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

Kapitel: 7: Zur Ökologie der Ophrys-Arten

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

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 gleichmässigere 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 Kältekammer eindringen konnte, musste der Deckel des Gefässes so konstruiert

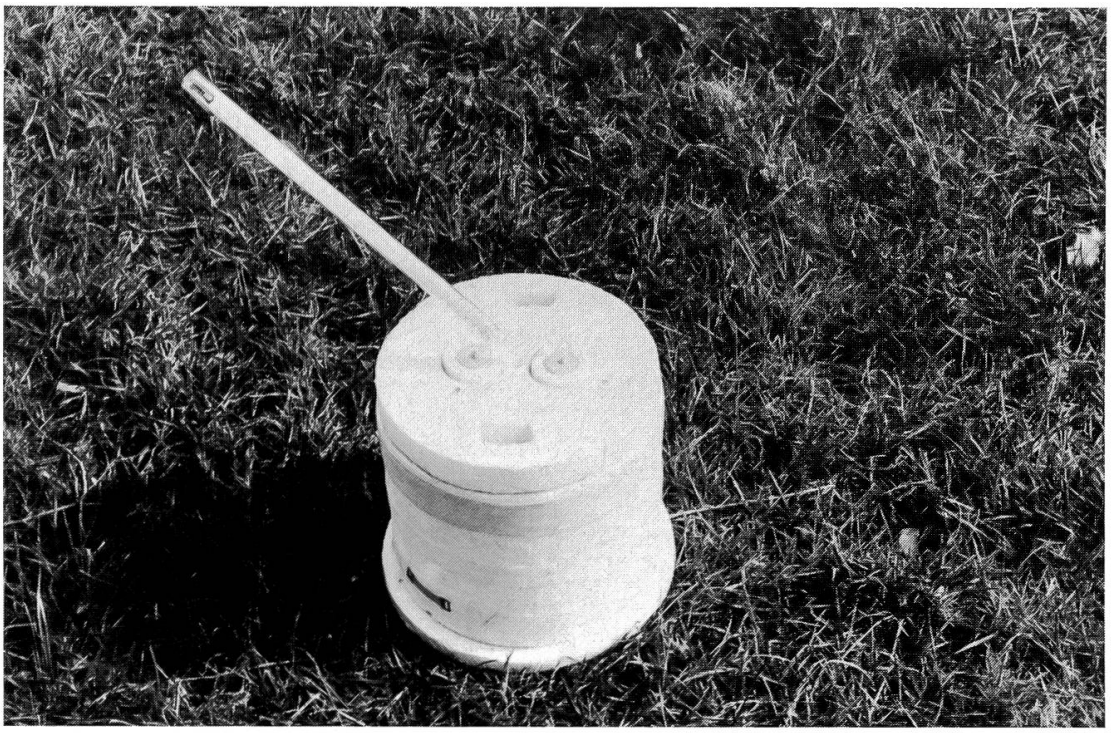


Abb. 22: Gefäss mit äusserem Deckel und Tauchrohr-Thermometer. Die viereckigen Öffnungen werden nach dem Einfüllen des Trockeneises jeweils wieder verschlossen.

werden, dass er die Kältekammer von oben vollständig abschloss. Unkontrollierbare Einwirkungen auf die Vesuchspflanzen 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 Wärmeentzug 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°C auf mit einer ½°-Skalaeinteilung. Diese Thermometer wurden durch eine dichtschliessende 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 auszuüben vermögen.

Organe	Art	Anzahl Fh-Bestimmungen	Anzahl Pflanzen pro Gefäss	Gesamtzahl der Versuchspflanzen
Blätter	*Ophrys sphecodes*	10	1	40
	Ophrys insectifera	4	1	16
	Ophrys fuciflora	3	1	12
	Ophrys apifera	3	1	12
Sprosse	*Ophrys sphecodes*	1	2	8
	Ophrys insectifera	1	2	8
Wurzeln und Knollen	*Ophrys sphecodes*	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 Biozönosen 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 CO_2 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.

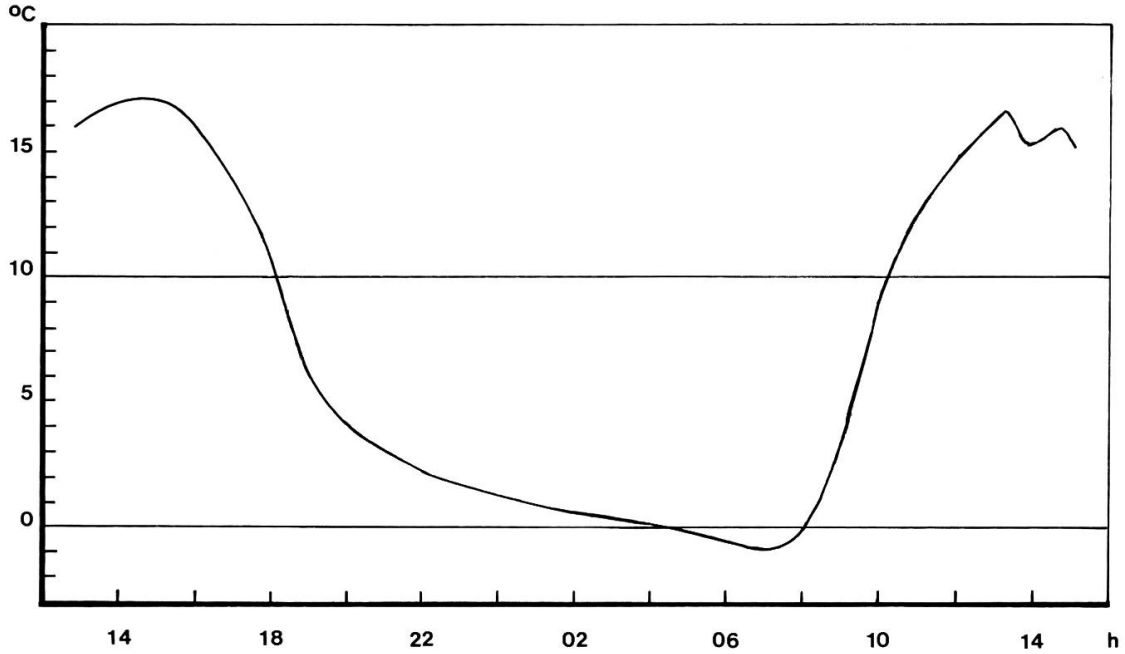


Abb. 23: Temperaturverlauf einer «typischen» Strahlungsnacht, 8./9. März 1966, Chilpen, Südwesthang. Thermograph in 1,70 m Höhe in Norm-Wetterhütte.

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 ½ 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 CO_2 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.

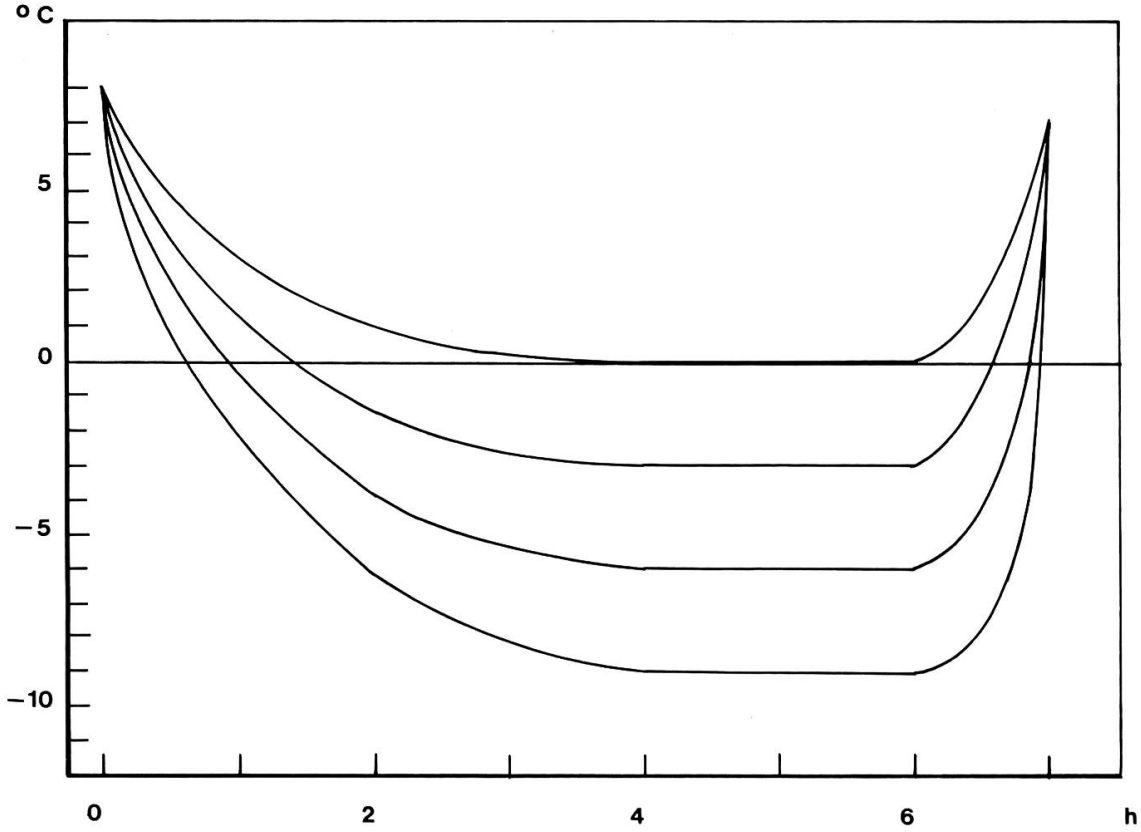


Abb. 24: Theoretischer Verlauf der vier Temperaturkurven der Fh-Bestimmung vom 18. Oktober 1967. Für die einzelnen Gefässe waren folgende Minimaltemperaturen vorgesehen: 0°, -3°, -6° und -9°C. Die Lufttemperatur zu Beginn des Versuches betrug in 1,70 m Höhe über Boden 8°C.

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 CO_2-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 bläulichgrün 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 Nr. der Blätter (von aussen nach innen)					Irreversible Schädigung in % der einzelnen Blätter Nr. der Blätter (von aussen nach innen)					Reversible und irreversible Schädigung in % der gesamten Blattfläche 1 Tag nach Versuchsende	Irreversible Schädigung in % der gesamten Blattfläche. 3 Wochen nach der Fh-Bestimmung
		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-

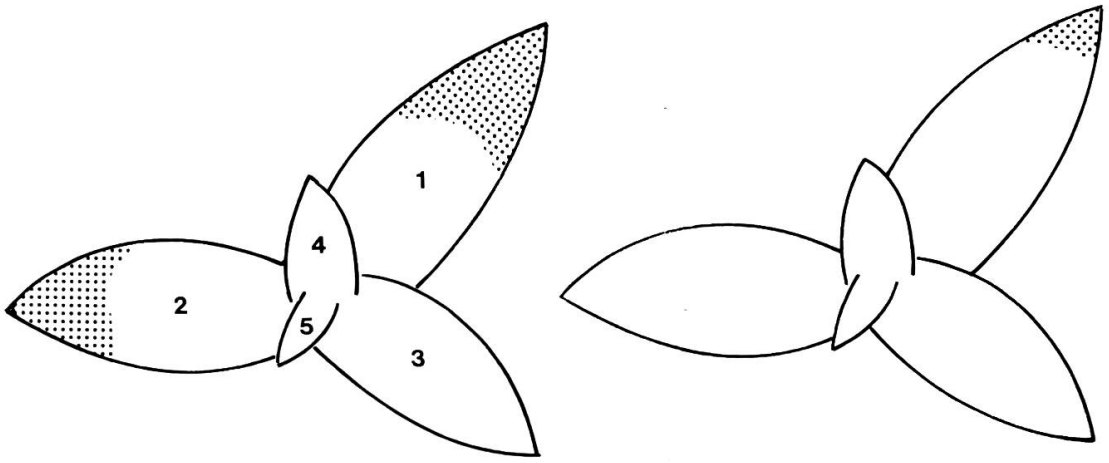


Abb. 25: Fh-Bestimmung Nr. 1 vom 18. Oktober 1967, Minimaltemperatur -6°C. Schädigung bei Versuchsende.

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

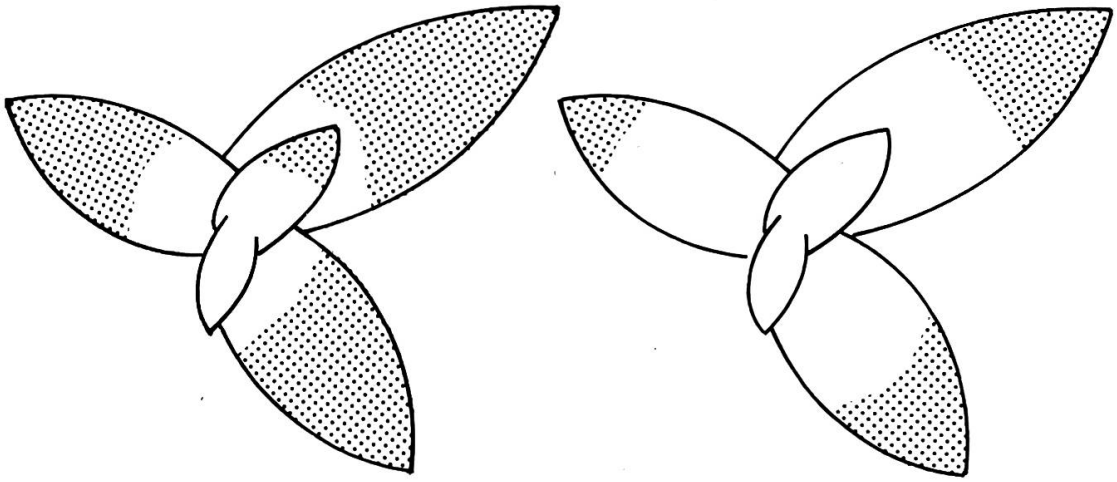


Abb. 27: Fh-Bestimmung Nr. 1 vom 18. Oktober 1967, Minimaltemperatur -9°C. Schädigung bei Versuchsende.

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 aperem 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 m^2-Bereich liegend, können lokal unterschiedliche Temperaturen die Fh eng benachbarter Pflanzen beeinflussen. Aufwachsender 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 Versuchsresultate 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°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°C. Im Kühlschrank herrschte eine gleichmässige Temperatur um +4°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°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°, 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° 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 zunächstliegenden Mess-Stationen 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 Messstationen Binningen und Langenbruck)					Durchschnitt der täglichen Minimal- und Maximaltemperaturen im Untersuchungsgebiet während den zehn Tagen, die dem Versuch vorangingen		
		Okt.	Nov.	Dez.	Jan.		Minimaltemperatur	Maximaltemperatur
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 Minimaltemp., die auf die Pflanzen einwirkten	Tiefsttemperatur, die auf die Pflanzen einwirkte	Versuchsanordnung: 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 langzeitig 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 Querfurchung. 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-

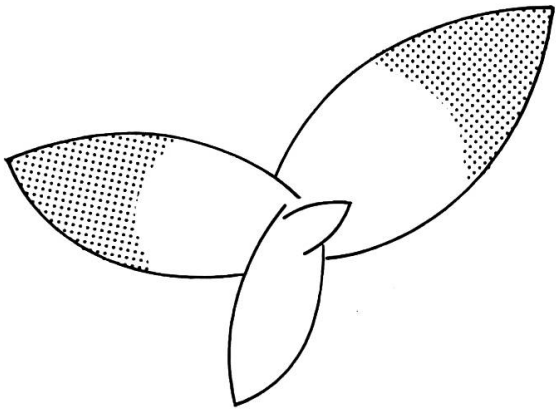
Minimaltemperatur in den Kältekammern (= Gefässe)	Reversible und irreversible Schädigung in % der gesamten Blattfläche (Gesamtschädigung), einen Tag nach dem Versuch	Irreversible Schädigung in % der gesamten Blattfläche, 3 Wochen nach Versuchsende	Anteil der irreversiblen Schädigung an der anfänglich festgestellten Gesamtschädigung
- 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-



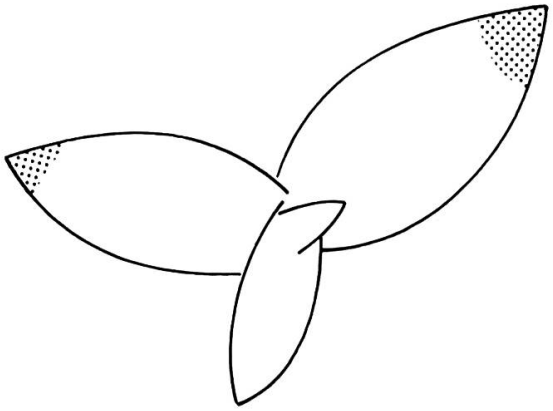
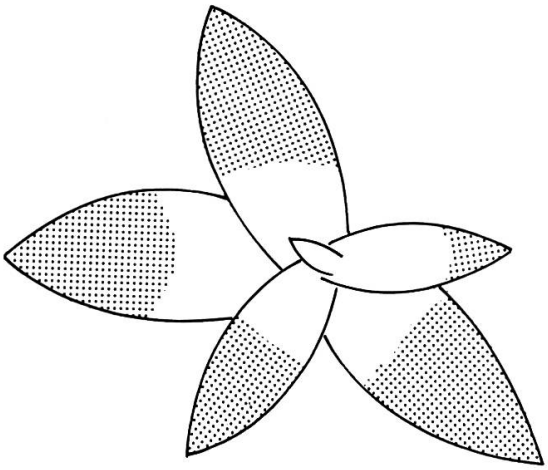


Abb. 29: Fh-Bestimmung Nr. 3 vom 14. November 1967, Minimaltemperatur -14°C. Schädigung einen Tag nach Versuchsende: rund 30% der gesamten Blattfläche.

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



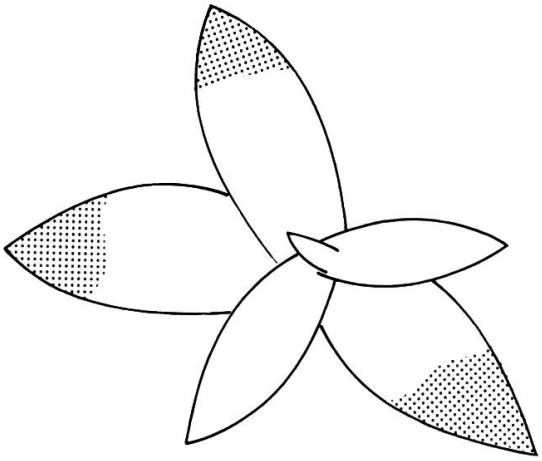


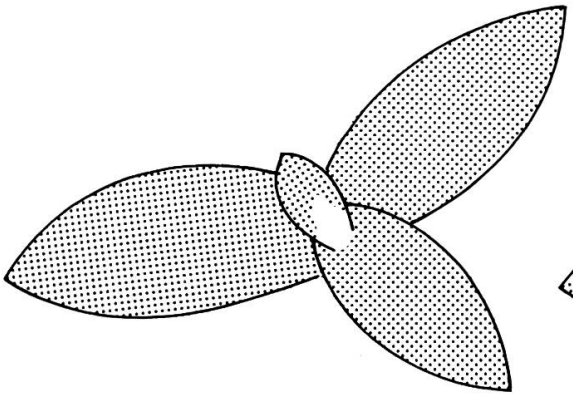
Abb. 31: Fh-Bestimmung Nr. 3 vom 14. November 1967, Minimaltemperatur -17°C. Einen Tag nach Versuchsende zeigt sich eine Schädigung von rund 50% der gesamten Blattfläche.

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-



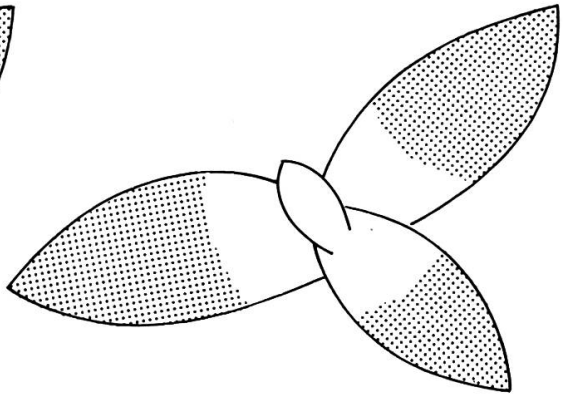


Abb. 33: Fh-Bestimmung Nr. 3 vom 14. November 1967, Minimaltemperatur -20°C. Einen Tag nach Versuchsende zeigt sich eine Schädigung von ungefähr 95% der Blattfläche.

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 Frostschaden 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°, die täglichen Maxima schwankten zwischen +18° und +27°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° 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 Nr. des Gefässes:				Irreversible Schädigung in % der gesamten Blattfläche Nr. des Gefässes:				Frosthärte in °C
		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 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. ± (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.

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 Sechsblattstadium nach dreimaligem Blühen wieder in das Zweiblattstadium zurückfielen.

Die erste Gruppe von vier Pflanzen befand sich im Vier- bis Sechsblattstadium. 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 betrugen -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 °C	Schädigungsgrad der einzelnen Organe				
		Blattstiel und Stengel	Blattspreite	vorjährige Knolle 1967	Knolle 1968	srossbürtige Wurzeln
gross		0	0	0	0	0
mittel	- 4°	0	0	0		0
klein		0	0	0		0
gross		X	0	0	0	X
mittel	- 7°	X	(X)	X		X
klein		X	(X)	X		X
gross		X	0	X	0	X
mittel	-10°	X	(X)	X		X
klein		X	(X)	X		X
gross		X	0	X	0	X
mittel	-13°	X	(X)	X		X
klein		X	(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 Geoelement 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. specodes* betrugen 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 betrugen 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 Nr. des Gefässes:				Irreversible Schädigung in % der gesamten Blattfläche Nr. des Gefässes:				Frosthärte in °C	
		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 Nr. des Gefässes:				Irreversible Schädigung in % der gesamten Blattfläche Nr. des Gefässes:				Frosthärte in °C
		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 °C				Irreversible Schädigung in % der gesamten Blattfläche				Frosthärte in °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-Iwanova-Jaroslawl.

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 innert 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	Durchschnittlicher Lichtgenuss (Mittelwert) in Lux (%)	Variationsbreite 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 Streueschicht
Variationsbreite des Lichtgenusses (%)	Himmel klar	90 - 30	40 - 2	15 - 1.5	0,1 - 0,07
	Himmel bedeckt	65 - 30	40 - 15	40 - 11	7 - 0,5
Mittelwerte des Lichtgenusses (%)	Himmel klar	60	20	6	0,15
	Himmel bedeckt	40	30	30	3
Mittelwerte des Lichtgenusses in Bruchteilen zur Strahlung im Freien	Himmel klar	3/5	1/5	1/16	1/600
	Himmel bedeckt	2/5	1/3	1/3	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 lineallanzettlichen 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.

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

Nr. der Kontroll-fläche	Anzahl blühen-der O.sph.	Anzahl nicht blüh. O.sph.	Total O.sph.	Verhält-nis nichtblü-hend:blü-hend	Durch-schn. Anzahl Pfl. pro m^2	Grösse der Kon-trollfl. in m^2	Durch-schn. Spross und Blatthöhe von Mol. coer. Spross/ Blätter	Sta-dien	Baum-schicht	Strauch-schicht	Kraut-schicht	Moos-schicht
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

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. Andrerseits 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 Streueschicht 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 dm^2-Bereich. Auch hier können bei einer eventuellen Keimung die jungen Pflanzen durch Frost oder Austrocknung frühzeitig vernichtet werden. Im beginnenden lichteren 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 verschiedenaltriger *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

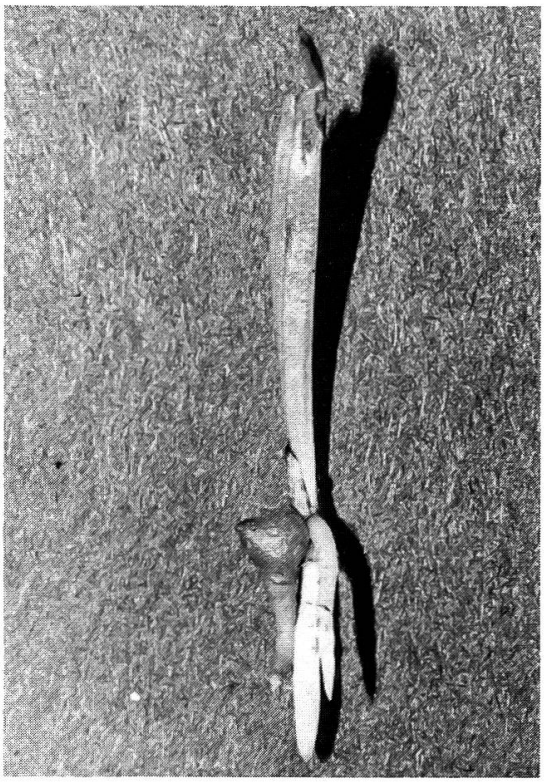
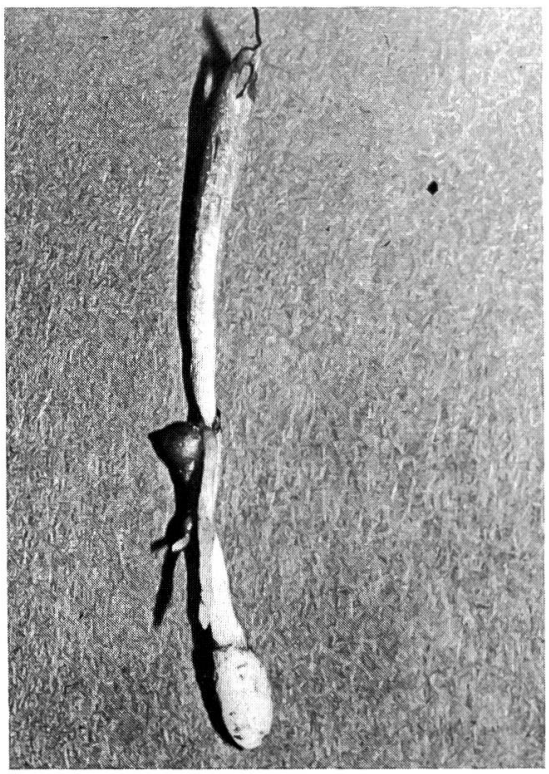


Abb. 41: Keimpflanze von *Ophrys sphecodes,* Aufnahme vom 19. Mai 1970. Alle Abbildungen von 40 bis 45 zeigen die gleiche Pflanze.



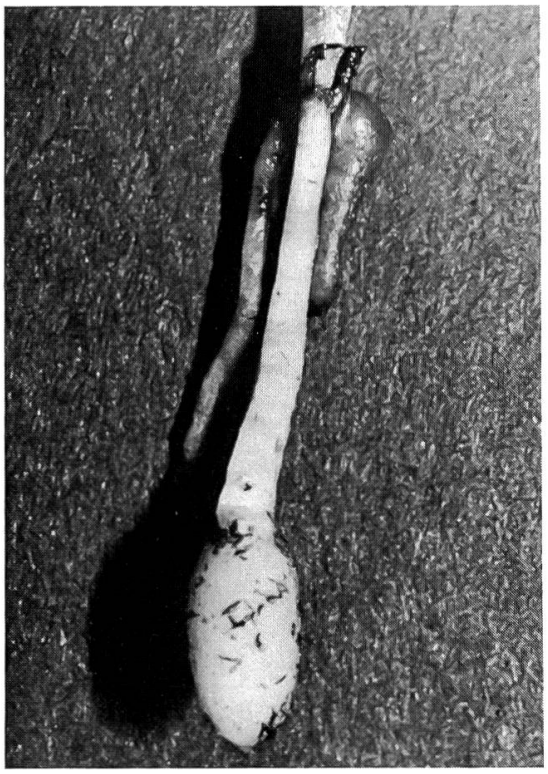


Abb. 42: Keimpflanze von *Ophrys sphecodes,* Aufnahme vom 27. Juni 1970.

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.

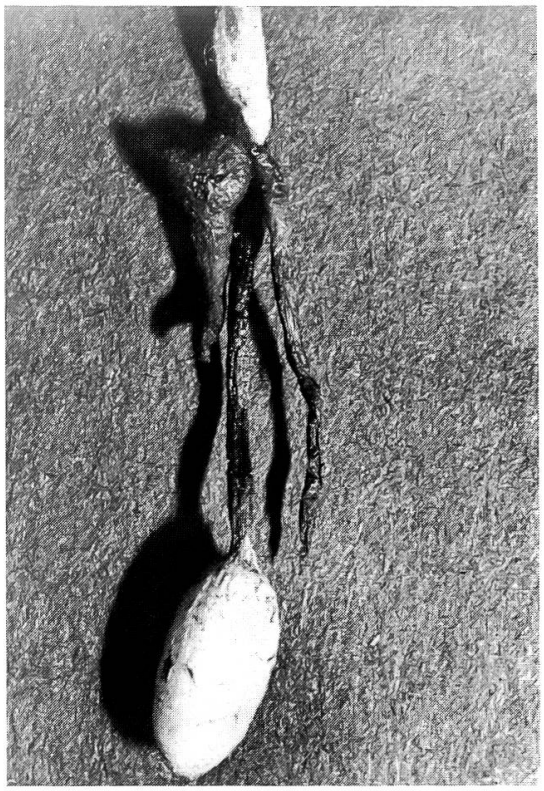
Die Keimpflanze hat ungefähr Mitte Juni ihre endgültige Grösse mit einer Gesamtlänge von 6,5 cm erreicht.

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-



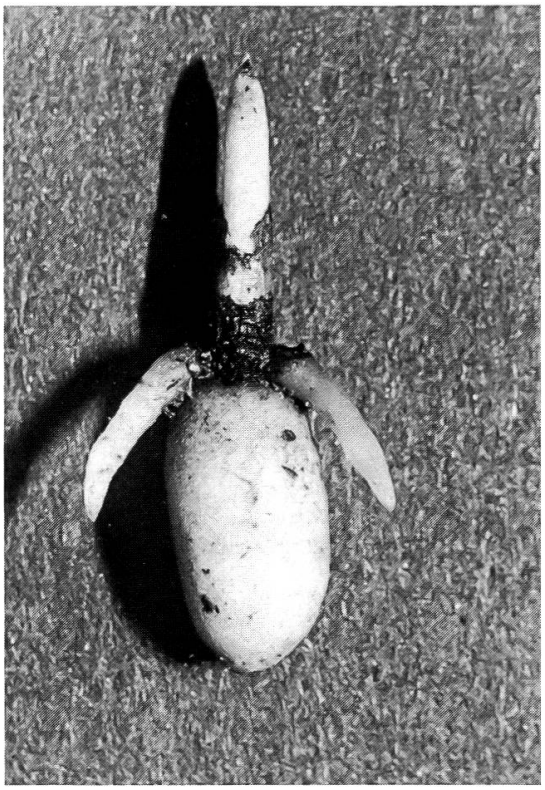


Abb. 44: Keimpflanze von *Ophrys sphecodes*. Detailaufnahme der unterirdischen Organe vom 1. August 1970.

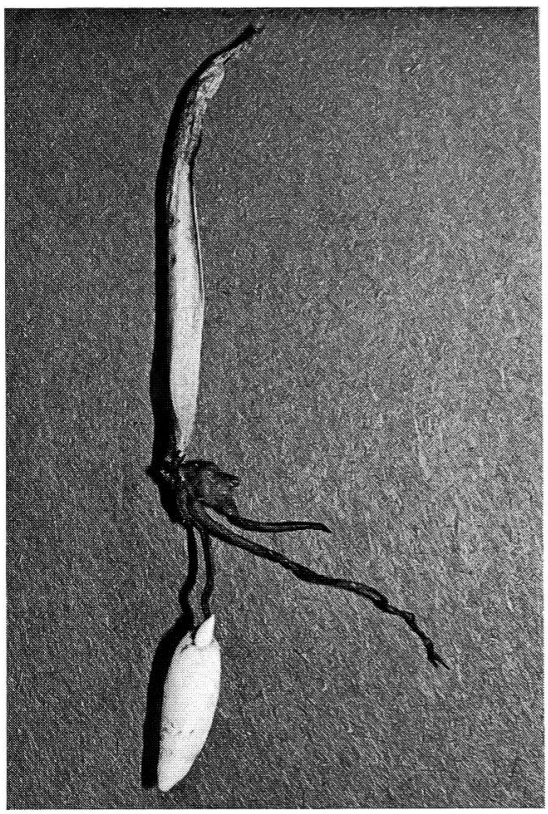
Abb. 45: Erste Knolle einer Keimpflanze von *Ophrys sphecodes*. Aufnahme vom 13. Januar 1971.

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



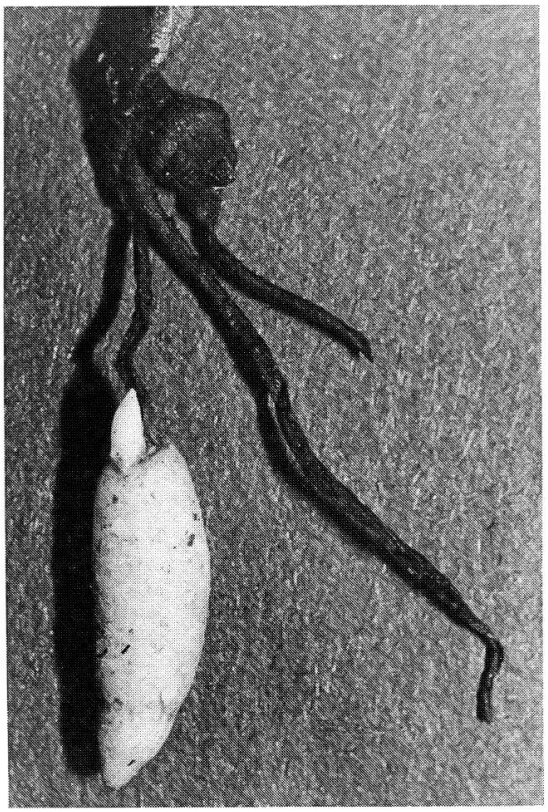


Abb. 46: Keimpflanze von *Orchis* spec., Aufnahme vom 6. September 1970.
Abb. 47: Keimpflanze von *Orchis* spec., Detail der Basis der Pflanze von Abb. 46.

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

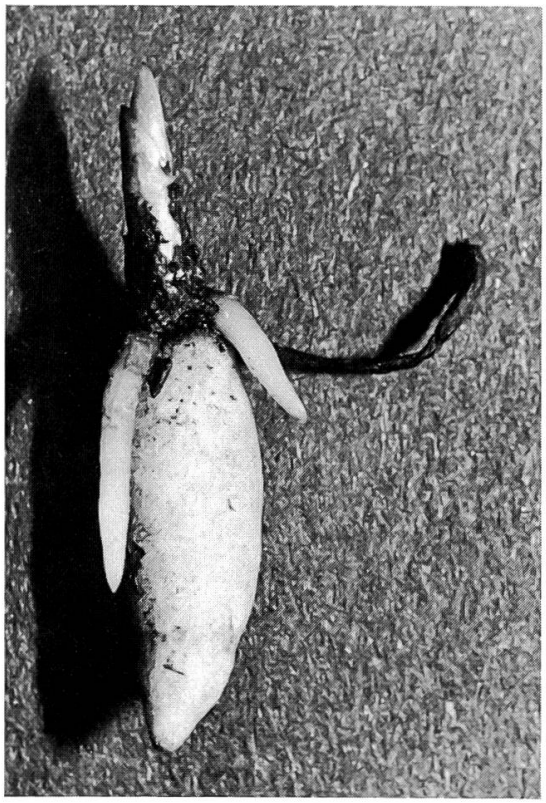


Abb. 48: Erste Knolle einer Keimpflanze von *Orchis* spec. Aufnahme vom 13. Januar 1971.

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 Innovationsspross 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

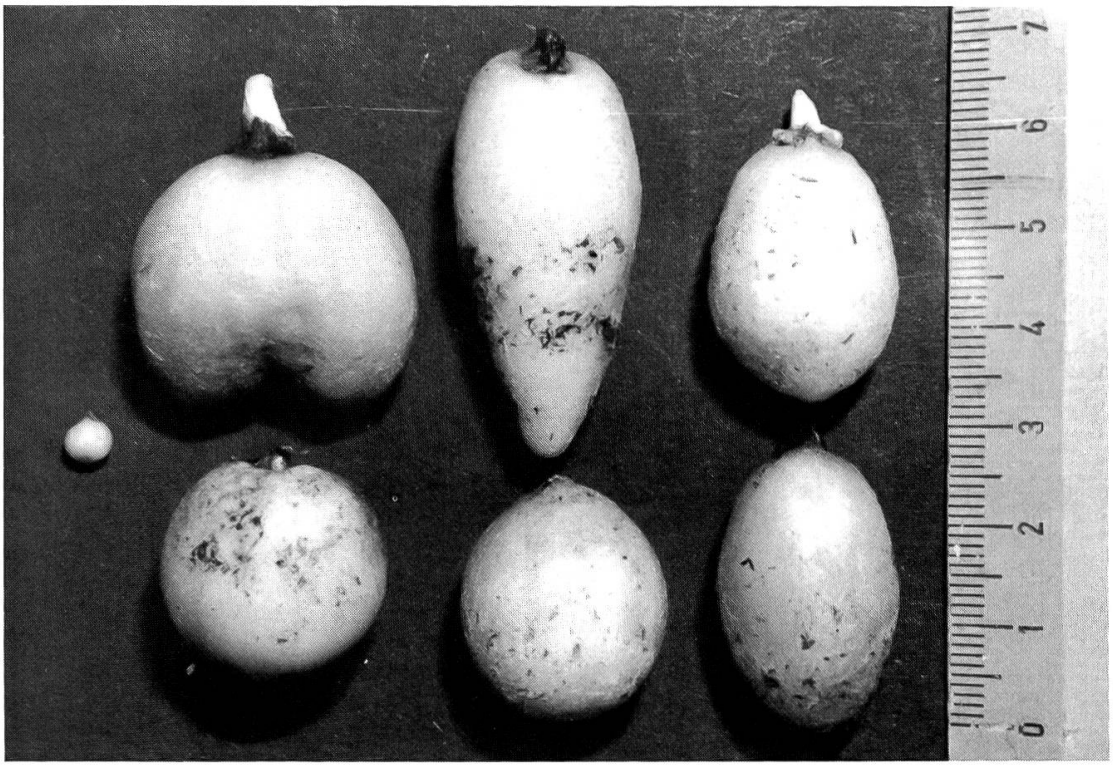


Abb. 51: Knollen einer Keimpflanze und adulter Pflanzen im Grössenvergleich.

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 m^2 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 Moosschicht.
- 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 m^2 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 m^2 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 m^2 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 m^2 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. Andrerseits 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. Andrerseits 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 Tetragonolobo-Molinieten 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 einzelnstehender 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 Standortsverhältnisse 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 Streueschicht. 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 Lichtentzug 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 verschieden 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 m^2
- 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 m^2. 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 Moosschicht 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 andrerseits 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 nächstdichteren 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 überwinternden 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 *Molinia coerulea ssp. litoralis* %	Durchschnittliche Höhe von *Molinia*	
				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 m^2. 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 Moosschicht 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 Moosschicht 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*-Gebüschen 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. Ebensosehr 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 *O. sphec.* 1966	69	114	144	29	25	48	103	51
Anzahl *O. sphec.* 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 Trittes 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 überlagernden 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. Ebensowenig 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 Blühen 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.

Tab. 27: Populationsdichte von *Ophrys sphecodes* in der Dauerfläche Nr. 2, Grösse 50 m².

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	nichtblühend		50	27	18	33				
	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				

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 Gebüschen 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.

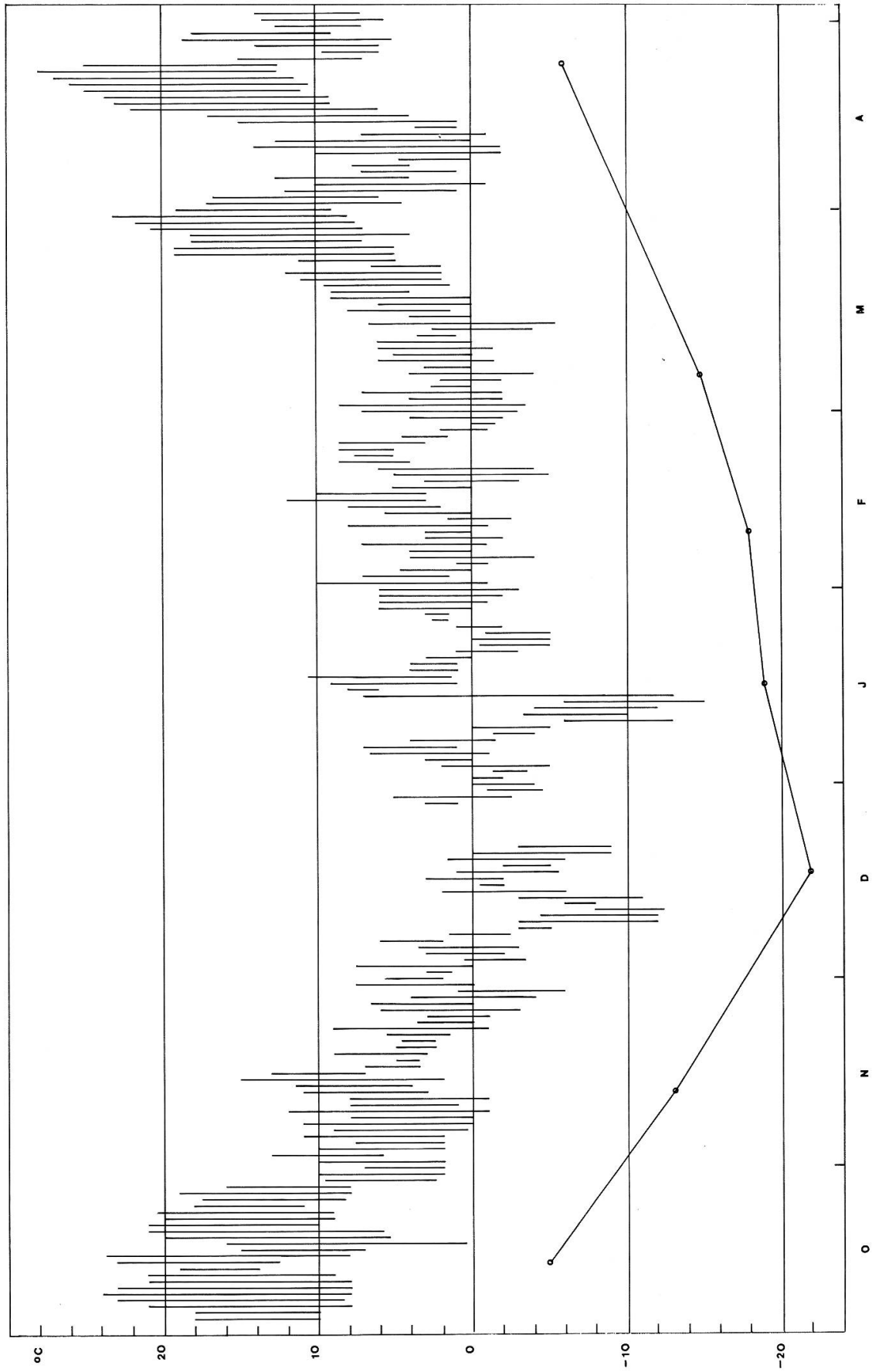
Viele (nichtblühende) Knollen setzten ein bis mehrere Jahre mit der Bildung von Blättern aus.

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	nichtblühend		58	8	16	31				
	blühend		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 Untersuchungsgebiet Chilpen.
- Fh-Kurve von *Ophrys sphecodes*
o Zeitpunkt der Fh-Bestimmung.

▶


°C
20
10
0
-10
-20
O
N
D
J
F
M
A

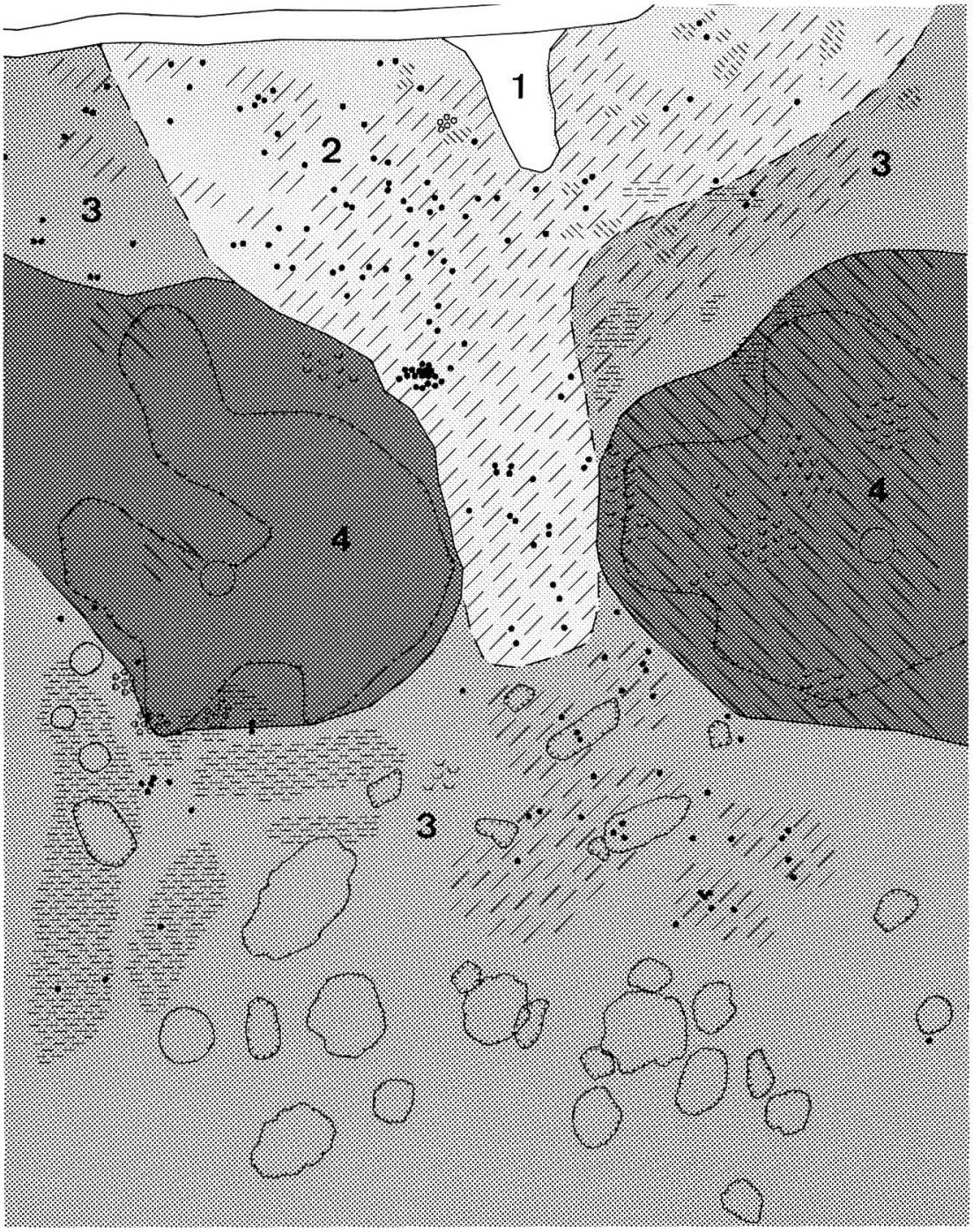


Abb. 55: Populationsdichte von *Ophrys sphecodes* und Sukzessionsstadien in der Dauerfläche 2.

	Ctenidium molluscum		*Rhytidiadelphus triquetrus*
	Ditrichum flexicaule		*Thuidium tamariscifolium*
	Rhytidium rugosum		Gebüschrand von *Juniperus communis*
	Tortella tortuosa		Vertikalprojektion der Krone von *Pinus silvestris*
	Scleropodium purum		Stamm von *Pinus silvestris*
	Hylocomium splendens	•	Standorte von *Ophrys sphecodes*
	Dicranum scoparium	1 2 3 4	Sukzessionsstadien