nach der Fh-Bestimmung die gleiche prozentuelle Schädigung auf. Fh-Bestimmung Nr. 19: Pro Gefäss wurde je eine Pflanze mit Spross verwendet: 1) Fh der grundständigen Blätter, 2) Fh des Stengels. \pm (Gefäss 2): der Stengel erlitt oberhalb eines Nodiums eine leichte Schädigung und wurde dadurch geknickt. Im Laufe des Frühjahrs richtete er sich im Bereich der Infloreszenz wieder auf und blühte normal. $+$ (Gefässe 3 und 4): das meristematische Gewebe oberhalb der Nodien wurde geschädigt, der Rest des Stengels blieb ungeschädigt. Beide Sprosse starben ab.	133
Tab. 17: Fh von Knollen und Wurzeln von <i>Ophrys sphecodes</i> . Fh-Bestimmung vom 8. Februar 1968.	135
Tab. 18: Fh von <i>Ophrys insectifera</i> . Erläuterungen zur Fh-Bestimmung Nr. 20: In jedem Gefäss befanden sich je zwei Pflanzen von <i>Ophrys insectifera</i> . Diese waren nach folgenden Kriterien ausgewählt worden: Bei der einen war das Längenwachstum des Sprosses so weit fortgeschritten, dass die stengelständigen Blätter den Stengel nicht mehr bedeckten, bei der zweiten war er von ihnen zum grössten Teil umhüllt. 1) grundständige Blätter des unbedeckten Stengels 2) grundständige Blätter des bedeckten Stengels 3) unbedeckter Stengel 4) mit Blättern umhüllter Stengel, daher keine Angabe der Fh möglich + Spross total geschädigt	137
Tab. 19: Fh von <i>Ophrys apifera</i> .	137
Tab. 20: Fh von <i>Ophrys fuciflora</i> .	140
Tab. 21: Lichtmessungen an Blattrosetten von <i>Ophrys sphecodes</i> und <i>O. insectifera</i> . Messreihe Nr. 3a: <i>Ophrys insectifera</i> , alle andern <i>O. sphecodes</i> .	147
Tab. 22: Lichtgenuss von <i>Ophrys sphecodes</i> -Blattrosetten am Südwest- und Osthang in den Sukzessionsstadien 2 und 3. Lichtgenuss in % des vollen Tageslichtes im Freien. 262 Messungen vom 28. Oktober 1968. Himmel wolkenlos. Messungen am Osthang zwischen 10 und 11 h, am Südwesthang zwischen 13.30 und 15 h. V = an lokaler Verbreitungsgrenze.	149
Tab. 23: Lichtgenuss von <i>Ophrys sphecodes</i> in den Stadien 2 und 3.	150
Tab. 24: Populationsdichte von <i>Ophrys sphecodes</i> in Abhängigkeit von der Deckung durch die Vegetation. Deckungswert in %.	152
Tab. 25: Anzahl blühender <i>Ophrys sphecodes</i> in den Stadien 2 und 3.	167
Tab. 26: Vegetative Entwicklung von <i>Molinia coerulea</i> ssp. <i>litoralis</i> in den Sukzessionsstadien 1 bis 4.	174
Tab. 27: Populationsdichte von <i>Ophrys sphecodes</i> in der Dauerfläche Nr. 2, Grösse 50 m ² .	180
Tab. 28: Populationsdichte von <i>Ophrys sphecodes</i> in der Dauerfläche Nr. 3, Grösse 56 m ² .	182
Tab. 29: Vegetationstabelle der Sukzessionsstadien des Tetragonolobo-Molinietum <i>litoralis</i> .	Beilage
Tab. 30: Circaeo-Abietetum.	Beilage

12 Verzeichnis der Abbildungen

	Seite
Abb. 1: Chilpen bei Diegten. Gemeinde-Übersichtsplan: 1:10 000. Bewilligung der Eidg. Vermessungsdirektion vom 27.3.1979. KLN-Inventar, Ausgabe 1979.	16
Abb. 2: Entwurf aus dem Feldbuch von G. F. Meyer, 1681. Chilpen befindet sich oberhalb der Bezeichnung «Kornzelg auf langen lang». Der Hang unterhalb des Horizontes ist Standort des Carici-Fagetum.	20
Abb. 3: Entwurf aus dem Feldbuch von G. F. Meyer, 1681. Nördlich (oberhalb) des Chilpen sind teilweise die bewaldeten Hänge gegen Rintel (hier «Rheintl») eingezeichnet.	21
Abb. 4: Ausschnitt aus der Karte des Farnsburger Amtes. Die «Zelg Auff langen lang» sowie das Gebiet östlich (links) und nördlich (unten) davon bezeichnen ungefähr das Gebiet des heutigen Chilpen. Norden ist auf der Karte unten.	22
Abb. 5: Feldzeichnung von Emanuel Büchel vom 12. August 1749. Chilpen liegt oberhalb und rechts oberhalb der Kirche St. Peter.	23
Abb. 6: Sekundäres Initialstadium am Südwesthang. Nach links und nach unten ist das Gelände weniger steil, die Krautschicht geht über in das Stadium 2.	71
Abb. 7: Die «Grösse» der blühenden <i>Peucedanum cervaria</i> illustriert deutlich die extremen Lebensbedingungen, denen die Pflanzen im Stadium 1 teilweise unterliegen. Die Pflanze erreicht bei optimalen Bedingungen eine Höhe bis zu 150 cm.	72
Abb. 8: Stadium 2 am Südwesthang im Sommer.	76
Abb. 9: Stadien 2 (rechts) und 3 (links) mit markierten <i>Ophrys sphecodes</i> . Die Aufnahme zeigt einen Ausschnitt aus der Dauerfläche 2 (vgl. Kap. 7.6.4).	77
Abb. 10: Stadium 3 im Herbst. Trockene Subassoziaton mit wenig niedrigen Sprossen von <i>Molinia coerulea</i> ssp. <i>litoralis</i> .	80
Abb. 11: Stadium 3 mit blühenden <i>Rhinanthus angustifolius</i> .	81
Abb. 12: Die Aufnahme aus dem Jahre 1972 zeigt den Verlauf der Sukzession in einem lokal eng begrenzten Gebiet. Der Durchmesser des Trichters (ehemalige Maschinengewehrstellung) beträgt ungefähr zwei Meter, ausgegraben wurde er zwischen 1940 und 1950 am Südwesthang. Die steile, nach Südwest geneigte Trichterwand links befindet sich nach rund 25 Jahren immer noch im sekundären Initialstadium. Das Stadium 2 in der Mitte des Trichters geht rechts an der nach Norden geneigten Trichterwand in das Stadium 3 über. Dem unteren Bildrand entlang verläuft ein Fussweg.	82
Abb. 13: Die Aufnahme zeigt einen Ausschnitt aus dem Südwesthang. Trockene Sukzessionsstadien 3 und 4 mit mosaikartiger Verteilung bilden hier die Krautschicht.	83
Abb. 14: Stadium 4 bei Vegetationsbeginn im Frühjahr. Der Boden ist dicht bedeckt mit einer Streueschicht. Diese besteht vor allem aus den Sprossen von <i>Molinia coerulea</i> ssp. <i>litoralis</i> . Weiter sind wesentlich daran beteiligt: <i>Brachypodium pinnatum</i> , <i>Carex flacca</i> und <i>C. montana</i> .	84
Abb. 15: Sommeraspekt im Stadium 4. Die Krautschicht besteht an dieser lokal feuchten Stelle zum grössten Teil aus <i>Molinia coerulea</i> ssp. <i>litoralis</i> . Zum Zeitpunkt der Aufnahme (Mitte Juli) dominieren noch die Blätter von <i>Molinia</i> , Stengel sind kaum sichtbar.	85
Abb. 16: Stadium 4 im Herbst. Das Bild wird beherrscht durch die gelbbraunen Stengel von <i>Molinia</i> . Im Hintergrund ist das Stadium 5 sichtbar.	86
Abb. 17: Im Hintergrund Stadium 5, relativ scharf abgegrenzt gegenüber dem Stadium 4 (vgl. Abb. 18).	89

	Seite
Abb. 18: Stadium 5. Eingestreut sind Areale, die in ihrer Ökologie und in der Krautschicht dem Stadium 4 entsprechen.	90
Abb. 19: Die Aufnahme zeigt zwei Blattrosetten von <i>Ophrys sphecodes</i> im Zentrum einer zweiteiligen, schräg geschnittenen Styroporplatte. Die zwei Zentimeter dicke Platte isoliert den Gefrierraum des Gefäßes gegenüber dem Boden.	103
Abb. 20: Das Versuchsgefäß auf der Styropor-Bodenplatte. Links oben und rechts unten befinden sich die beiden Öffnungen zur Aufnahme des Trockeneises.	104
Abb. 21: Gefäß mit dem inneren Deckel. Die beiden kreisrunden Öffnungen dienen zur Regulierung der Innentemperatur während des Versuches. Nach Versuchsende wird durch mehr oder weniger starkes Öffnen eine langsame Angleichung der Innentemperatur an die Lufttemperatur erreicht.	105
Abb. 22: Gefäß mit äusserem Deckel und Tauchrohr-Thermometer. Die viereckigen Öffnungen werden nach dem Einfüllen des Trockeneises jeweils wieder verschlossen.	106
Abb. 23: Temperaturverlauf einer «typischen» Strahlungsnacht, 8./9. März 1966, Chilpen, Südwesthang. Thermograph in 1,70 m Höhe in Norm-Wetterhütte.	114
Abb. 24: Theoretischer Verlauf der vier Temperaturkurven der Fh-Bestimmung vom 18. Oktober 1967. Für die einzelnen Gefässe waren folgende Minimaltemperaturen vorgesehen: 0°, -3°, -6° und -9°C. Die Lufttemperatur zu Beginn des Versuches betrug in 1,70 m Höhe über Boden 8°C.	116
Abb. 25: Fh-Bestimmung Nr. 1 vom 18. Oktober 1967, Minimaltemperatur -6°C. Schädigung bei Versuchsende.	119
Abb. 26: Gleiche Pflanze wie in Abb. 25. Irreversible Schädigung 20 Tage nach Fh-Bestimmung.	119
Abb. 27: Fh-Bestimmung Nr. 1 vom 18. Oktober 1967, Minimaltemperatur -9°C. Schädigung bei Versuchsende.	119
Abb. 28: Gleiche Pflanze wie in Abb. 27. Irreversible Schädigung 20 Tage nach Fh-Bestimmung.	119
Abb. 29: Fh-Bestimmung Nr. 3 vom 14. November 1967, Minimaltemperatur -14°C. Schädigung einen Tag nach Versuchsende: rund 30% der gesamten Blattfläche.	129
Abb. 30: Gleiche Pflanze wie in Abb. 29. Irreversible Schädigung drei Wochen nach Versuchsende: rund 3% der gesamten Blattfläche.	129
Abb. 31: Fh-Bestimmung Nr. 3 vom 14. November 1967, Minimaltemperatur -17°C. Einen Tag nach Versuchsende zeigt sich eine Schädigung von rund 50% der gesamten Blattfläche.	130
Abb. 32: Gleiche Pflanze wie in Abb. 31. Ungefähr 20% der Blattfläche bleiben, 3 Wochen nach Versuchsende, irreversibel geschädigt.	130
Abb. 33: Fh-Bestimmung Nr. 3 vom 14. November 1967, Minimaltemperatur -20°C. Einen Tag nach Versuchsende zeigt sich eine Schädigung von ungefähr 95% der Blattfläche.	130
Abb. 34: Gleiche Pflanze wie in Abb. 33. Irreversible Schädigung, drei Wochen nach Versuchsende: 60% der gesamten Blattfläche.	130
Abb. 35: Irreversible Schädigung durch Frost an einer Blattrosette von <i>Ophrys sphecodes</i> . Die beiden innersten, jüngsten Blätter weisen keine Schäden auf.	138
Abb. 36: Frostwirkung bei <i>Ophrys sphecodes</i> . Zwischen den Gefässbündeln wird die Epidermis bei Temperaturen unterhalb von -1° bis -2°C blasig abgehoben.	139

	Seite
Abb. 37: Sprosse von <i>Ophrys sphecodes</i> nach der Frosteinwirkung vom 25. April 1967. Die nächtliche Tiefsttemperatur betrug -3°C .	140
Abb. 38: Acht Tage nach der Frostnacht hatten sich die Sprosse unterhalb der Blütenregion wieder aufgerichtet.	141
Abb. 39: Während einer Strahlungsnacht wurde die ganze Pflanze (<i>Ophrys sphecodes</i>) aus dem Boden herausgehoben, weil die alte Knolle noch zu wenig tief verankert war. Die neue Knolle befindet sich rechts unterhalb der vorjährigen. Das Blatt rechts wurde durch Frost geschädigt.	142
Abb. 40: Keimpflanze von <i>Ophrys sphecodes</i> , Aufnahme vom 23. April 1970.	157
Abb. 41: Keimpflanze von <i>Ophrys sphecodes</i> , Aufnahme vom 19. Mai 1970. Alle Abbildungen von 40 bis 45 zeigen die gleiche Pflanze.	158
Abb. 42: Keimpflanze von <i>Ophrys sphecodes</i> , Aufnahme vom 27. Juni 1970.	159
Abb. 43: Keimpflanze von <i>Ophrys sphecodes</i> . Detail der Basis der Pflanze von Abb. 42.	159
Abb. 44: Keimpflanze von <i>Ophrys sphecodes</i> . Detailaufnahme der unterirdischen Organe vom 1. August 1970.	160
Abb. 45: Erste Knolle einer Keimpflanze von <i>Ophrys sphecodes</i> . Aufnahme vom 13. Januar 1971.	160
Abb. 46: Keimpflanze von <i>Orchis spec.</i> , Aufnahme vom 6. September 1970.	161
Abb. 47: Keimpflanze von <i>Orchis spec.</i> , Detail der Basis der Pflanze von Abb. 46.	161
Abb. 48: Erste Knolle einer Keimpflanze von <i>Orchis spec.</i> Aufnahme vom 13. Januar 1971.	162
Abb. 49: Drei Generationen von Knollen von <i>Ophrys sphecodes</i> .	162
Abb. 50: Knollen von <i>Ophrys sphecodes</i> .	163
Abb. 51: Knollen einer Keimpflanze und adulter Pflanzen im Grössenvergleich.	164
Abb. 52: Junge <i>Ophrys insectifera</i> auf einem Polster von <i>Ctenidium molluscum</i> .	165
Abb. 53: Ausschnitt aus der Dauerfläche 2. Die Aufnahme zeigt die markierten Standorte von <i>Ophrys sphecodes</i> . In der Bildmitte oben befindet sich das Stadium 2, in der unteren Bildhälfte das Stadium 3, übergehend in das Stadium 4. Links und rechts Stadium 4 mit Gebüsch von <i>Juniperus communis</i> .	181
Abb. 54: Tägliche Temperaturextreme der Luft vom 7. Oktober 1967 bis 1. Mai 1968 im Untersuchungsgebiet Chilpen. – Fh-Kurve von <i>Ophrys sphecodes</i> o Zeitpunkt der Fh-Bestimmung.	183
Abb. 55: Populationsdichte von <i>Ophrys sphecodes</i> und Sukzessionsstadien in der Dauerfläche 2.	184
Vegetationskarte der Waldgesellschaften und der Sukzessionsstadien des Tetragonolobo-Molinietum litoralis in Chilpen bei Diegten, aufgenommen 1966–1970	Beilage