©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.zobodat.at

Zur Bestäubungsbiologie dreier seltener Orchideenarten in Kärnten: *Epipogium aphyllum, Malaxis monophyllos* und *Hammarbya paludosa*

Von Demetra RAKOSY

Zusammenfassung

Epipogium aphyllum, *Malaxis monophyllos* und *Hammarbya paludosa* gehören zu den seltensten und am wenigsten erforschten Orchideenarten Europas. Obwohl vor allem in den letzten Jahren viel zur Kenntnis ihrer Bestäubungsbiologie beigetragen wurde, sind noch viele Aspekte ungenügend erforscht worden. Das vorliegende Projekt untersucht die Fortpflanzungs- und Bestäubungsbiologie dieser Arten anhand von experimentellen und bestäubungsbiologischen Ansätzen in ausgewählten Populationen in Kärnten. Es konnte gezeigt werden, dass alle Arten allogam sind, wobei *M. monophyllos* und *H. paludosa* auch Selbstinkompatibilität aufweisen. Dadurch ist durch die Bestäuber induzierte Selbstbestäubung nur in *E. aphyllum* möglich, was eine Erklärung für den, für eine Nektartäuschorchidee überdurchschnittlich hohen Fortpflanzungserfolg darstellen könnte. Alle Arten sind in ihrem Fortpflanzungserfolg stark bestäuberlimitiert, wobei der Fortpflanzungserfolg von *M. monophyllos* auch stark ressourcenlimitiert zu sein scheint. *E. aphyllum* wird auch in Kärnten ausschließlich von Hummeln bestäubt, wobei wir einen bisher nicht beobachteten Bestäuber melden können, nämlich *Bombus pratorum*. Für *M. monophyllos* und *H. paludosa* konnten Pilzmücken bzw. Gnitzen als Blütenbesucher beobachtet werden. Die relative Spezialisierung auf bestimmte Bestäubergruppen stellt, besonders für *E. aphyllum*, selbst im Vergleich zu weniger spezialisierten Arten wie *Listera ovata*, eine sehr erfolgreiche Fortpflanzungsstrategie dar. Langfristige Untersuchungen wären jedoch notwendig, um ein genaueres Verständnis der Folgen von Veränderungen der ökologischen Faktoren und Bestäuberzusammensetzung auf den Fortpflanzungserfolg dieser Arten zu gewinnen.

Schlüsselwörter

Fortpflanzungserfolg, Bestäubungseffektivität, Orchideensamen, Allogamie, Autogamie, Selbstinkompatibilität, Bestäuberlimitierung, Ressourcenlimitierung

Abstract

Epipogium aphyllum, *Malaxis monophyllos* and *Hammarbya paludosa* are among the rarest and less studied European orchid species. Even as several recent studies have greatly contributed to the understanding of their pollination biology, there are still many aspects which have not been sufficiently addressed. The present project aims to study the reproductive strategies and pollination biology of these species by using an experimental approach in selected populations from Carinthia (Austria). We could show that all species are autogamous, whereas *M. monophyllos* and *H. paludosa* are also self-incompatible. Pollinators can therefore only contribute to self-pollination in *E. aphyllum*. This may however explain the extremely high reproductive success of this species, which exceeds the reproductive success measured in other food-deceptive orchids. All species seem strongly pollinator limited, whereas signs of resource limitation were observed only in *M. monophyllos*. In Carinthia *E. aphyllum* is also pollinated exclusively by bumblebees, including *Bombus pratorum*, a species which until now was not known to pollinate *E. aphyllum*. For *M. monophyllos* and *H. paludosa* we could observe fungus gnats and small dipterans as flower visitors. The relatively strong specialization on a particular group of pollinators seems to be very successful reproductive strategy, even in comparison to a rewarding species like *Listera ovata*. This is particularly true for *E. aphyllum*. Long-term studies are however necessary in order to facilitate our understanding of the consequences of ecological and pollinator changes on the reproductive success of these species.

Keywords

Reproductive success, pollination efficiency, orchid seeds, allogamy, autogamy, self-incompatibility, pollinator limitation, ressource limitation

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.zobodat.at

Einleitung

Die untersuchten Arten gehören zu den seltensten und am wenigsten erforschten Orchideen Europas (Delforge 2005). Dies ist wahrscheinlich mit ihren besonderen Habitatansprüchen, zum Teil sporadischen Auftreten und unscheinbaren Äußeren verbunden. Die rapide voranschreitende Zerstörung und Veränderung ihrer Lebensräume erfordert adäquate Schutzmaßnahmen, die über die Ausweisung von Schutzgebieten hinausgeht. Genaue Informationen zur Populationsdynamik, Fortpflanzungs- und Bestäubungsbiologie sind daher für den Erhalt der Arten von besonderer Bedeutung. Das vorliegende Projekt untersucht die Fortpflanzungs- und Bestäubungsbiologie von *Epipogium aphyllum* (Blattloser Widerbart), *Malaxis monophyllos* (Einblättrige Weichwurz) und *Hammarbya paludosa* (Sumpf-Weichorchis) in ausgewählten Populationen in Kärnten. Die Ergebnisse werden dabei mit denen von *Listera ovata*, einer weit verbreiteten Art mit einer breiten ökologischen Amplitude und wenig spezialisierten Bestäubungsstrategie verglichen. Dies soll dazu beitragen, zu verstehen, wie sich bestimmte Fortpflanzungs- und Bestäubungsstrategien unter verändernden Umweltbedingungen auf die Überlebenschancen dieser Arten auswirken können. Dabei kann dieses Projekt auf langjährige Beobachtungen von Mitgliedern des Naturwissenschaftlichen Vereins für Kärnten zur Erfassung der Orchideenflora Kärntens und zur Bestäubungsbiologie der untersuchten Arten aufbauen.

Epipogium aphyllum (Abb. 1, 2) ist eine vollmykotrophe, chlorophylllose Orchidee, die in tieferen Lagen in Rotbuchen- und Eichenwäldern und in höheren Lagen in Fichten- und Birkenwälder vorkommt (Perko 2004, Taylor & Roberts 2011). Diese Biotope sind durch hohen Lichtmangel und das Fehlen von Pflanzenarten mit belohnenden Blüten charakterisiert. Oberirdisch sind nur die Infloreszenzen zu finden, wobei die Pflanzen niederschlagsabhängig nur sporadisch blühen (Perko 2004, Taylor & Roberts 2011). Die Blühzeiten reichen in Kärnten von Juli bis August (Perko 2004). Über die Nektarproduktion ist wenig bekannt, es scheint jedoch kein oder nur sehr wenig Nektar angeboten zu werden (Claessens & Kleynen 2011). Die Blüten sind nicht resupiniert, wodurch die 6–9 mm lange Lippe nach oben und die Säule nach unten gerichtet ist (Abb. 1D, 2B). Dies ist eine Methode der Vermeidung von Selbstbestäubung, da dadurch die Narbe oberhalb der Pollinien liegt (Paulus 2005). Die Blüten weisen die charakteristischen Merkmale von Melittophilie auf: weißlich-gelbliche Grundfärbung der Blüten, mit einer violett-rosa Lippenoberfläche, die als Saftmale interpretiert werden können, ein angenehmer Duft und ein nicht sehr tiefer Sporn (Vogel 1954, Delforge 2005). Einige Autoren haben vermutet, dass die Art autogam oder sogar cleistogam ist (Vöth 1994), wobei jedoch die meisten bisher untersuchten Populationen sowie der Blütenbau auf Allogamie schließen lassen (Rohrbach 1866, Reinecke & Rietdorf 1998, Ulrich 2008 a und b, Claessens & Kleynen 2011). Ein gemischtes Fortpflanzungssystem kann jedoch nicht ausgeschlossen werden. Die bislang nur selten gemachten Bestäuberbeobachtungen zeigen, dass wohl verschiedene *Bombus*-Arten die Hauptbestäuber sind, wobei die beobachteten Arten regional unterschiedlich sind (Rohrbach 1866, Ulrich 2008, Claessens & Kleynen 2005, 2011). *Epipogium* kann sich über Ausläufer auch

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.zobodat.at

stark vegetativ vermehren. In Kärnten gilt die Art als gefährdet (Perko 2004).

Malaxis monophyllos (Abb. 3) kommt vor allem auf feuchten bis nassen Wiesen und in moosigen Wäldern über Kalk vor (Perko 2004, Delforge 2005). Die Blütezeit reicht von Juni bis August. Die Blüten weisen die typischen Merkmale von Myiophilie auf: flache Form, geringe Größe, die Lippe ist nur 1,3–2,5 mm lang, einheitlich grünliche Färbung und fehlender Sporn (Vogel 1954, Delforge 2005). Es ist nicht genau bekannt, ob die Art Nektar produziert. Womöglich beruht die Bestäuberanlockung auf eine Form von Nektartäuschung (Claessens & Kleinen 2011). *Malaxis monophyllos* ist allogam und wird von unterschiedlichen Arten von Pilzmücken bestäubt (Paulus 2005, Claessens & Kleynen 2011). Der Fruchtknoten ist um 360° gedreht, womit die Lippe nach oben gerichtet ist und nicht mehr als Landeplattform für etwaige Bestäuber dienen kann. Durch die veränderte Lage der Säule in Bezug auf die Narbe wird zudem Autogamie verhindert (siehe unten). *Malaxis monophyllos* kann sich auch vegetativ vermehren. In Kärnten gilt die Art als selten (Perko 2004).

Hammarbya paludosa (Abb. 4) ist eine Art der Zwischen- und Hochmoore (Perko 2004, Delforge 2005). Die Blütezeit reicht von Juli bis August oder September. Wie auch die vorige Art weist *Hammarbya paludosa* die typischen Merkmale von Myophylie auf (siehe oben). An der Basis der Lippe werden Nektartropfen gebildet (Claessens & Kleynen 2011). Ob diese als Belohnung für etwaige Bestäuber ausreichen, ist unklar. Einige Untersuchungen lassen auf Autogamie schließen, andere wiederum weisen auf allogame Bestäubung hin. Die Drehung des Fruchtknotens um 360° führt dazu, dass die Lippe wieder nach oben gerichtet ist und die Säule unter der Narbe liegt. Dies führt dazu, dass Autogamie eigentlich nicht stattfinden kann, es sei denn Selbstbestäubung findet in der noch nicht geöffneten Blüte oder aber noch kurz vor dem Verblühen der Blüte statt (e. g., Roberts 2003). Als Bestäuber konnten bisher Pilzmücken sowie einige Fliegenarten nachgewiesen werden (Claessens & Kleynen 2011). Zusätzlich kann sich diese Art auch vegetativ, über so genannte Bulbillen, vermehren. In Kärnten gilt die Art als stark gefährdet (Perko 2004).

Im Gegensatz zu den bisher beschriebenen Arten ist *Listera ovata* (Abb. 5) weit verbreitet und an allen ihren Standorten recht häufig. Die Art stellt wenig Ansprüche an ihren Lebensraum, bevorzugt aber halbschattige, wechselfeuchte Standorte. In Kärnten kommt die Art in lichten Wäldern und Waldrändern, Riedwiesen, Magerweiden und sogar in Gärten und Parkanlagen vor (Perko 2004). Die Blütezeit reicht von Juni bis Juli. Die Nektar produzierenden Blüten weisen eigentlich typisch myiophile Merkmale auf. Das Bestäuberspektrum ist jedoch groß und hängt vor allem von den an den Standorten verfügbaren Blütenbesuchern ab. Hauptbestäuber sind an sonnigen Stellen Schnellkäfer (Elateridae), Weichkäfer (Cantharidae), Scheinböcke (Oedemeridae) oder Blattwespen (Tenthredinidae), an schattigen Standorten überwiegen Schlupfwespen (Ichneumonidae) (Paulus 2005). Die Blüte ist resupiniert, wodurch die Pollinien über der Narbe liegen und somit Autogamie möglich wäre. Allerdings weisen bisherige Untersuchungen darauf hin, dass keine spontane Selbstbestäubung stattfindet, da die Blüte zeitlich versetzt

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.zobodat.at

dichogam ist (Nilsson 1981, Brys et al. 2008), wobei allerdings die Bestäuber zur Selbstbestäubung und/oder Geitonogamie beitragen können (de Jong et al. 1993).

Obwohl vor allem in den letzten Jahren viel zur Kenntnis der Bestäubungsbiologie dieser Arten beigetragen wurde, sind noch viele Aspekte ungenügend oder gar nicht erforscht worden. So ist im Falle aller Arten das Verhältnis von Auto- vs. Allogamie (Selbst- vs. Fremdbestäubung) unbekannt. Das Verhalten der Bestäuber auf den Blüten und ihr Beitrag zu Autogamie und/oder Geitonogamie ist unklar. Alle vier Arten kommen, zumindest teilweise, in Habitaten vor, wo sowohl Ressourcenlimitierung als auch Bestäuberlimitierung eine große Rolle für den Fortpflanzungserfolg spielen können, wobei die relative Rolle dieser Faktoren zueinander unzureichend erforscht wurde. Zudem ist der Grad der Bestäuberspezialisierung (auf eine bestimme Art, eine Gattung, eine funktionelle Gruppe oder aber ein generalisiertes Bestäubungssystem) noch unzureichend erforscht. Mit der Ausnahme streng spezialisierter Arten können sowohl belohnende als auch Nahrungstäuschorchideen ein regional unterschiedliches Spektrum an Bestäuber anlocken. Die Bestimmung der Zusammensetzung des Bestäuberspektrums in der jeweiligen Region ist daher zur Aufklärung von Trends in der Fortpflanzungsbiologie von großer Bedeutung.

Zielsetzung

Das genaue Ziel dieser Arbeit war:

- Die Erforschung der Fortpflanzungsbiologie der vier Arten durch die Bestimmung:
  - der Bedeutung von Selbstbestäubung vs. Fremdbestäubung
  - der Selbstkompatibilität oder -inkompatibilität
  - der Auswirkung von Geitonogamie auf den Fortpflanzungserfolg
  - der Bedeutung von Ressourcen- vs. Bestäuberlimitierung
  - des weiblichen und männlichen Reproduktionserfolgs und der Bestäubungseffektivität
- Die Aufnahme der Bestäuberarten und die Untersuchung des Verhaltens der Bestäuber durch:
  - die Bestimmung der Bestäuber- sowie Besucherspektren
  - die Aufzeichnung des Bestäuberverhaltens
- Der Vergleich der unterschiedlichen Fortpflanzungs- und Bestäubungsstrategien der untersuchten Arten und die mögliche Auswirkung auf deren Fortbestand.

Methoden

Auswahl der Populationen und Stichprobengröße

Die Auswahl der für das Vorhaben geeigneten Populationen der jeweiligen Arten erfolgt anhand vorhandener Kartierungs- und Bestandsaufnahmen (e. g., von Robatsch 1978, M. Perko, H. Hartl, W. Fritz, mündl. Mitt.). Genauere Angaben zu den Populationen sind in der

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.zobodat.at

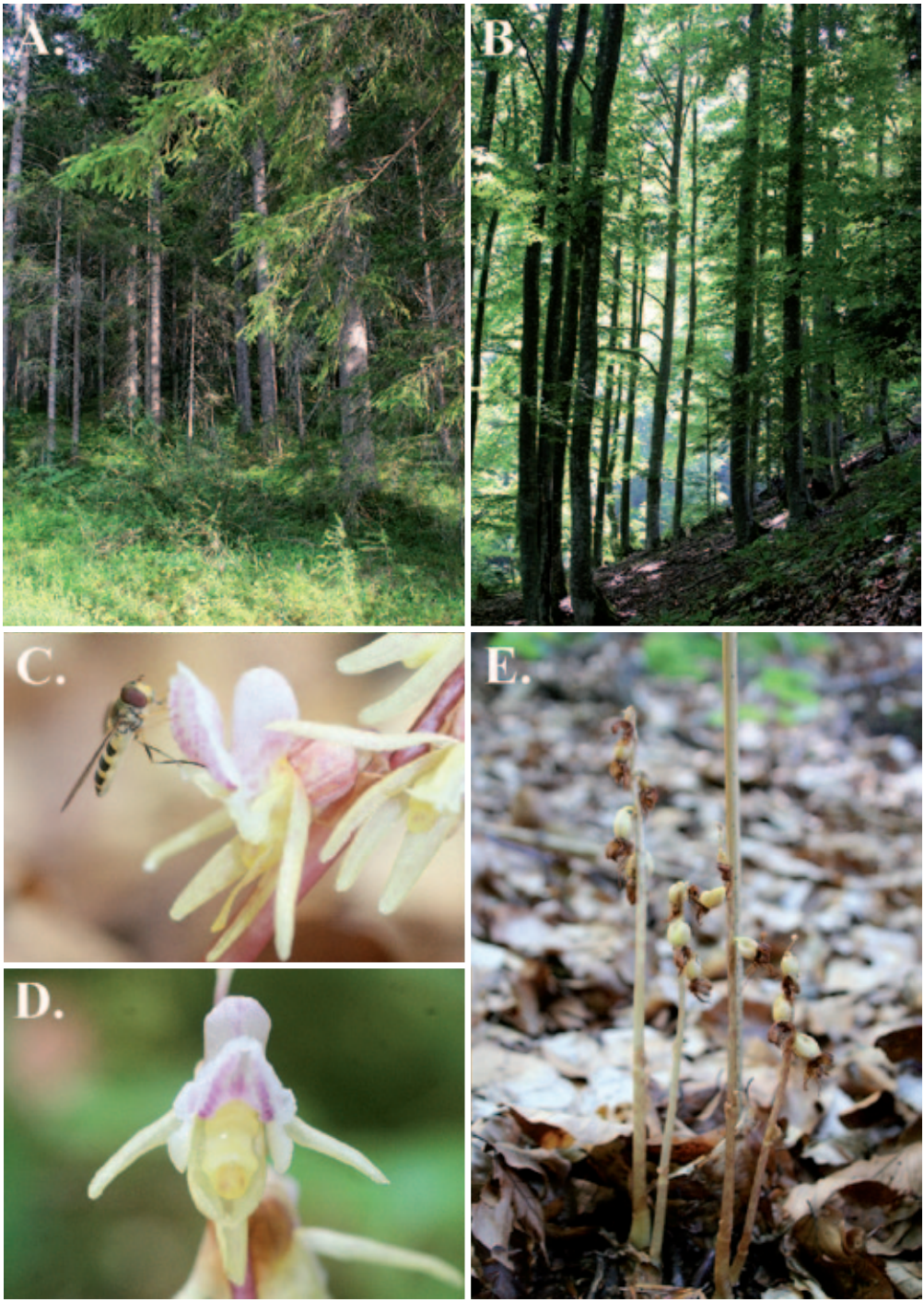

Abb. 1: ***Epipogium aphyllum*** **– A. Fichtenwald bei Boden. B. Rotbuchen-Tannen-Wald bei Wildenstein. C. Schwebfliege (womöglich die Gattung** ***Meliscaeva***) **als gelegentlicher Besucher. D. Blüte, Frontalansicht. E. Gruppe von Pflanzen mit Samenkapseln.**

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.zobodat.at

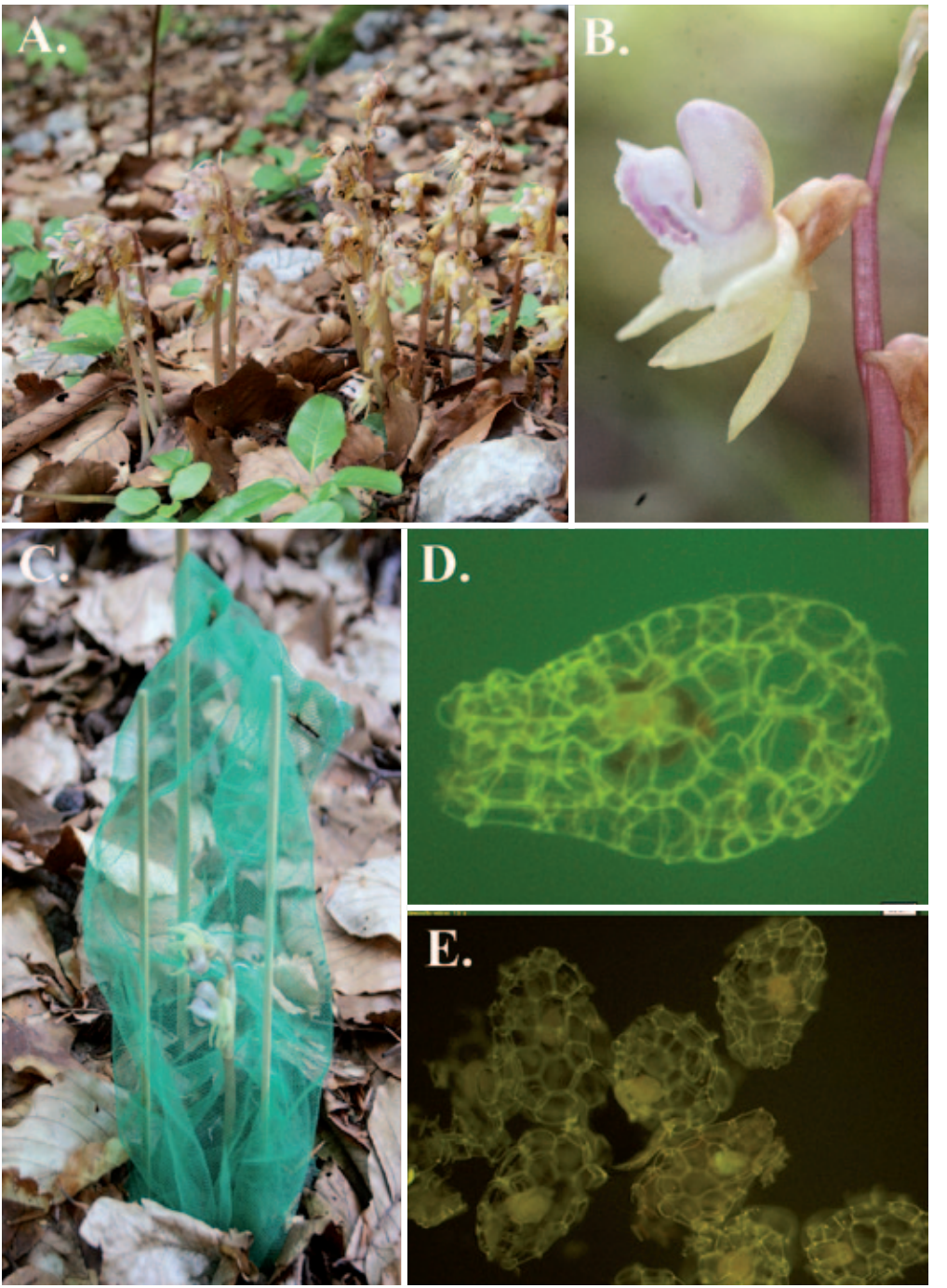

Abb. 2: ***Epipogium aphyllum.*** **A. Gruppe von Pflanzen, die wahrscheinlich durch vegetative Vermehrung entstanden ist. B. Einzelblüte, Seitenansicht. C. Mit feinmaschigem Netzmaterial eingeschlossene Pflanze zur Untersuchung der spontanen Selbstbestäubung. D., E. Samen von** ***E. aphyllum*** **unterm Mikroskop (x10) unter UV-Licht (WB-Färbung).**

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.zobodat.at

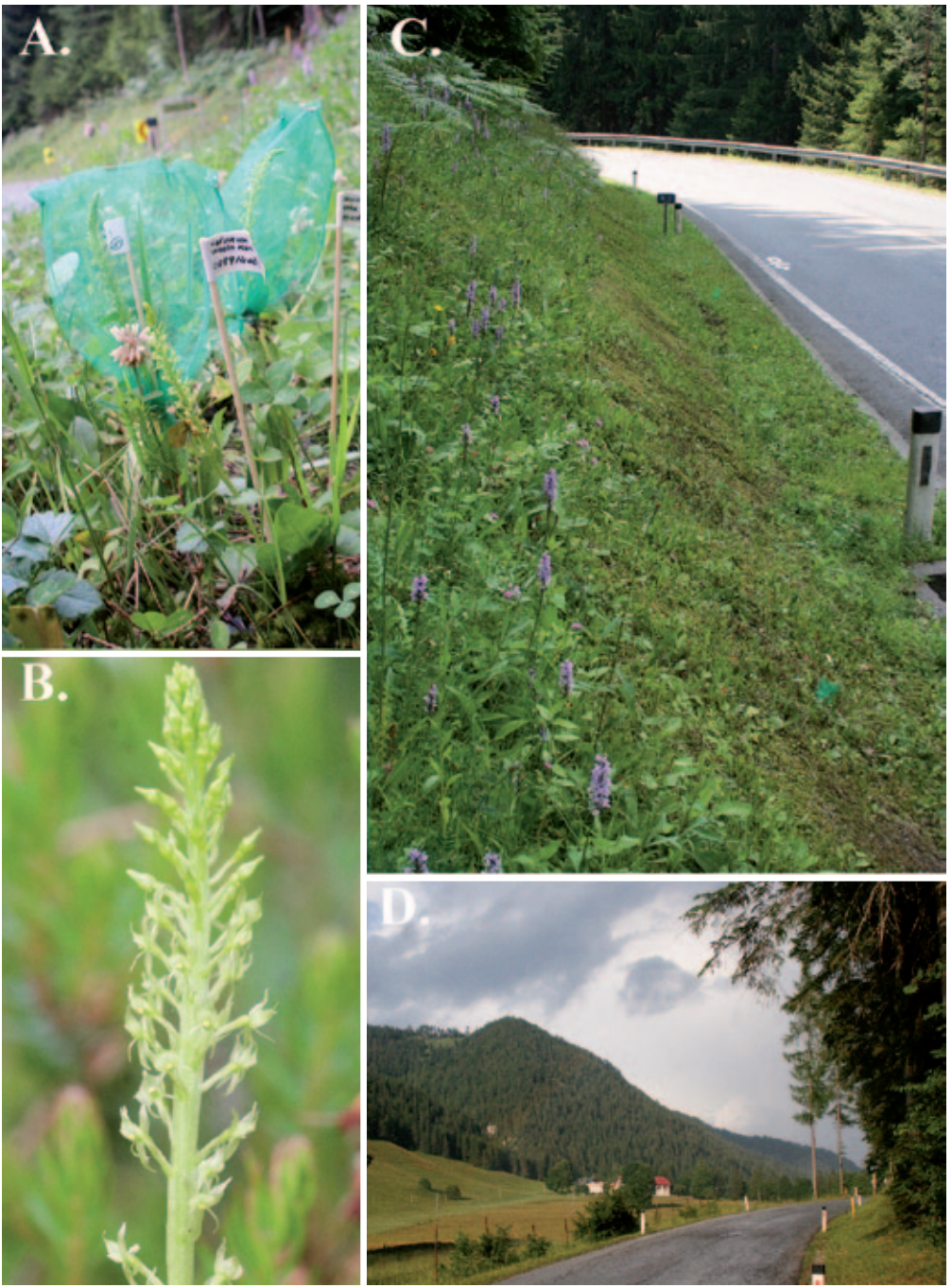

Abb. 3: ***Malaxis monophyllos.*** **A. Pflanzen, die zur Untersuchung von spontaner und induzierter Selbstbestäubung in feinmaschigem Netzmaterial eingehüllt wurden (im Hintergrund), und eine Kontrollpflanze (im Vordergrund). B. Blütenstand. C. Charakteristischer Lebensraum von** ***M. monophyllos*** **bei Lavamünd. Durch frühzeitiges Mähen wurde der Versuchsaufbau zerstört. D. Straßenböschung bei Kreuzen, wo einige** ***Malaxis*****-Exemplare vorkamen.**

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.zobodat.at

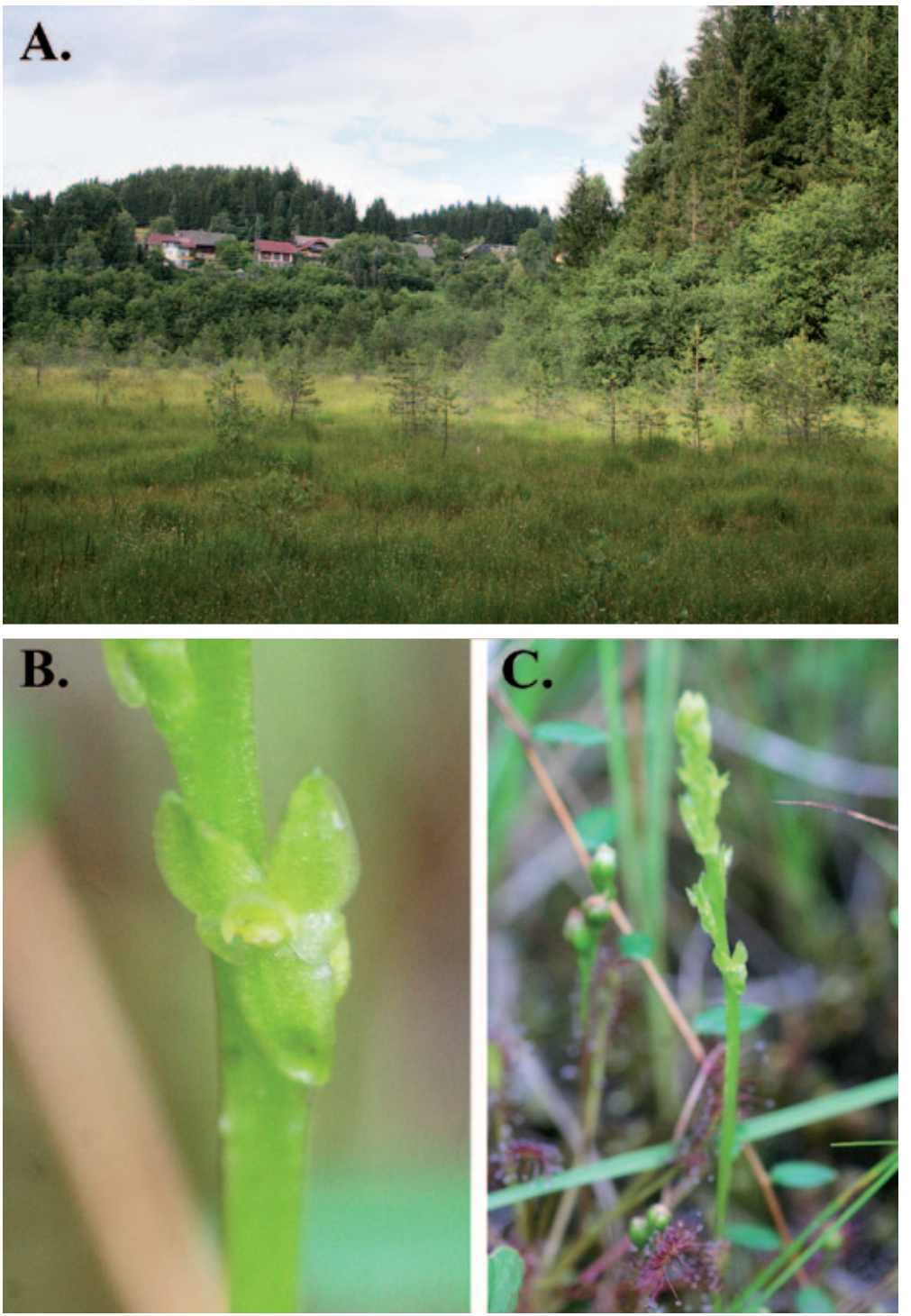

Abb. 4: ***Hammarbya paludosa.*** **A. Lebensraum. B. Einzelblüte. C. Infloreszenz.**

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.zobodat.at

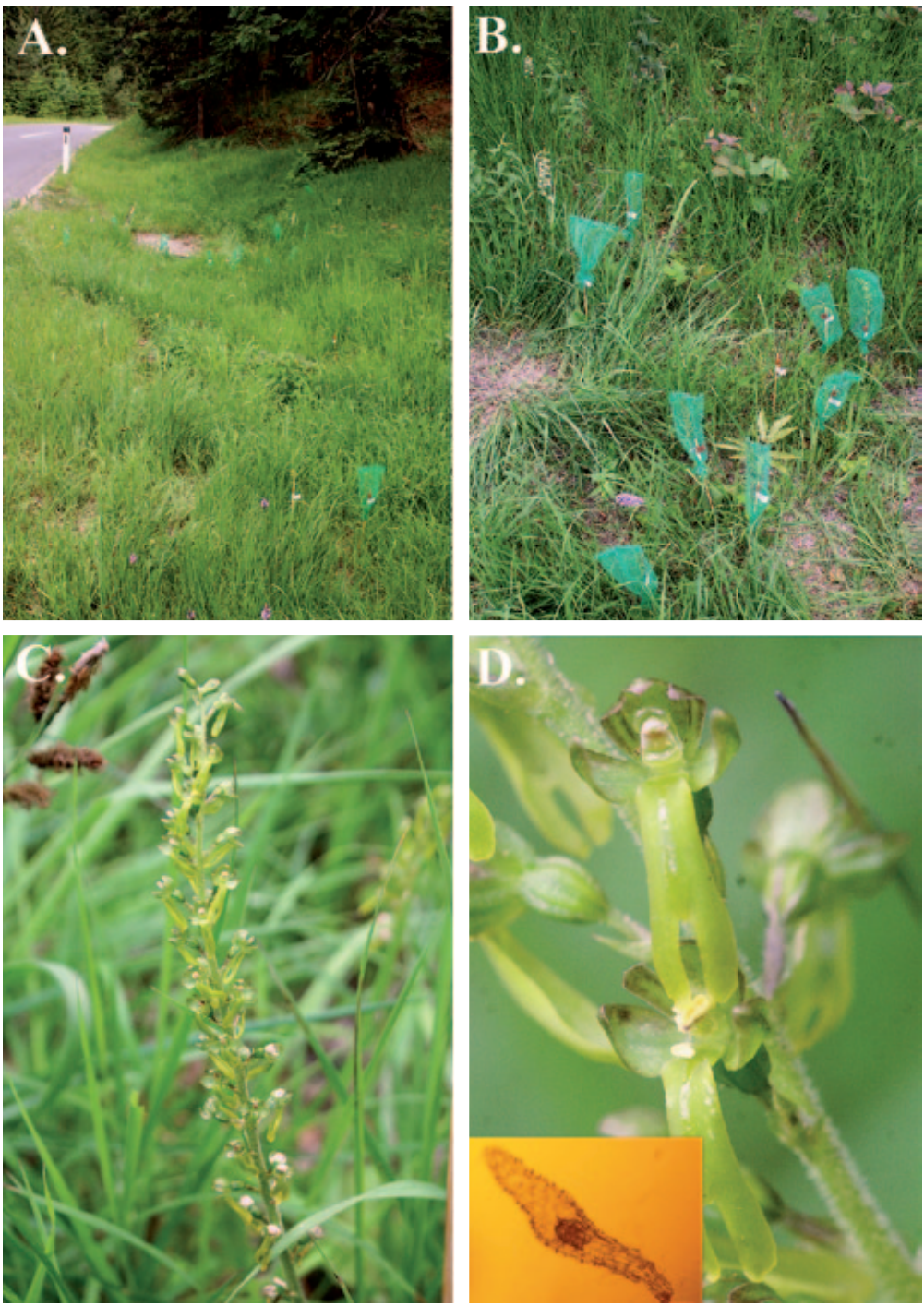

Abb. 5: ***Listera ovata.*** **A. Villacher Alpenstraße – Standortaufnahme an einer Straßenböschung am Rand eines Fichtenforstes. B. Gruppe für die Manipulationsversuche in feinmaschigem Netzmaterial eingehüllter Pflanzen. C. Infloreszenz. D. Einzelblüten und Samen von** ***L. ovata*** **unter dem Mikroskop fotografiert (x10).**

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.zobodat.at

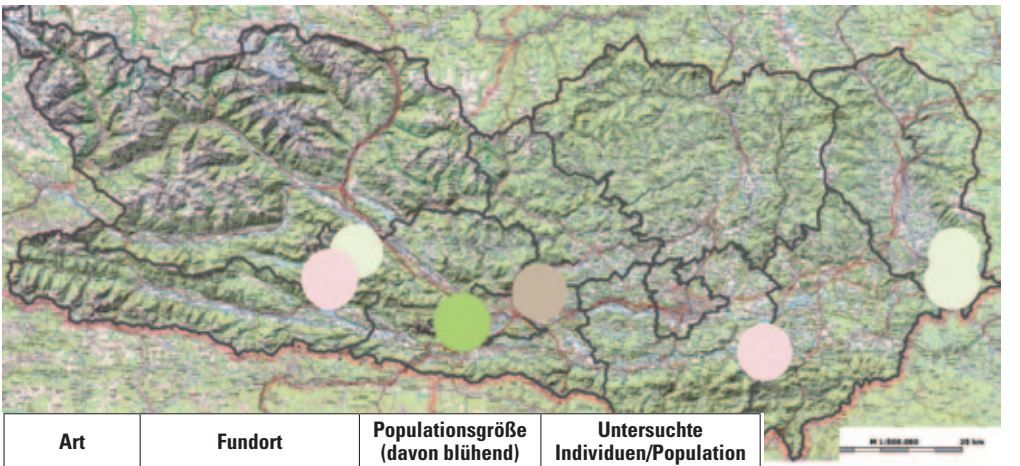

Abb. 6: Karte mit ungefähren Standortangaben.

Art	Fundort	Populationsgröße (davon blühend)	Untersuchte Individuen/Population
Epipogium aphyllum	Boden	(45)	24
	Wildenstein	(76)	16
Malaxis monophyllos	Boden	10 (7)	6
	Lavamünd 1 (zerstört)	31 (23)	23
	Lavamünd 2	69 (39)	16
Hammarbya paludosa	Wernberg	47 (35)	21
Listera ovata	Villacher Alpenstraße	38 (29)	27

Tab. 1. Standortangaben, Populationsgrößen und Anzahl untersuchter Individuen in jeder Population. Die Arten sind farblich codiert: *Epipogium aphyllum* (rosa); *Malaxis monophyllos* (crem); *Hammarbya palludosa* (beige); *Listera ovata* (grün). Kartengrundlage: www.kagis.ktn.gv.at

Tabelle 1 zusammengefasst. Die Anzahl der untersuchten Individuen/Population musste an die meist sehr kleinen Bestände angepasst werden. Im Falle von *Epipogium aphyllum*, welche dazu neigt, sich sehr stark vegetativ zu vermehren und Gruppen genetisch wahrscheinlich identischer Triebe zu bilden, wurde jeweils nur ein Trieb/Gruppe ausgewählt. Bei allen Arten wurde auf eine zufallsbedingte Auswahl der Individuen geachtet. Da drei der untersuchten Arten zum Teil äußerst selten sind, wurde auf die genaue Angabe der GPS-Koordinaten und anderen Fundortangaben verzichtet. Daher soll die abgebildete Karte (Abb. 6) nur einen ungefähren Überblick über die Lage der Fundorte zueinander gewähren. Die Untersuchungen wurden während des Sommers 2013 von Anfang Juli bis Ende August durchgeführt.

Versuchsaufbau (nach Dafni 1992)

In jeder Population wurden die Individuen einzeln durch nummerierte Stäbchen markiert und nach dem Zufallsprinzip folgenden Manipulationsgruppen zugeteilt: nicht manipulierte Kontrolle (K), spontane Selbstbestäubung (spS), induzierte Selbstbestäubung (iSb). In der Population von *Listera ovata* kommen noch folgende Manipulationsgruppen hinzu: Geitonogamie (G), künstliche Fremdbestäubung aller Blüten (kF1), künstliche Fremdbestäubung der 1/2 der Blüten (KF1/2). Dabei wurde darauf geachtet, dass allen Manipulationsgruppen innerhalb einer Population ungefähr die gleiche Anzahl an Individuen zugewiesen wurde. Manipulierte Pflanzen wurden mit feinmaschigen Stoffsäckchen eingepackt (Abb. 2C, 3A, 5B), so dass keine unkontrollierte Bestäubung erfolgen konnte (Bestäuberausschluss). Da die Blüten der vier unter-

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.zobodat.at

Manipulierungsgruppen	Art der Manipulierung	Bedeutung
Kontrolle (K)	keine	Kontrolle
Spontane Selbstbestäubung (spS)	Bestäuberausschluss, nicht manipuliert	Selbst- vs. Fremdbestäubung
Induzierte Selbstbestäubung (iSb)	Bestäuberausschluss, Pollinien entfernt, Bestäubung mit eigenem Pollen	Selbstkompatibilität vs. -inkompatibilität
Geitonogamie (G)	Bestäuberausschluss, Pollinien entfernt, Bestäubung mit Pollen einer Blüte desselben Individuums	Folgen der Inzucht
Künstliche Fremdbestäubung (KF)	1. Bestäuberausschluss, Pollinien entfernt, die Hälfte aller Blüten mit Fremdpollen bestäubt	Ressourcen vs. Bestäubungslimitierung
	2. Bestäuberausschluss, Pollinien entfernt, alle Blüten mit Fremdpollen bestäubt	

Tab. 2: Überblick über die Manipulationsgruppen, der Art der Manipulierung und deren experimentelle Bedeutung.

suchten Arten in der Infloreszenz von unten nach oben nacheinander aufblühen, waren periodische Kontrollen notwendig, um alle Blüten einer Pflanze in gleicher Weise zu behandeln. Bei allen Manipulationsgruppen, außer K und spS, wurden die Pollinien entfernt und entweder zur Bestäubung derselben Blüte (iSb), der Blüten derselben Pflanze (G) oder der Blüten anderer Pflanzen (Fb) verwendet. Für weitere Details, siehe Tabelle 2.

Datenaufnahme, -auswertung und Statistik

Populationsvergleich und Charakterisierung

Um die untersuchten Populationen zu vergleichen, wurden:

a) populationsbiologische und individuelle Parameter wie Populationsgröße und -dichte (dabei wurden, mit der Ausnahme von *Epipogium aphyllum*, sowohl vegetative als auch blühende Individuen berücksichtigt) sowie Höhe des Individuums, Höhe der ersten Blüte und Anzahl der Blüten gemessen. Wegen der geringen räumlichen Verteilung und der geringen Individuenzahlen konnten sowohl die Populationsgröße als auch die Populationsdichte direkt ermittelt werden. Die Höhe der Individuen bzw. die Höhe bis zur ersten Blüte wurden aus Bodenhöhe bis zur Spitze der letzten Blüte/Knospe bzw. bis zum Ansatz der ersten Blüte gemessen.

b) fortpflanzungsbiologische Daten wie ♀ Fortpflanzungserfolg, ♂ Fortpflanzungserfolg und Bestäubungseffektivität gemessen. Der ♂ Fortpflanzungserfolg wurde bei der K-Gruppe während der Blühphase gemessen, während der ♀ Fortpflanzungserfolg und die Bestäubungseffektivität am Ende ermittelt wurden. Diese Messungen sollten dazu dienen, den natürlichen Fortpflanzungserfolg der Population zu bestimmen. Der ♂ Fortpflanzungserfolg wurde als Vorhandensein oder Fehlen der Pollinien gemessen, während der ♀ Fortpflanzungserfolg anhand des Fruchtansatzes bestimmt wurde. Die Bestäubungseffektivität stellt das Verhältnis zwischen dem ♀ und ♂ Fortpflanzungserfolg dar. Der ♂ und ♀ Fortpflanzungserfolg (FE) werden in folgender Weise berechnet: ♂ FE = $(F_{♂\,FE}/F_t)x100$ ($F_{♂\,FE}$ = Anzahl Blüten mit fehlenden Pollinien, F_t = Gesamtanzahl der Blüten/Pflanze) und ♀ FE = $(F_{♀\,FE}/F_t)x100$ ($F_{♀\,FE}$ = Anzahl der Fruchtkapseln/Pflanze und F_t = Gesamtanzahl der Blüten/Pflanze). Die Bestäubungseffektivität (BE) wird als $F_{♀\,FE}/F_{♂\,FE}$ berechnet und beschreibt das Verhältnis zwischen Blüten, die bestäubt wurden, und solche, denen die Pollinien entnommen wurden (Scopece et al. 2010, Rakosy et al. 2012).

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.zobodat.at

Die Mittelwerte der zu vergleichenden Parameter zwischen den unterschiedlichen Populationen wurden für *Epipogium aphyllum* und *Malaxis monophyllos* anhand des t-Tests für unabhängige Variablen in SPSS verglichen. Für *Hammarbya paludosa* und *Listera ovata*, die nur mit jeweils einer Population in der Untersuchung vertreten waren, können nur die deskriptiven Statistiken angegeben werden.

Vergleich des Fortpflanzungserfolgs und Samenviabilität zwischen den Manipulationsgruppen.

a) ♀ FE am Ende der Blütezeit: Für alle Individuen, unabhängig von der Manipulationsgruppe, wurde der ♀ FE am Ende der Blühzeit wie oben beschrieben berechnet.

b) Gewicht Samenkapseln, Anzahl der Samen/Kapsel, Viabilität: Es wurde, falls vorhanden, eine Samenkapsel/Pflanze für die Auszählung der Samen ausgewählt. Die Samenkapseln wurden mittels einer Mikrowaage gewogen, anschließend wurden die Samen mit einem feinen Pinsel aus der Samenkapsel in einem 1,5-ml-Eppendorf-Röhrchen aufgesammelt. Um die Viabilität der Samen zu kontrollieren, wurde der Tetrazolium-Test (für das genaue Protokoll siehe: http://osssu.org/main/tetrazolium-test-english.html) durchgeführt. Hierfür wurden die Samen einer Samenkapsel in 1,5 ml 10 % Zuckerlösung für 24 h bei Zimmertemperatur inkubiert. Danach wurde die Zuckerlösung mit 1 ml 1 % Tetrazolium-Lösung ersetzt und die Samen über einem Wasserbad bei 40° C für weitere 24 h inkubiert. Anschließend wurde die Tetrazolium-Lösung mit 1 ml Wasser ersetzt. Zum Auszählen der Samen wurden jeweils 100 µl der Lösung in einem Deckel eines 1,5-ml-Eppendorf-Röhrchen pipettiert und mittels eines Dino-Lite-USB-Mikroskops fotografiert. Es wurden jeweils 5 Stichproben/Samenkapsel durchgeführt. Dabei wurden jeweils die Gesamtanzahl der Samen, die lebenden (rote Färbung des Embryos) und die toten Samen (ungefärbter oder fehlender Embryo) gezählt (in den Ergebnissen wird nur die Zahl der toten Samen angegeben).

Der mittlere ♀ FE, das mittlere Gewicht der Samenkapseln sowie die mittlere Anzahl der Samen wurden innerhalb der jeweiligen Population zwischen den Manipulationsgruppen anhand einer ANOVA mit einem Bonferroni-post-hoc-Test verglichen ($p < 0.05$). Alle statistischen Berechnungen sowie deren graphische Darstellung beruhen auf das Programm SPSS 20.0.

Bestäuberaufnahmen

Für die Aufnahme der Bestäuberarten und deren Verhalten wurden ausgesuchte Pflanzen/-gruppen von *Epipogium aphyllum*, *Malaxis monophyllos* und *Hammarbya paludosa* zu unterschiedlichen Tageszeiten (insgesamt zwischen 5–10 Beobachtungsstunden für jede Art) beobachtet. Zusätzlich wurden für *Epipogium aphyllum* ex-situ Versuche mit möglichen Bestäuberarten durchgeführt. Das Verhalten der Bestäuber wurde in Betracht auf Anflugverhalten, Landung, Pollinienentnahme und/oder Übertragung aufgenommen. Die Bestäuber wurden, wann immer es möglich war, zur genaueren Bestimmung gefangen und präpariert. Zusätzlich wurden die Sammlungen von in Österreich vorkommenden Hummelarten des Naturhistorischen Museums in Wien auf Pollinien von *Epipogium aphyllum* kontrolliert.

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.zobodat.at

Ergebnisse

Fortpflanzungsbiologie

Art	Population	Höhe (cm)	Höhe zur ersten Blüte (cm)	Anzahl Blüten	M (%)	F (%)	BE
Epipogium aphyllum	Boden	7,98 (±0,33)	6,06 (±0,29)	3,25 (±0,17)	51,04 (±10,73)	64,58 (±9,8)	1,07 (±0,26)
	Wildenstein	10,09 (±1,04)	6,98 (±0,75)	3,56 (±0,34)	59,72 (±16,45)	62,73 (±8,36)	0,83 (±0,22)
Malaxis monophyllos	Boden	11,7 (±0,94)	7,2 (±0,49)	37,33 (±4,35)	0	10,11 (±5,06)	0
	Lavamünd 1	17,39 (±0,75)	10,15 (±0,49)	55,06 (±4,59)	–	–	–
	Lavamünd 2	15,79 (±1,09)	8,79 (±0,68)	56,27 (±5,48)	50,96 (±6,29)	5,7 (±1,61)	0,11 (±0,03)
Hammarbya paludosa	Wernberg	8,5 (±0,52)	5,6 (±0,22)	12,42 (±1,4)	27,81 (±6,29)	1,56 (±1,07)	0,07 (±0,03)
Listera ovata	Villacher Alpenstraße	38,81 (±2,09)	28,21 (±1,56)	34,87 (±1,93)	–	7,18 (±2.55)	–

Tab. 3: Zusammenfassung der gemessenen morphologischen Parameter. M (Männlicher Fortpflanzungserfolg), F (Weiblicher Fortpflanzungserfolg), BE (Bestäubungseffektivität).

Epipogium aphyllum

Es wurden insgesamt zwei Populationen von *Epipogium aphyllum* in der Umgebung der Ortschaften Wildenstein und Boden untersucht. Die Population bei Wildenstein wuchs auf recht steilen Hängen im sonst an belohnenden Arten armen Unterwuchs eines dichten Rotbuchen-Tannenwaldes (Abb 1B). Bei Boden kam die Art in einem etwas lichteren Fichtenwald vor, in dessen moosbewachsenem Unterwuchs vor allem *Centaurea jacea*, *Malaxis monophyllos*, *Listera ovata* und *Dactylorhiza fuchsii* blühten (Abb. 1A). Der Blühbeginn war in beiden Populationen um den 20 Juli, doch es erschienen bis Anfang August immer wieder neue Individuen. *Epipogium aphyllum* scheint sich sehr stark vegetativ zu vermeh-

Tab. 4: Zusammenfassung der Ergebnisse.

Art	Population	Manipulation	Fruchtansatz (%)	Gewicht (g)	Anzahl Samen	Anzahl toter Samen
Epipogium aphyllum	Boden	K	64,58 (±9,8)	0,00655 (±0,00052)	4108 (±819,8)	344,75 (±59,92)
		iSb	34,79 (±11,54)	0,0052 (±0,0012)	3996,38 (±1080,04)	262,13 (±77,43)
		spS	0	0	0	0
	Wildenstein	K	62,78 (±8,36)	0,00882 (±0,00092)	6704 (±983,14)	582 (±94,7)
		iSb	43,33 (±19,44)	0,0064 (± 0,002)	6381,2 (±2140,97)	1632 (±940,7)
		spS	8 (±8)	0,00133 (±0,0009)	785,6 (±785,6)	82 (±55,28)
Malaxis monophyllos	Boden	K	10,11	–	–	–
		iSb	0	–	–	–
		spS	0	–	–	–
	Lavamünd 1	K	5,7	–	–	–
		iSb	0	–	–	–
		spS	0	–	–	–
	Lavamünd 2	K	X	X	X	X
		iSb	X	X	X	X
		spS	X	X	X	X
Hammarbya paludosa	Wernberg	K	0	–	–	–
		iSb	0	–	–	–
		spS	0	–	–	–
Listera ovata	Villacher Alpenstraße	K	1,875 (±1,23)	0,000925 (±0,00041)	377 (±168,6)	330,75 (±147,92)
		iSb	20,6375 (±12,26)	0,000525 (±0,00023)	130,25 (±58,25)	18,5 (±8,27)
		spS	0	0	0	0
		G	8,77 (±2,2)	0,001925 (±0,00029)	810,5 (±141,11)	709,5 (±123,55)
		KF1	17,5 (±7,42)	0,002766 (±0,00044)	3862,33 (±1269,17)	3179,33 (±1096,87)
		KF1/2	8,635 (±3,43)	0,001157 (±0,00037)	228,29 (±222,428)	108,29 (±47,49)

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.zobodat.at

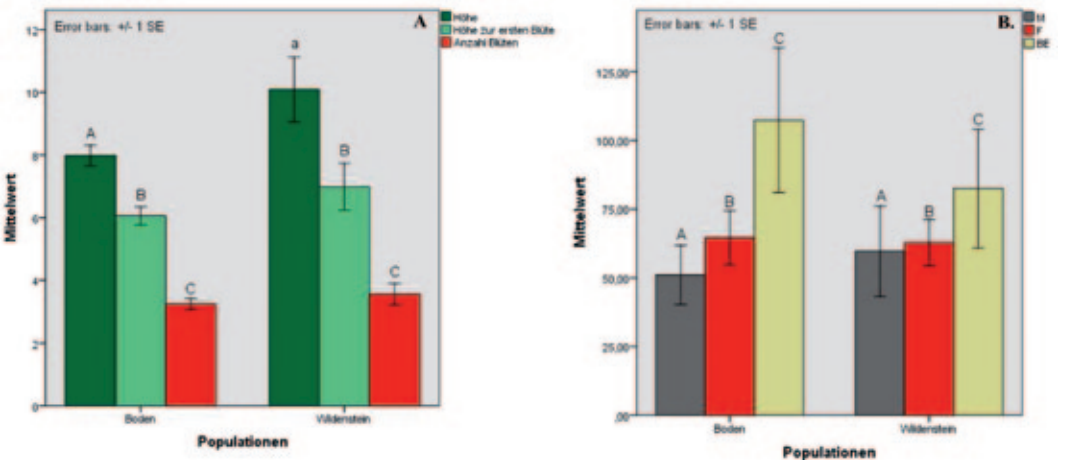

Abb. 7:
A. Vergleich der Mittelwerte der gemessenen morphologischen Parameter und B. des mittleren Fortpflanzungserfolgs zwischen den zwei untersuchten Populationen von *E. aphyllum*. Um die Darstellung zu erleichtern, wurde die Bestäubungseffektivität um den Faktor 100 vergrößert. Groß- und Kleinbuchstaben zeigen den Signifikanzwert der Vergleiche an.

ren (oder aber es keimen viele Samen direkt an der Mutterpflanze), wodurch die Art sehr oft in Gruppen von 2 bis 20 Individuen vorkommt. Am Standort Wildenstein blühten im Sommer 2013 76 Individuen (ca. 4 Individuen/100 m^2), in Boden dagegen nur 35 (ca. 2 Individuen/ 100 m^2; siehe auch Abb. 1).

Der Vergleich der gemessenen morphologischen Parameter zwischen den beiden Populationen ergab zwar einen signifikanten Unterschied zwischen der mittleren Höhe der Individuen (zweiseitiger t-Test, p=0.03), nicht jedoch zwischen der Höhe der ersten Blüte (zweiseitiger t-Test, p=0.199) und der Anzahl der Blüten (zweiseitiger t-Test, p=0.376). Der Höhenunterschied zwischen den Populationen ist wahrscheinlich auf den Umstand zurückzuführen, dass in Wildenstein die Blütentriebe erst durch eine dicke Laubschicht durchwachsen müssen, bevor die Blüten den Bestäubern zugänglich gemacht werden können. In allen anderen gemessenen Merkmalen scheint die Art überraschend konstant zu sein (Abb. 7 A).

Der mittlere ♂ und ♀ FE war für eine Täuschorchidee in beiden Populationen sehr hoch, erreichte jedoch nie den manchmal in der Literatur zitierten Wert von 100 %. Der mittlere ♂ FE lag in Boden bei 51,04 %, während in Wildenstein der Wert 59,72 % betrug, wobei der Unterschied statistisch nicht signifikant ist (zweiseitiger t-Test, p=0.669). Der mittlere ♀ FE weist ein ähnliches Muster auf, in Boden betrug der mittlere ♀ FE 64,58 %, während der Wert bei Wildenstein 62.78 % erreichte (zweiteiliger t-Test, p=0.891). Die Bestäubungseffektivität in der *Epipogium-aphyllum*-Population bei Boden war mit 1,07 nicht signifikant höher als die von Wildenstein, wo der Wert 0,83 betrug (zweiseitiger t-Test, p=0.48) (Abb. 7B).

Die Manipulationsversuche ergaben eindeutige Ergebnisse zur Bestäubungsbiologie von *Epipogium aphyllum* (Abb. 8), dabei sind diese zwischen den zwei untersuchten Populationen kongruent. Der mittlere Fruchtansatz war zwischen den drei Manipulationsgruppen in beiden Populationen signifikant unterschiedlich ($ANOVA_{Boden}$, p=0,00; $ANOVA_{Wildenstein}$, p=0.026). Der mittlere Fruchtansatz der spontan selbstbestäubten Pflanzen lag bei 0 % in Boden und 8 % in Wildenstein und

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.zobodat.at

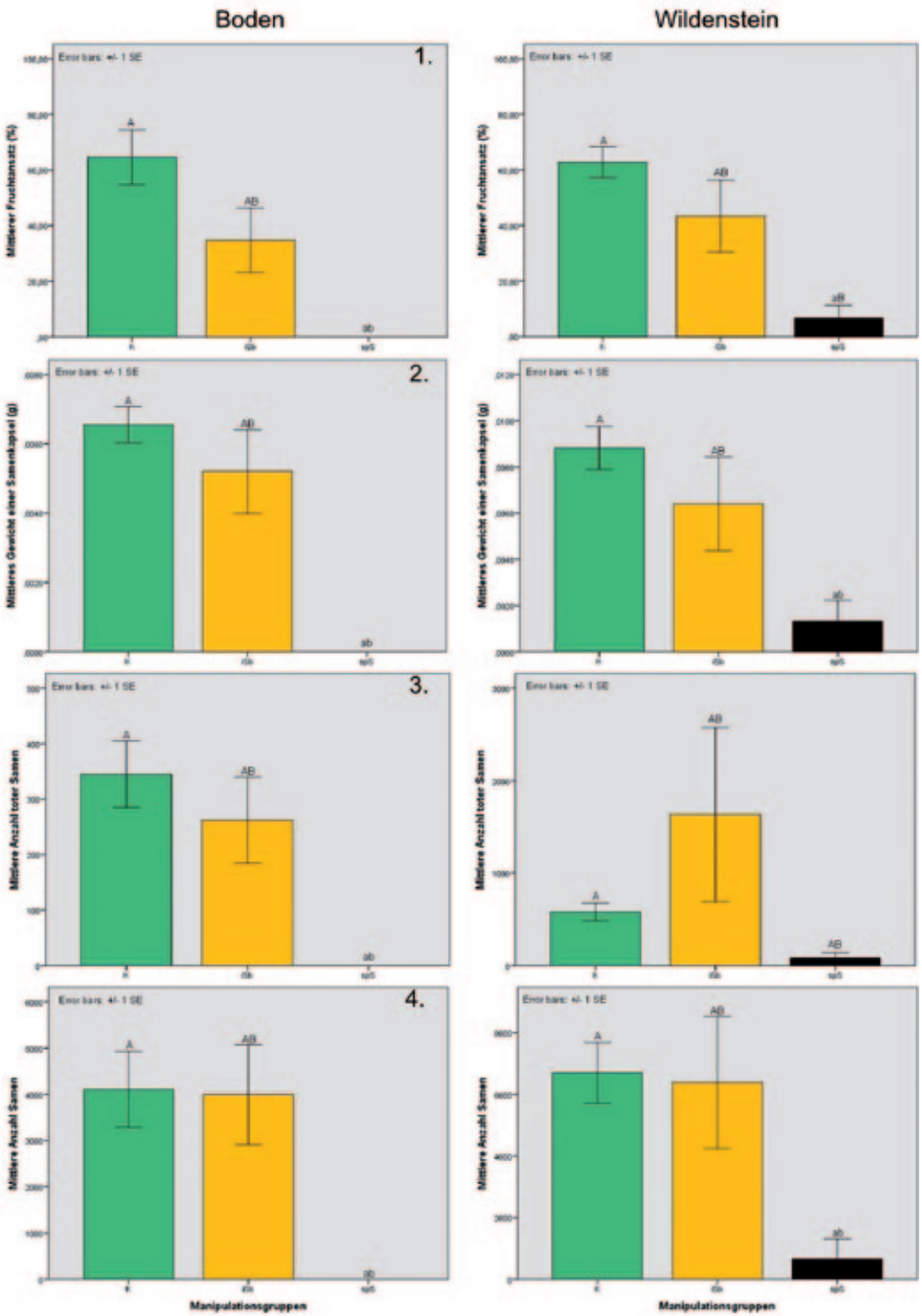

Abb. 8: Ergebnisse der Manipulationsversuche für *Epipogium aphyllum* bei Boden und Wildenstein. 1. Mittlerer Fruchtansatz (%). 2. Mittleres Gewicht einer Samenkapsel (g). 3. Anzahl nicht lebender (toter)/ Samen/ Kapseln. 4. Gesamtanzahl Samen/Kapsel. Die Buchstaben geben den Signifikanzwert der Vergleiche an.

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.zobodat.at

war signifikant niedriger als der Wert der Kontrolle, welcher 64,58 % bei Boden und 62,78 % bei Wildenstein betrug (ANOVA, Post-hoc-Bonferroni-Test, p_{Boden}=0,024; $p_{Wildenstein}$=0,00). Der mittlere Fruchtansatz der induziert selbstbestäubten Pflanzen war in beiden Populationen zwar deutlich niedriger als der der Kontrolle, der Unterschied ist jedoch knapp nicht signifikant in Boden (ANOVA, Post-hoc-Bonferroni-Test, p=0,076) und nicht signifikant in Wildenstein (ANOVA, Post-hoc-Bonferroni-Test, p=0,294). Der Unterschied zwischen dem mittleren Gewicht der Samenkapseln der drei Manipulationsgruppen war in beiden Populationen signifikant ($ANOVA_{Boden}$, p=0,00; $ANOVA_{Wildenstein}$, p=0,001). In Boden hatten die spontan selbstbestäubten Pflanzen keinen Fruchtansatz und somit auch keine Samen. In Wildenstein war das mittlere Gewicht der Samenkapseln der spontan selbstbestäubten Pflanzen ($G_{Wildenstein}$=0,00133g) signifikant kleiner als die der Kontrolle (ANOVA, Post-hoc-Bonferroni-Test, p=0,001). Zwischen dem mittleren Gewicht der Samen der induziert selbstbestäubten Pflanzen (G_{Boden}=0,0052g; $G_{Wildenstein}$=0,0064g) und der Kontrolle (G_{Boden}= 0,0065g; $G_{Wildenstein}$=0,0088g) gab es einen geringen, aber nicht signifikanten Unterschied in beiden Populationen (ANOVA, Post-hoc-Bonferroni-Test, p_{Boden}=0,664; $p_{Wildenstein}$=0,614).

Die mittlere Zahl von Samen/Kapsel bei der Kontrollgruppe lag in der Population bei Boden zwischen 1704 und 8706, während in der Population bei Wildenstein die Zahlen zwischen 784 und 9.698 Samen/Kapsel schwankten. *Epipogium aphyllum* zeigte sowohl in der Population bei Boden als auch bei Wildenstein einen signifikanten Unterschied zwischen den Manipulationsgruppen ($ANOVA_{Boden,}$ p=0,02; $ANOVA_{Wildenstein}$, p=0,09). Bei Boden produzierten die spontan selbstbestäubten Pflanzen keine Samen, während die induziert selbstbestäubten Pflanzen mit 3.999,96 Samen/Kapsel fast genauso viele Samen bildeten wie die Kontrolle (ANOVA, Post-hoc-Bonferroni-Test, p=1). Bei Wildenstein produzierten die spontan selbstbestäubten Pflanzen 785 Samen/Kapsel und somit signifikant weniger als die Kontrolle (ANOVA, Post-hoc-Bonferroni-Test, p=0,015), während die induziert selbstbestäubten Pflanzen ungefähr die gleiche Anzahl an Samen wie die Kontrolle bildeten, nämlich 6.381,2 im Vergleich zu 6.704 Samen/Kapsel (ANOVA, Post-hoc-Bonferroni-Test, p=1). Die Viabilität der Samen ist in beiden Populationen sehr hoch und schwankt zwischen 71 % und 94 %. Die Anzahl nicht lebender (toter) Samen/Kapsel war nicht signifikant unterschiedlich zwischen den induziert selbstbestäubten Pflanzen und der Kontrolle (ANOVA, Post-hoc-Bonferroni-Test, p=0,939). In Wildenstein war der Unterschied zwischen den Manipulationsgruppen nur knapp nicht signifikant (ANOVA, p=0,093), wobei er bei induziert selbstbestäubten Pflanzen deutlich höher war als bei der Kontrolle und selbstbestäubten Pflanzen (Abb. 8).

Malaxis monophyllos

Es wurden ursprünglich drei Populationen dieser Art untersucht, eine bei Boden und zwei bei Lavamünd. Die meisten Individuen begannen in allen Populationen in der ersten Juli-Woche zu blühen. Eine der Populationen bei Lavamünd wurde jedoch einige Tage nach dem Beginn der Manipulationsversuche durch das Abmähen der Straßenböschung vollständig zerstört. Diese Population kann daher nur für den Vergleich der mor-

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.zobodat.at

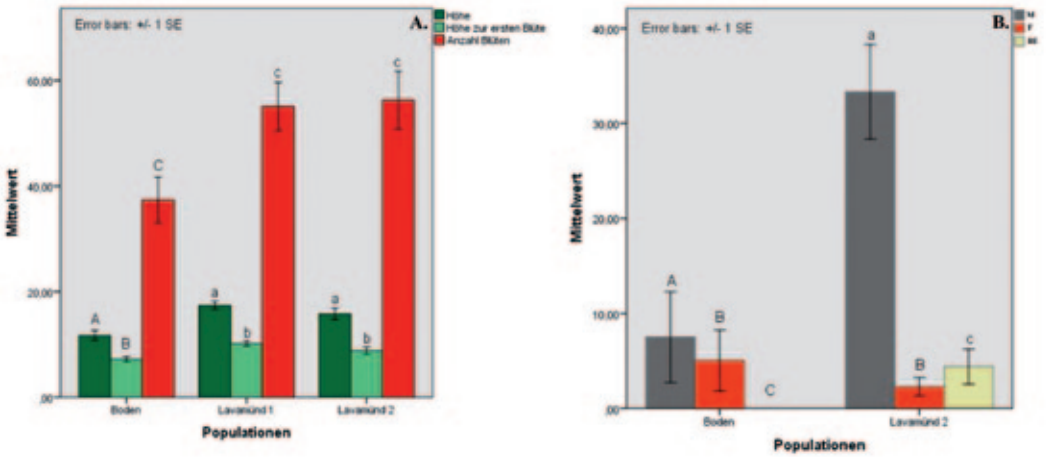

Abb. 9:
A. Vergleich der Mittelwerte der gemessenen morphologischen Parameter und B. des mittleren Fortpflanzungserfolgs zwischen den zwei untersuchten Populationen von *Malaxis monophyllos*. Um die Darstellung zu erleichtern, wurde die Bestäubungseffektivität um den Faktor 100 vergrößert. Groß- und Kleinbuchstaben zeigen den Signifikanzwert der Vergleiche an.

phologischen Populationsparameter in Betracht gezogen werden. An allen untersuchten Standorten kommt *Malaxis monophyllos* fast ausschließlich an steilen Straßenböschungen in Begleitung von *Dactylorhiza fuchsii* vor. Obwohl die Art sicherlich von einem an ihrer Phänologie angepassten Mähtermin profitiert, führt ein zu früher Mähtermin zum Verlust des gesamten sexuellen Fortpflanzungspotenzials. Da sich die Art auch vegetativ vermehren kann, scheint sie noch einige Jahre an unpassend gemähten Standorten überleben zu können, wie lange ist eine Frage, die noch offen bleibt. Bei Boden lagen die einzelnen Individuen weit auseinander und die Population betrug insgesamt nur 10 Individuen. Die Populationen bei Lavamünd waren hingegen auf sehr kleine Flächen beschränkt und zählten 31 beziehungsweise 69 Individuen. Erwartungsgemäß war die Populationsdichte bei Boden mit 0,31 Individuen/100 m^2 am kleinsten, wohingegen bei Lavamünd 15,5 Individuen/100 m^2 beziehungsweise 22,7 Individuen/100 m^2 festgestellt wurden (siehe auch Abb. 1).

Bezüglich der gemessenen morphologischen Merkmale zeigten die Population bei Boden und die von Lavamünd signifikante Unterschiede, wobei die zwei Populationen bei Lavamünd einander sehr ähnlich waren (Abb. 9A). Die Pflanzen bei Boden waren signifikant kleiner als die der zwei Populationen bei Lavamünd (zweiseitiger t-Test, p=0,001, p=0,039), hatten eine längere Infloreszenz (zweiseitiger t-Test, p=0,001, p=0,073) und weniger Blüten (zweiteiliger t-Test, p=0,043, p=0,053). Hingegen unterschieden sich die zwei Populationen von Lavamünd nicht voneinander (zweiseitiger t-Test, $p_{Höhe}$=0,228, $p_{Höhe\ bis\ zur\ ersten\ Blüte}$=0,11, $p_{Anzahl\ Blüten}$=0,866).

Da die erste Population bei Lavamünd frühzeitig zerstört wurde, konnte hier kein FE gemessen werden. In den zwei anderen Populationen war der ♂ und ♀ FE sehr unterschiedlich (Abb. 9B). Die Population bei Boden wies keinen ♂ FE auf, während der Wert in der Population bei Lavamünd 50,96 % betrug. Somit ist der ♂ FE in Boden signifikant kleiner als der in Lavamünd (zweiteiliger t-Test, p=0). Der ♀ FE zeigte ein entgegengesetztes Muster und lag bei 10,11 % in Boden und 5,7 % in Lavamünd, war aber nicht signifikant verschieden in den zwei Populationen (zweiteiliger t-Test, p=0.48). Die Bestäubungseffektivität betrug in

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.zobodat.at

Boden 0 und war somit signifikant kleiner als in Lavamünd, wo der Wert 0,11 erreichte (zweiteiliger t-Test, p=0,043).

Die Manipulationsversuche ergaben eindeutige Ergebnisse. Sowohl spontan selbstbestäubte als auch induziert selbstbestäubte Pflanzen bildeten keine Samenkapseln, während die Kontrolle einen Fruchtansatz von 10,11 % in Boden und 5,7 % in Lavamünd erreichte. Zum Zeitpunkt der Reife jedoch wurden in beiden Populationen keine Samen in den Fruchtkapseln gefunden. Auf die möglichen Ursachen für den Abbruch der Samenbildung wird im Kapitel Diskussionen näher eingegangen (siehe unten).

Hammarbya paludosa

Im Falle von *Hammarbya paludosa* konnte eine einzige Population in der Umgebung von Wernberg untersucht werden. Wie für diese Art charakteristisch, befanden sich die Individuen in einem Zwischenmoor, wobei die meisten Individuen auf den *Sphagnum*-Polstern im Randbereich zu finden waren (Abb. 4A). Die Population begann um den 23. Juli zu blühen und es konnten insgesamt 35 blühende und 2 vegetative Individuen gefunden werden, wobei die Populationsdichte 25 Individuen/100 m^2 betrug. Die Größe der Population könnte unterschätzt worden sein, denn obwohl in der näheren Umgebung der untersuchten Population keine *Hammarbya-palludosa*-Individuen gefunden wurden, konnte nicht das gesamte Moorgebiet begangen werden.

Die mittlere Höhe von *Hammarbya paludosa* bei Wernberg beträgt 8,5 cm, wobei die mittlere Länge der Infloreszenz 2,9 cm beträgt und jeweils ca.13 Blüten trägt (Abb. 10A). Die geringe Höhe der Pflanzen führt dazu, dass die Infloreszenz nur selten über die Begleitvegetation herausragt und meist alle Blüten etwas verborgen sind.

Der mittlere ♂ FE liegt bei 27,81 %, der ♀ FE hingegen nur bei 1,56 %. Infolge des sehr geringen ♀ FE ist auch die Bestäubungseffektivität mit 0,07 sehr niedrig (Abb. 10B). Die wenigen Blüten, welche bestäubt wurden, bildeten am Ende der Blütezeit keine Früchte und somit liegt der Fruchtansatz der Kontrollpflanzen bei 0 %. Die für spontane und induzierte Selbstbestäubung bestäubten Pflanzen bildeten ebenfalls keine Fruchtkapseln. Somit lag der gesamte Fortpflanzungserfolg in der Population 2013 bei 0 %.

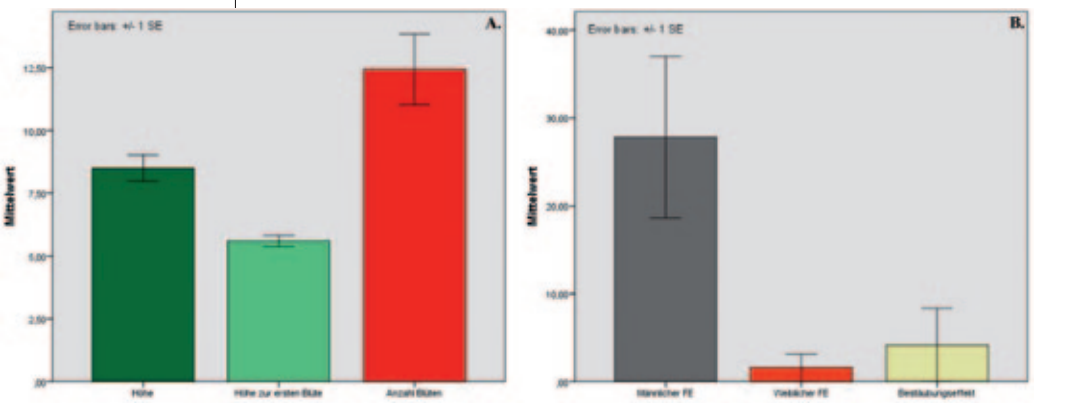

Abb. 10: A. Mittelwerte der gemessenen morphologischen Parameter und B. des mittleren Fortflanzungserfolgs der untersuchten Population von *Hammarbya paludosa*. Um die Darstellung zu erleichtern, wurde die Bestäubungseffektivität um den Faktor 100 vergrößert.

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.zobodat.at

Listera ovata

Listera ovata ist eine der häufigsten Orchideenarten in Kärnten und bevorzugt halbschattige, wechselfeuchte Standorte. Die untersuchte Population wuchs direkt an einer Straßenböschung am Rand eines lichten Kieferwaldes an der Villacher Alpenstraße zusammen mit *Platanthera bifolia* und *Dactylorhiza fuchsii*. Die Blütezeit begann 2013 Anfang Juli, wobei am untersuchten Standort 29 blühende und 9 vegetative Individuen gezählt wurden. Die Populationsdichte betrug 26 (Abb. 11) Individuen/100 m^2, wobei die meisten Individuen direkt an der Straßenböschung wuchsen und nur sehr wenige im Wald anzutreffen waren. *Listera ovata* erreichte an dieser Stelle eine mittlere Höhe von 38,81 cm, während die Länge der Infloreszenz 10,62 cm erreichte und ca. 34.87 Blüten umfasste (Abb. 11). Bei dieser Population wurde nur der ♀ FE gemessen. Dieser betrug eine Woche vor dem Ende des Versuchs für die Kontrollpflanzen 7,18 %. Auch diese Art hatte einen starken Fruchtkapsel-Verlust, bevor die Samen reifen konnten.

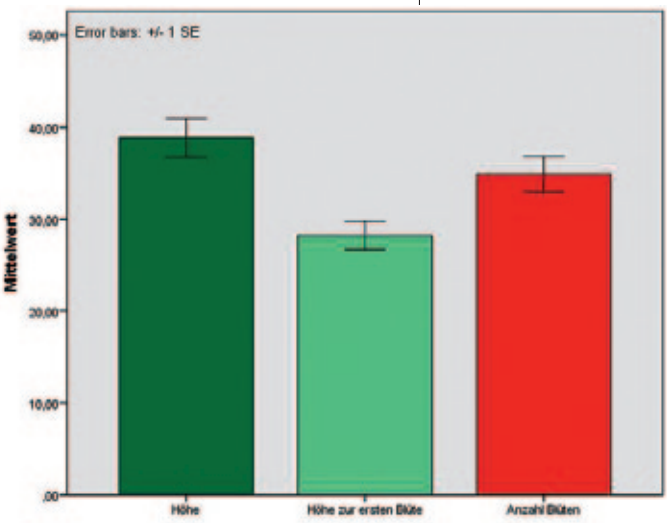

Abb. 11: Mittelwerte der gemessenen morphologischen Parameter für *Listera ovata* auf der Villacher Alpenstraße.

Der Vergleich der Manipulationsgruppen gab einen interessanten Einblick in die Bestäubungsbiologie von *Listera ovata* (Abb. 12). Allgemein wurde ein signifikanter Unterschied zwischen dem Fortpflanzungserfolg der Manipulationsgruppen festgestellt (ANOVA, p=0,007). Besonders auffallend war der extrem niedrige Fruchtansatz der Kontrollpflanzen am Ende der Blütezeit, welcher 1,88 % betrug. Induziert selbstbestäubte Pflanzen hatten dagegen einen signifikant höheren Fortpflanzungserfolg von 20,64 % (ANOVA, Post-hoc-Bonferroni-Test, p=0,03). Bei der Gruppe spontan selbstbestäubter Pflanzen konnte hingegen kein Fruchtansatz beobachtet werden, der Unterschied zur Kontrollgruppe war jedoch nicht signifikant (ANOVA, Post-hoc-Bonferroni-Test, p=1). Die durch Geitonogamie bestäubten Pflanzen zeigten einen nicht signifikant höheren Fortpflanzungserfolg als die Kontrolle (ANOVA, Post-hoc-Bonferroni-Test, p_G=1, p_{KF1}=0,24, $p_{KF1/2}$=1). Die Pflanzen der KF1/2 hatten hingegen einen nicht signifikant kleineren Fortpflanzungserfolg als die KF1-Pflanzen (ANOVA, Post-hoc-Bonferroni-Test, p=1).

Auch zwischen dem mittleren Gewicht der Fruchtkapseln der fünf Manipulationsgruppen gab es signifikante Unterschiede (ANOVA, p=0), wobei sich auch in den nicht signifikanten Ergebnissen interessante Trends ablesen lassen. Die Fruchtkapseln der Kontrollpflanzen waren mit ca. 0,925 mg/Kapsel nicht signifikant schwerer als die der induziert und spontan selbstbestäubten Pflanzen (ANOVA, Post-hoc-Bonferroni-Test, p_{iSb}=1, p_{spS}=0,852). Hingegen waren die Samenkapseln der Kon-

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.zobodat.at

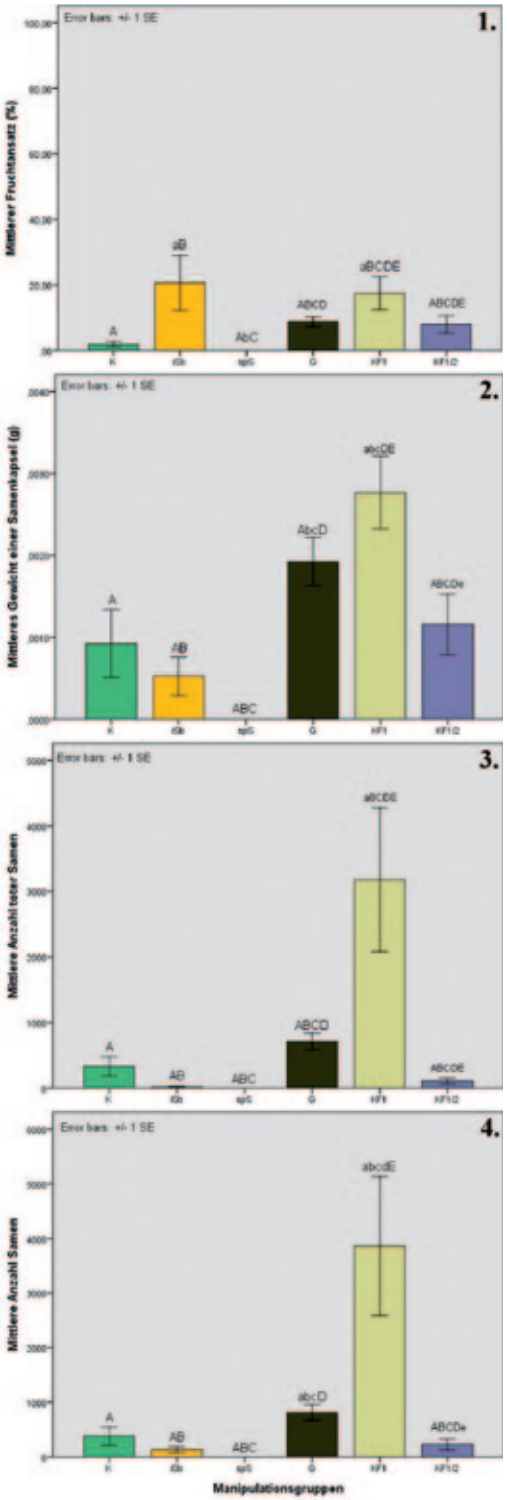

Abb. 12: Ergebnisse der Manipulationsversuche für *Listera ovata*. 1. Mittlerer Fruchtansatz (%). 2. Mittleres Gewicht einer Samenkapsel (g). 3. Anzahl toter/nicht lebensfähiger Samen/Kapsel. 4. Gesamtanzahl Samen/Kapsel. Die Buchstaben geben den Signifikanzwert der Vergleiche an.

trolle und die der induziert und spontan selbstbestäubten Pflanzen leichter als die der durch Geitonomagie bestäubten Pflanzen (ANOVA, Post-hoc-Bonferroni-Test, p_K=0,401, p_{iSb}=0,033, p_{spS}=0,002). Die Samenkapseln der KF1/2-Gruppe waren hingegen signifikant leichter als die der KF1-Gruppe (ANOVA, Post-hoc-Bonferroni-Test, p=0,024).

Die Anzahl der Samen/Kapsel unterschied sich signifikant zwischen den Manipulationsgruppen (ANOVA, p=0), wobei die höchste Anzahl von der KF1-Gruppe mit 3862 Samen/Kapsel erreicht wurde. Die Kontrolle erreichte mit 377 Samen/Kapsel eine nicht signifikant höhere Anzahl Samen als die induziert (130 Samen/Kapsel) und spontan selbstbestäubten Pflanzen (0 Samen/Kapsel) (ANOVA, Post-hoc-Bonferroni-Test, p_{iSb}=1, p_{spS}=0,33). Die durch Geitonogamie bestäubten Pflanzen hatten eine nicht signifikant höhere Anzahl Samen/Kapsel als die Kontrolle (ANOVA; Post-hoc-Bonferroni-Test, p=0,087). Die KF1/2-Gruppe hatte hingegen eine signifikant kleinere Anzahl Samen/Kapsel als die KF1-Gruppe (ANOVA, Post-hoc-Bonferroni-Test, p=0). Die Anzahl toter Samen/Kapsel zeigte den gleichen ungefähren Trend wie die Gesamtzahl der Samen und war in der Kontrollgruppe bzw. in der KF1-Gruppe am höchsten (siehe Abb. 12).

Bestäubungsbiologie

Epipogium aphyllum: Die untersuchten Populationen wuchsen an Standorten, die sehr arm an potenziellen Bestäubern waren. Bei dem ersten beobachteten Besucher handelte es sich um eine Schwebfliege, womöglich ein Vertreter der Gattung *Meliscaeva*, die für mehrere Minuten die Blüten (vor allem die Oberfläche der Lippe) nach Nektar absuchte. Diese Art ist jedoch zu klein, um als Bestäuber in Frage zu kommen (siehe auch Claessens & Kleinen 2011). Bei Boden wurden hingegen

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.zobodat.at

Arbeiterinnen der Ackerhummel *(Bombus pascuorum)* und der Wiesenhummel *(Bombus pratorum)* bei der Bestäubung beobachtet. Ackerhummeln wurden schon von Vöth (1994) bei der Bestäubung von *Epipogium aphyllum* beobachtet, die Wiesenhummel ist dagegen meines Wissens nach ein Neufund. Beide Arten sind Ubiquisten und in ganz Europa weit verbreitet (Michener 2000), die Arbeiterinnen besuchten die Blüten von *Epipogium aphyllum* in den späten Vormittagsstunden auf der Suche nach Nektar, landeten bzw. drehten sich mit dem Rücken nach unten auf der Lippe und versuchten mit ihrem Rüssel den nicht vorhandenen Nektar aus dem Sporn zu entnehmen. Dabei berührten sie mit dem Kopf das Viscidium und entnahmen beim Verlassen der Blüte die Pollinien. Die beobachtete *B.-pratorum*-Arbeiterin trug bereits Pollinien von einer anderen *Epipogium*-Pflanze. Beide Arbeiterinnen flogen zuerst die höchste offene Blüte an. An beiden Standorten wurden nur sehr wenige Hummeln beobachtet, daher wurden auch ex-situ Versuche mit den Bestäuberarten sowie anderen im Gebiet vorkommender Arten durchgeführt, keine schien sich jedoch im Beisein belohnender Arten für die Orchidee zu interessieren. Zusätzlich wurde die österreichische Hummelsammlung des Naturhistorischen Museums in Wien auf Pollinien von *Epipogium* untersucht, leider ohne Erfolg.

Malaxis monophyllos: Auch für diese Art wurden sowohl in-situ als auch ex-situ Bestäubungsversuche durchgeführt. Bei Lavamünd konnte in den frühen Abendstunden eine Pilzmücke, womöglich ein Vertreter der Gattung *Mycomya*, beim Blütenbesuch beobachtet werden (siehe auch Claessens & Kleynen 2011). Diese flog in Bodennähe auf die Pflanze zu, besuchte jedoch nur eine einzige Blüte im oberen Drittel des Blütenstandes und es konnte leider nicht festgestellt werden, ob dabei eine Pollinienentnahme oder gar Bestäubung stattfand.

Hammarbya paludosa: Für diese Art wurden, wegen der sehr spezialisierten Lebensraumansprüche, nur in-situ Bestäuberbeobachtungen durchgeführt. Es konnten jedoch keine Blütenbesuche beobachtet werden. Eine kleine, noch unbestimmte Gnitze (möglicherweise die Gattung *Sciara*) zeigte kurzfristig Interesse an den Blüten, doch es fand, obwohl der Besucher von der Größe her geeignet schien, keine Pollinienentnahme oder Bestäubung statt.

Diskussionen

Epipogium aphyllum:

Diese Art konnte an zwei ökologisch unterschiedlichen Standorten untersucht werden. Bei Wildenstein kam *Epipogium apyllum* in einem sehr dichten Rotbuchen-Tannen-Wald vor und war während des gesamten

Tab. 5: Zusammenfassung von Daten zum Fortpflanzungserfolg der untersuchten Arten aus der Literatur (umgerechnet aus Claessens & Kleynen 2011).

Art	Population	Autoren	♂ FE (%)	♀ FE (%)
Epipogium aphyllum	Wildenstein (AU)	Claessens and Kleynen 2005	51,81	62,65
	? (AU)	Claessens and Kleynen 2011	56,14	?
	Schweizer Jura (CH)	Ulrich 2008	?	30–40
	Schweizer Alpen (CH)	Claessens and Kleynen 2011	?	20–30
	Kem-Ludskij Archipel, Russland (RU)	Kopylov-Gus'kov et al. 2006	12	?
Malaxis monophyllos	Mittenwald (DE)	Claessens and Kleynen 2011	87	54
Hammarbya paludosa	Libin (BE)	Claessens and Kleynen 2011	68	21
	Attlesee (AU)	Claessens and Kleynen 2011	74	45

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.zobodat.at

Blühzeitraums die einzige blühende Art im Unterwuchs des Waldes. Nur am Rande des zur Population führenden Forstweges kamen einige belohnende Arten vor. Auf diesen dominierten vorwiegend Hummeln, Honigbienen und Schwebfliegen als Besucher. Bei Boden kam die Art in einem relativ lichten Fichtenwald vor. Es gab allerdings wie in Wildenstein nur wenig belohnende Arten, deren Vorkommen sich auf den nahegelegenen Straßenrand und den benachbarten extensiven Kuhweiden beschränkte. Auch hier dominierten Hummeln die Bestäuberfauna. Da Hummeln bereits in der Literatur (Vöth 1994, Ulrich 2008, Claessens & Kleinen 2005, 2011) als die Hauptbestäuber von *Epipogium aphyllum* angegeben wurden, lag die Vermutung nahe, dass auch in den untersuchten Populationen Hummeln auf der Suche nach Nektar die Blüten von *Epipogium aphyllum* anflogen und dabei bestäubten. Wir konnten diese Vermutung bestätigen. Zwei Arbeiterinnen von *Bombus pascuorum* und *B. pratorum* wurden beim Bestäuben von *Epipogium*-Blüten bei Boden beobachtet. Dabei trug eine der Arbeiterinnen von *Bipratorum* bereits Pollinien von einem früheren Blütenbesuch. Wenn bereits Vöth (1994) und Ulrich (2008) *B. pascuorum* als Bestäuber von *Epipogium aphyllum* angeben, so handelt es sich bei der Beobachtung von *B. pratorum* um einen Neufund. Bei Wildenstein beobachteten Claessens & Kleynen (2011) *B. terrestris* beim Bestäuben einer *Epipogium*-Blüte. In der Literatur werden außerdem noch *B. soroeensis* ssp. *proteus* und möglicherweise *B. hortorum* als Bestäuber angegeben (Claessens & Kleynen 2011). Alle angegebenen Bestäuberarten, mit der Ausnahme von *B. soroeensis* ssp. *proteus*, sind relativ häufig, weit verbreitet und ökologisch wenig spezialisiert (Michener 2000). Dies weist darauf hin, dass es, während *Epipogium aphyllum* sich auf die Anlockung von Hummeln als Bestäuber spezialisiert hat, es keine lokale Spezialisierung auf bestimmte Hummelarten zu geben scheint. Die Hummeln besuchen die Blüten von *Epipogium aphyllum* auf der Suche nach Nektar. Doch produziert *Epipogium aphyllum* wahrscheinlich kein oder nur sehr wenig Nektar (Claessens & Kleynen 2011), Stattdessen scheint sich diese Art auf eine allgemeine Nektartäuschung-Strategie spezialisiert zu haben. Die Täuschung beruht auf die Verwendung von allgemeinen Signalen (meistens Farbsignale), welche die Bestäuber mit dem Vorhandensein von Nektar verbinden. Ungewöhnlich ist im Falle von *Epipogium* das Vorhandensein eines recht charakteristischen Blütenduftes. Die meisten Nektartäuschorchideen produzieren keine Duftstoffe, da die Bestäuber in der Lage sind, sich diese viel leichter zu merken und somit mit der Zeit lernen, die Blüten zu meiden (e. g., Wright & Schiestl 2009). Die Bedeutung von visuellen und olfaktorischen Signalen für die spezifische Anlockung von Hummeln als Bestäuber ist noch viel zu wenig erforscht worden.

Während unserer ex-situ Bestäubungsexperimente lehnten alle getesteten Hummelarten inklusive der Bestäuber *B. pascuorum* und *B. terrestris Epipogium* Blüten ab, wenn sie andere Nektar bietende Pflanzen besuchten. Daher scheint diese Art nur dann Chancen auf Bestäubung zu haben, wenn sie an ihrem Standort keine Konkurrenz durch nektarbietende Pflanzen hat. Dies könnte, neben einer durch den Mykorrhyza-Pilz bedingten ökologischen Spezialisierung, sowohl eine Erklärung für die etwas außergewöhnlichen Standortansprüche von *Epipogium* sein, als auch für die Spezialisierung auf Hummeln. Hummeln sind wohl einige

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.zobodat.at

der wenigen Hymenopteren-Arten, welche in den schattigen und vergleichsmäßig kühlen Lebensräumen von *Epipogium aphyllum* aktiv sind. Doch dies bedeutet keinesfalls, dass Hummeln in diesen Lebensräumen häufig anzutreffen sind, es scheint eher, dass einzelne Arbeiterinnen diese, auf der Suche ergiebiger Nektarquellen, hin und wieder durchqueren (worauf auch unsere eigenen Beobachtungen deuten). An den beiden untersuchten Standorten waren Hummeln nur selten zu beobachten. Umso erstaunlicher war der sehr hohe Bestäubungserfolg. Sowohl der männliche als auch der weibliche Fortpflanzungserfolg war für eine Täuschblume überdurchschnittlich hoch (Tremblay et al. 2005, Scopece et al. 2010). Noch interessanter war, dass der weibliche Fortpflanzungserfolg größer war als der männliche. Dies könnte ein Artefakt sein, der dadurch entstanden ist, dass der männliche Fortpflanzungserfolg während des zweiten Drittels der Blütezeit und der weibliche am Ende gemessen wurde. Allerdings ist es wahrscheinlicher, dass trotz einer möglichen Unterschätzung des männlichen Fortpflanzungserfolges das beobachtete Muster erhalten bleibt (siehe auch Tremblay et al. 2005). Der höhere weibliche Fruchtansatz spiegelt sich auch in der sehr hohen Bestäubungseffektivität wider, welche darauf hinweist, dass Hummeln, die Pollinarien entnahmen, sehr oft mehr als nur eine *Epipogium*-Blüte wiederbesucht haben. Dies deutet auf eine extrem effektive Bestäubungsanlockung hin. Die gemessenen Werte sind dabei ähnlich mit denen, die Claessens & Kleynen 2005 in Wildenstein gemessen haben, aber deutlich höher als andere Angaben aus der Literatur (Tabelle 5). Die Angaben, wonach der Fruchtansatz zwischen 0 und 56,1 (100) % (Perko 2004, Claessens & Kleynen 2011) variiert, lassen jedoch darauf schließen, dass die Unterschiede im Fortpflanzungserfolg auf die unterschiedliche jährliche Zusammensetzung, Effektivität und/oder Häufigkeit der Bestäuberfauna an den jeweiligen Standorten beruhen könnten. Wegen der seltenen Bestäubungsbeobachtungen ist es noch nicht möglich zu sagen, wie das Bestäuberspektrum zwischen Populationen an unterschiedlichen Standorten variiert und wie sich dies auf den Fortpflanzungserfolg der Art auswirkt. Dies wäre allerdings ein äußerst spannendes Forschungsthema.

Der hohe Fortpflanzungserfolg zeigt, dass zumindest in den günstigen Jahren, in denen überhaupt Blüten gebildet werden, sexuelle Fortpflanzung eine bedeutende Rolle für den Bestand und die Ausbreitung der Art spielt. Dabei muss man aber nicht außer Acht lassen, dass sich die Art auch sehr stark vegetativ vermehren kann und dadurch nicht ausschließlich auf sexuelle Fortpflanzung angewiesen ist. Die Bedeutung vegetativer vs. sexueller Bestäubung für den Fortbestand von *Epipogium-aphyllum*-Populationen sollte noch weiter untersucht werden. Angaben aus der Literatur, wonach *Epipogium aphyllum* autogam oder zumindest teilweise autogam ist, konnten wir nicht bestätigen. Pflanzen, die im Knospenstadium mit feinmaschigem Netz isoliert wurden, zeigten keinen Fruchtansatz. Einzige Ausnahme war eine Blüte einer Pflanze aus Wildenstein, die scheinbar selbstbestäubt war, aber viel weniger Samen bildete als die Kontrolle. Was wir bei diesem Einzelfund nicht ausschließen können ist, dass die Selbstbestäubung durch den Landeversuch einer Hummel verursacht wurde. Angaben, wonach Fruchtansätzen von 100 % festgestellt wurden, sind zwar selten, scheinen jedoch hin und wieder

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.zobodat.at

aufzutreten (unter anderem auch in der Population bei Wildenstein, siehe Perko 2004). Das dies auf Autogamie zurückzuführen ist, scheint wegen der Lage der Pollinien zur Narbe unwahrscheinlich (siehe auch Claessens & Kleynen 2011). Da die Art jedoch selbstkompatibel ist, könnte es sein, dass durch Bestäuber induzierte Selbstbestäubung und/oder Geitonogamie durch den kontinuierlichen Besuch der wenigen Blüten/Infloreszenz durch die Bestäuber stattfindet. Durch die große Oberfläche der Narbe könnten Massulae theoretisch noch bevor die Pollinien in ihre endgültige Position am Kopf der Bestäuber gelangen transferiert werden. Diese Möglichkeit und deren Folgen für die genetische Vielfalt der Populationen müsste allerdings noch genauer untersucht werden. Es ist noch interessant zu vermerken, dass die zwei anderen Vertreter der Gattung *Epipogium*, *E. roseum* und *E. japonicum*, autogam sind (Zhou et al. 2012, Taylor & Roberts 2011). Ohne eine gut aufgelöste und begründete Phylogenie ist es jedoch nicht möglich, genauer auf die Evolution von Autogamie und Allogamie der Gattung einzugehen.

Induziert selbstbestäubte Pflanzen hatten einen relativ hohen Bestäubungserfolg, doch war dieser in beiden Populationen niedriger als bei der Kontrolle. Auch das mittlere Gewicht der Samenkapseln induziert selbstbestäubter Pflanzen war etwas kleiner als bei der Kontrolle. Für die Viabilität der Samen haben wir in den beiden Populationen recht unterschiedliche Ergebnisse erhalten. In Boden war die Anzahl toter Samen/Kapsel induziert selbstbestäubter Pflanzen etwas kleiner als bei der Kontrolle, wohingegen bei Wildenstein deutlich mehr Samen nicht lebensfähig waren. Wie auch Geitler (1956) konnten wir keinen Unterschied zwischen der Gesamtanzahl an Samen/Kapsel zwischen induziert selbstbestäubten Pflanzen und der Kontrolle feststellen. Insgesamt scheint es jedoch, dass sich Selbstbestäubung, zumindest unter bestimmten ökologischen Voraussetzungen, leicht negativ auf den Fortpflanzungserfolg der Art auswirken könnte. Wir konnten in der Litaratur keine Angaben bezüglich der Anzahl von Samen/Kapseln finden, doch liegen die in der vorliegenden Untersuchung erhaltenen Zahlen von 4108 bzw. 6704 Samen/Kapsel (für die Kontrolle) über den meisten von anderen Arten bekannten Werten (Arditti & Ghani 1999). Die höchste gezählte Anzahl von 18.146 Samen/Kapsel wurde bei einer induziert selbstbestäubten Pflanze gezählt. Dies deutet darauf hin, dass die Samenproduktion durch die Anzahl der durch die Bestäuber übertragenen Massulae limitiert ist (Tremblay et al. 2005). Hochgerechnet könnte eine Pflanze mit 3 Blüten bis zu 20.000, eine Population wie die in Wildenstein bis zu 1.500.000 Samen in einer Blühsaison produzieren. Selbst wenn die Überlebenswahrscheinlichkeit der Samen gering ist, überleben wahrscheinlich genügend Samen, um den Fortbestand und die Ausbreitung der Population unter normalen Bedingungen zu sichern. Trotzdem wäre es spannend zu wissen, wie viele der produzierten Samen wieder zur Blüte kommen. Das ist eine Aufgabe, die jedoch bei einer so unregelmäßig blühenden Art wie *Epipogium* unmöglich scheint.

Epipogium aphyllum ist sicherlich eine der enigmatischsten europäischen Orchideen. Unsere Untersuchungen bestätigen, dass die Art allogam ist und ausschließlich von Arbeiterinnen der Gattung *Bombus* bestäubt wird. Dabei scheint die Bestäuberanlockung auf eine allgemeine

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.zobodat.at

Nektartäuschstrategie zu beruhen. Der Fortpflanzungserfolg in den untersuchten Populationen erreichte die größten für diese Art bekannten Werte, welche die anderer Täuschorchideen deutlich übertreffen. Der hohe Fortpflanzungserfolg von *Epipogium aphyllum* kann womöglich darauf zurückgeführt werden, dass an ihren Standorten keine oder nur wenig belohnende Arten vorkommen und somit die Hummeln immer wieder die Blüten auf der Suche nach Nektar anfliegen. Sollten sich die Berichte von einer geringen Nektarproduktion bestätigen, könnte diese geringe Belohnung in einem sonst an belohnenden Arten armen Lebensraum sowie das Vorhandensein eines Blütenduftes für häufigere Besuche ausschlaggebend sein. Wenn die von *Epipogium aphyllum* angewendete Bestäubungsstrategie so erfolgreich ist, stellt sich die Frage, warum die anderen untersuchten Vertreter der Gattung autogam sind und wie Autogamie vs. Allogamie in der Gattung entstanden sind. Unglücklicherweise ist die Gattung *Epipogium* eines der Beispiele, an der bisher auch die molekularen phylogenetischen Untersuchungen gescheitert sind oder nur unzureichende Ergebnisse geliefert haben (Rothacker 2007). Um die Evolution dieser faszinierenden Gattung zu verstehen, sind wir jedoch auf gut aufgelöste phylogenetische Stammbäume angewiesen.

Malaxis monophyllos:

Die zwei untersuchten Standorte von *Malaxis monophyllos* lagen an moosigen Wegböschungen, wobei es zwischen den Populationen signifikante Unterschiede in der Populationsgröße und einzelnen morphologischen Parameter gab. Die Population bei Boden war deutlich individuenärmer als die bei Lavamünd, die Individuen waren kleiner und hatten eine längere, aber weniger dichte Infloreszenz. Die geringe Populationsgröße bei Boden scheint sich auch auf den Fortpflanzungserfolg ausgewirkt zu haben. Dieser lag deutlich unter dem der Population von Lavamünd. In beiden Populationen lag allerdings sowohl der männliche als auch der weibliche Fortpflanzungserfolg deutlich unter anderen bisher untersuchten Populationen (Tabelle 5; Claessens & Kleynen 2011). In Boden könnte der niedrige Fortpflanzungserfolg auf die kleine Populationsgröße und -dichte zurückzuführen sein (e. g., Wilcock & Neiland 2002), während in Lavamünd der deutlich höhere männliche Fortpflanzungserfolg darauf schließen lässt, dass die Bestäuber zwar sehr oft die Blüten besucht und Pollinien entnommen haben, jedoch selten zurückgekehrt sind, um diese auch zu bestäuben. *Malaxis monophyllos* wird als mutmaßliche hemitrope, myiophile Blume mit leichtem Fisch- bzw. Moschusgeruch bezeichnet (Füller 1976, Eberle 1982, Schick 1987). Paulus (200 5) hat im Rax-Gebiet (Ostalpen) wenigstens einige Besucher gesehen. Es handelte sich um kleine Dipteren aus der Familie der Trauermücken (Sciaridae) und kleine, nicht näher identifizierte Blumenfliegen (Anthomyidae). Claessens & Kleynen (2011) haben schließlich nachweisen können, dass *Malaxis monophylos* hauptsächlich von Pilzmücken bestäubt wird. Diese besuchen die Blüten in den frühen Abendstunden auf der Suche nach Nektar. Wegen der sehr kleinen Blüten konnte noch nicht einwandfrei nachgewiesen werden, ob *Malaxis monophyllos* ihre Bestäuber belohnt oder auf eine Form von Nektartäuschung zurückgreift. Wir konnten bei Lavamünd eine einzige Pilzmücke (möglicherweise *Mycomba fymbriata*) beim Anflug einer *Malaxis*-Pflanze beobachten.

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.zobodat.at

Sie flog die Pflanze in einem leichten Zickzackflug an und landete im oberen Drittel des Blütenstandes. Es war nicht festzustellen, ob dabei Pollinien entnommen oder die Blüte bestäubt wurde. Wie im allgemeinen für myophyle Orchideenarten charakteristisch, scheint auch hier die Bestäuberanlockung vorwiegend über den Duft zu funktionieren, die Zusammenstellung und Spezifizität dieser Duftstoffe ist jedoch noch immer unerforscht.

Die Manipulationsversuche haben gezeigt, dass *Malaxis monophyllos* allogam und wahrscheinlich selbst-inkompatibel ist. Selbstinkompatibilität ist bei Orchideen zwar sehr selten, doch wurde sie bereits in einer verwandten Art, *Malaxis massonii,* nachgewiesen (Aragon & Ackerman 2001). Die Drehung der Blüte hat dazu geführt, dass die Pollinien unter der Narbe liegen und somit eigentlich nicht mit ihr in Kontakt kommen können, wodurch Selbstbestäubung mechanisch verhindert wird (Claessens & Kleynen 2011). Selbstinkompatibilität könnte jedoch eine Anpassung an das Verhalten der Bestäuber sein. Beobachtungen haben gezeigt, dass Pilzmücken oft mehrere Blüten einer Infloreszenz besuchen, was zu induzierter Selbstbestäubung oder Geitonogamie führen kann. Selbstinkompatibilität führt dazu, dass selbstbestäubte Blüten keine Samen ausbilden und fördert somit die Fremdbestäubung, führt andererseits jedoch oft zu einem sehr geringen Fruchtansatz (Tremblay et al. 2005, Roberts 2007).

Obwohl der Fortpflanzungserfolg der meisten Orchideen vorwiegend bestäuberlimitiert ist, scheint bei *Malaxis monophyllos* auch Ressourcenlimitierung eine wichtige Rolle zu spielen. In beiden Populationen wurden zwar Samenkapseln gebildet, jedoch entwickelten sich diese nicht vollständig und bildeten auch keine Samen. Dies könnte auf einen akuten Wassermangel zurückzuführen sein, bedingt durch die sehr niedrigen Niederschläge und sehr hohen Temperaturen im Frühjahr und Sommer 2013.

Malaxis monophyllos ist der einzige Vertreter der Gattung *Malaxis* (über 300 Arten) in Europa (Delforge 2005). Sehr wenig ist über die Bestäubungs- und Fortpflanzungsbiologie dieser Art bekannt. Unsere Untersuchungen konnten dazu beitragen, die Bestäubung durch Pilzmücken in Kärnten zu bestätigen und zu zeigen, dass *Malaxis monopyllos* eine allogame Art ist, welche zudem selbstinkompatibel sein könnte. Der sehr niedrige beobachtete Fortpflanzungserfolg zusammen mit der überraschend starken Ressourcenlimitierung könnte dazu führen, dass unter ungünstigen klimatischen Bedingungen die untersuchten Standorte in Zukunft gefährdet sein könnten. Zudem stellt die frühzeitige Mahd der Straßenböschungen eine Gefahr für die sexuelle Vermehrung der Art dar. *Malaxis* hat zwar die Fähigkeit zur vegetativen Vermehrung, doch werden bei der Mahd oft auch die Blätter beschädigt. Eine frühzeitige Mahd könnte gegebenenfalls die vegetative Vermehrung fördern, doch über einen längeren Zeitraum könnte dies zum Aussterben der Populationen führen. Ein genaues Monitoring der Populationen wäre daher wünschenswert.

Hammarbya paludosa:

Hammarbya paludosa ist nah mit *Malaxis monophyllos* verwandt (Claessens & Kleynen 2011). Die Art ist in ihren Lebensraumansprü-

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.zobodat.at

chen stark auf Zwischen- und Hochmoore spezialisiert, wo sie zwischen den *Sphagnum*-Pölstern kaum auffällt (Perko 2004). Die untersuchte Population bei Wernberg war recht individuenreich, wobei auch der größte Teil der Pflanzen geblüht hat. Die Art wird von unterschiedlichen Dipteren bestäubt, wobei es noch unklar ist, wer die Hauptbestäuber sind. Reeves & Reeves (1984, 1985) schildern ihre Beobachtungen an dieser Orchidee aus den USA (Minnesota), wo die Art ebenfalls verbreitet ist. Sie beobachteten eine Pilzmücke (Mycetophilidae) als Bestäuber, zahlreiche Stechmücken (Culicidae), kleine Schlupfwespen und sogar kleine Bienen (Halictidae) als Besucher, die jedoch alle keine Pollinarien entnommen haben. Wir konnten nur einen Anflug durch eine kleine Diptere, womöglich ein Vertreter der Gattung *Sciara,* beobachten. Die Bestäuber besuchen die Blüten auf der Suche nach Nektar, der anscheinend in winzigen Tropfen auf der Lippe angeboten wird. Somit scheint es sich bei *Hammarbya paludosa* um eine belohnende Orchideen zu handeln, doch liegen keine genaueren Untersuchungen zur Nektarproduktion vor. Die Bestäuberanlockung erfolgt wahrscheinlich über olfaktorische Signale, auf kurzer Distanz könnten auch visuelle Signale (z. B. die Musterung der Lippe) eine Rolle spielen. Der Fortpflanzungserfolg dieser Art ist unter normalen Umständen recht hoch und erreicht für belohnende Arten charakteristische Werte (Scopece et al. 2010). Umso überraschender war der sehr niedrige Fortpflanzungserfolg in der untersuchten Population. Dabei lag der männliche Fortpflanzungserfolg unter 30 %, während der weibliche nicht einmal 2 % erreicht. Am Ende der Blütezeit entwickelten sich schließlich gar keine Fruchtkapseln. Ein über die Jahre stark schwankender Fruchtansatz ist jedoch für die Art charakteristisch, die Angaben aus der Literatur schwanken dabei zwischen 1 und 62 % (Reeves & Reeves 1984, Claessens & Kleynen 2011). Der niedrige Fortpflanzungserfolg lässt sich eigentlich nur durch geringe Bestäuberdichten erklären, welche durch den extrem trockenen Frühling und Frühsommer hervorgerufen wurden. Obwohl *Hammarbya monophyllos* sich auch vegetativ, mittels sogenannter Bulbillen, vermehren kann, konnten wir in der untersuchten Population keine derartigen Strukturen an den Blatträndern beobachten. Daher scheint in sehr ungünstigen Jahren der ausbleibende sexuelle Fortpflanzungserfolg nicht durch vegetative Vermehrung kompensiert werden zu können.

Die Manipulationsversuche deuten darauf hin, dass die Art allogam und auf Bestäuber angewiesen ist. Angaben aus der Literatur, wonach die Art autogam ist, konnten wir somit nicht bestätigen. Zusätzlich scheint es, dass *Hammarbya paludosa*, ähnlich wie *Malaxis monophyllos*, selbstinkompatibel ist. Um jedoch zu vermeiden, dass das Fehlen von Fruchtkapseln auf Ressourcenlimitierung zurückzuführen ist, sollten unsere Versuche in einem klimatisch günstigeren Jahr wiederholt werden.

Wie viele ökologisch spezialisierte Arten, reagiert auch *Hammarbya paludosa* sehr empfindlich auf klimatische oder strukturelle Veränderungen in ihrem Lebensraum. Fehlender oder sehr niedriger Fortpflanzungserfolg über mehrere Jahre hindurch könnte sich dramatisch auf die Überlebenschancen der Populationen auswirken, besonders wenn auch die vegetative Vermehrung ausbleibt. Leider gibt es zu wenige Langzeituntersuchungen, die uns ein klareres Bild über die Entwicklung der Populationen von *Hamarbya paludosa* geben könnten.

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.zobodat.at

Listera ovata:

Listera ovata ist eine der häufigsten und anpassungsfähigsten Orchideenarten Europas (Perko 2004, Delforge 2005). Die untersuchte Population kam am Rande eines Fichtenforstes auf einer Straßenböschung vor und war zum größten Teil in Blüte. Die Art produziert reichlich Nektar, der entlang des Mittelnervs der Lippe herabrinnt. Olfaktive Signale dienen der Fernanlockung, während der glänzende Nektar die bereits gelandeten Bestäuber zu den Pollinien bzw. der Narbe der Blüte leitet. Die Hauptbestäuber sind Vertreter der Ichneumonidae (Schlupfwespen), doch spielen auch Coleopteren und Dipteren eine Rolle in der Bestäubung. Die Art wird laut Literaturangaben sehr häufig von Insekten besucht (Paulus 2005, Brys et. al.2011), umso erstaunlicher war daher der sehr geringe Fortpflanzungserfolg, der in der untersuchten Population gemessen wurde. Dieser lag deutlich unter den bisher gemessenen Werten. Wir konnten den männlichen Fortpflanzungserfolg leider nicht messen, doch ist dieser in allen bisher gemessenen Populationen deutlich höher als der weibliche (Brys et. al. 2008). Somit scheint es, dass die Bestäuber zwar sehr häufig Pollinien entnehmen, aber viel seltener eine zweite Blüte besuchen, um diese zu bestäuben. Diese Vermutung wurde auch in anderen Populationen bestätigt, wenn auch hier die Bestäubungseffektivität deutlich höher lag als in der untersuchten Population (Brys et al. 2008). Sowohl der Fortpflanzungserfolg als auch die Bestäubungseffektivität sind für eine belohnende Art recht untypisch niedrig. Eine mögliche Erklärung wäre, dass die effektivsten nicht auch die häufigsten Bestäuber sind.

Die Manipulationsversuche haben bestätigt, dass die Art allogam und selbstkompatibel ist (Nilsson 1981, Brys et al. 2008, Claessens & Kleynen 2011), wobei induzierte Selbstbestäubung und Geitonogamie jedoch betreffend des Fruchtansatzes und der Samenproduktion keine deutlichen negativen Folgen zu haben scheinen. Überraschend war der sehr große Unterschied in der Anzahl der Samen/Kapsel zwischen den Kontroll- und den induziert fremdbestäubten Pflanzen, der darauf hinweist, dass der durch die Bestäuber übertragene Pollen nicht ausreicht, um eine maximale Bestäubung zu erreichen. Induziert immer fremdbestäubte Pflanzen haben zudem ca. den doppelten Fortpflanzungserfolg gehabt wie solche, die nur zur Hälfte fremdbestäubt wurden. Diese Beobachtungen deuten darauf hin, dass die untersuchte Population stark bestäuberlimitiert, aber nicht ressourcenlimitiert ist. Dazu passt auch die Beobachtung, dass nur wenige der produzierten Samenkapseln nachträglich abgeworfen wurden.

Listera ovata ist über ihr ganzes Verbreitungsgebiet sehr häufig, was wahrscheinlich auf ihre große ökologische Plastizität und die geringe Spezialisierung bezüglich ihrer Bestäuber beruht. Als Belohnung wird den Bestäubern reichlich Nektar angeboten. Dies führt allerdings dazu, dass sich einzelne Bestäuber länger auf einer Infloreszenz aufhalten und entweder durch den wiederholten Besuch derselben Blüte oder durch den Besuch mehrerer Blüten zu Selbstbestäubung und/oder Geitonogamie führen. Dies kann aus längerer Sicht zwar zur genetischen Verarmung der Population führen, erhöht aber zumindest kurzfristig den Fortpflanzungserfolg.

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.zobodat.at

Unsere Untersuchungen zeigen, dass die Art auf der Villacher Alpenstraße zwar bestäuberlimitiert, nicht jedoch ressourcenlimitiert ist. Langfristigere Untersuchungen wären notwendig, um zu zeigen, wie der Fortpflanzungserfolg über mehrere Jahre limitiert ist.

Schlussfolgerungen:

Die untersuchten Arten umfassen ein sehr breites ökologisches und bestäubungsbiologisches Spektrum, wobei jedoch alle vorwiegend durch das Vorhandensein und die Häufigkeit ihrer Bestäuber in ihrem Fortpflanzungserfolg limitiert sind. Dabei scheinen Hummeln die effektivsten Bestäuber zu sein, wohingegen Pilzmücken die geringste Bestäubungseffektivität aufweisen. Dabei scheint die Spezialisierung auf eine bestimmte Bestäubergruppe eine erfolgreichere Strategie (bezogen auf den Fortpflanzungserfolg und der Bestäubereffektivität) zu sein als die Anlockung eines weiteren Spektrums an Bestäubern. Fast alle untersuchten Arten, mit Ausnahme von *Listera ovata*, sind in der Lage, sich auch vegetativ zu vermehren und so für sexuelle Fortpflanzung ungünstige Jahre zu kompensieren. Dabei scheint vor allem bei *Epipogium aphyllum* die vegetative Vermehrung bedeutend zur Populationsgröße beizutragen. Eine Prognose zur Überlebenswahrscheinlichkeit der untersuchten Arten (ausschließlich *Listera ovata*) in Kärnten würde für *Epipogium aphyllum* wohl am günstigsten ausfallen, vorausgesetzt die Lebensräume bleiben erhalten. Die Standorte von *Malaxis monophyllos* werden vor allem durch frühzeitige Mahd gefährdet. Allerdings scheint die Art auch vergleichsmäßig stark ressourcenlimitiert zu sein, was in ungünstigen Jahren zum Abbruch der Samenbildung führen kann. Die Zerstörung und/oder Veränderung ihres Lebensraumes stellt für *Hammarbya paludosa* die größte Gefahr dar, da dadurch auch die Bestäuber betroffen sind. Für alle drei Arten wären langfristige Untersuchungen zu ihrer Fortpflanzungs- und Populationsbiologie wünschenswert, denn nur so kann ein genaues Bild über die Folgen von Veränderungen der Lebensräume sowie der Schwankungen in den Bestäuberpopulationen gewonnen und geeignete Schutzmaßnahmen ergriffen werden.

LITERATUR

Aragon S., Ackerman J. D. (2001): Density effects on the reproductive success and herbivority of *Malaxis massonii*. – Lindleyana 16(1): 3–12.

Arditti J., Ghani A. K. A. (1999): Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications. – New Phytologist 145(3): 367–421.

Brys R., Jacquemyn H., Hermy M. (2008): Pollination efficiency and reproductive patterns in relation to local plant density, population size, and floral display in the rewarding *Listera ovata* (Orchidaceae). – Botanical Journal of the Linnean Society 157: 713–721.

Claessens J., Kleynen J. (2005): Pollination in the European orchids: four examples. – Proceedings of the 18th World Orchid Conference Dijon – France: 572–577.

Claessens J., Kleynen J. (2011): The flower of the European orchid – Form and function. – Publishers Jean Claessens and Jacques Kleynen, Geulle.

Dafni A. (1992): Pollination Ecology: A practical approach. – Oxford University Press, Oxford.

Delforge P. (2005): Orchids of Europe, North Africa and the Middle East. – London: A&C Black.

Dank

An erster Stelle möchte ich mich beim Naturwissenschaftlichen Verein für Kärnten für die Finanzierung des dieser Arbeit zugrundeliegenden Projektes und bei o. Univ.-Prof. Dr. H. Paulus für das Korrekturlesen und die Ergänzung des Manuskripts bedanken. Herrn M. Perko, Mag. Dr. OStR Prof. H. Zwander, Ao. Univ.-Prof. Dr. H. Hartl, Univ.-Doz. Mag. Dr. W. Franz, Mag. G. Tritthart und H. Stärker bin ich für die wertvolle Unterstützung mit Informationen zu den Standorten und den Arten zu großem Dank verpflichtet. Für die Genehmigungen für die Durchführung der Experimente an den ausgewählten Standorten möchte ich mich herzlich bei der Familie Raspotnik (Wildenstein), Herrn S. Leitner (Boden) und Mag. R. Heuberger sowie Mag. D. Schöndorfer (Villacher Alpenstraße) bedanken. Schließlich möchte ich mich bei der Fam. Wieser für ihre fortlaufende Unterstützung herzlich bedanken.

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.zobodat.at

Eberle G. (1968): Die Orchideen der deutschen Heimat. 1968 (Senckenberg Buch 30). 84 Tafeln (s/w). 149 S.

Füller F. (1976): Orchideen Mitteleuropas Teil 6*: Malaxis, Hammarbya, Liparis*. – Neue Brehm Bücherei Band 360.

Geitler L. (1956): Zur Fortpflanzungsbiologie, Embryologie und mechanistischen Deutung der Embryogenese von *Epipogium aphyllum*. – Plant Systematics and Evolution 103: 312–335.

De Jong T. J., Waser N. M., Klinkhamer P. G. L. (1993): Geitonogamy: the neglected side of selfing. – Trends in Ecology and Evolution 8: 321–325.

Nilsson L. A. (1981a): The pollination ecology of *Listera ovata* (Orchidaceae). – Nord.J.Bot. 1: 461–480.

Michener C. D. (2000): The bees of the world. – JHU Press, Maryland.

Paulus H. F. (2005): Bestäubungsbiologie heimischer Orchideen (p. 98–140). – In Arbeitskreise heimische Orchideen (eds.): Die Orchideen Deutschlands. – Uhlstädt-Kirchhasel, 800pp.

Perko M. L. (2004): Die Orchideen Kärntens. – Arge NATURSCHUTZ, Klagenfurt.

Rakosy D., Streinzer M., Paulus H. F., Spaethe J. (2012): Floral visual signal increases reproductive success in a sexually deceptive orchid. – Arthropod-Plant Interactions 6 (4): 671–681.

Reeves L. M., Reeves T. (1984): Life history and reproduction of *Malaxis paludosa* in Minnesota. – American Orchid Society Bulletin 72 (6): 863.

Reinecke D. & Rietdorf K. (1998): Bemerkungen zu *Epipogium aphyllum* Sw. in Südbaden. – Ber. heim. Orchid. 15 (2): 52–62.

Robatsch K. (1978): Beiträge zur Orchideenflora Österreichs (mit besonderer Berücksichtigung Kärntens) und des Mittelmeergebietes. – Carinthia II 168 (88): 321–338.

Roberts D. L. (2003): Pollination biology: The role of sexual reproduction in orchid conservation. In Dixon K. W., Kell S. P., Barrett R. L., Cribb P. J. (eds.) (2003). Orchid conservation. – Natural History Publications, Kota Kinabalu, Sabah.

Rohrbach P. (1866): Über den Blüthenbau und die Befruchtung von *Epipogium gmelini*. Göttingen.

Rothacker E. P. (2007): The primitive Epidendroideae (Orchidaceae): Phylogeny, character evolution and the systematics of *Psilochilus* (Triphoreae). – Dissertation Ohio State University.

Scopece G., Cozzolino S., Johnson S. D., Schiestl F. P. (2010): Pollination efficiency and the evolution of specialized deceptive pollination systems. – The American Naturalist 175 (1): 98–105.

Taylor L., Roberts D. (2011): Biological Flora of the British Isles: *Epipogium aphyllum* Sw. – Journal of Ecology 99 (3): 878–890.

Tremblay R. L., Ackerman J. D., Zimmerman J. K., Calvo R. N. (2005): Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. – Biological Journal of the Linnean Society 84 (1): 1–54.

Ulrich T. (2008 a): *Epipogium aphyllum* Sw. – AGEO-Mitteilungen 1: 33–38.

Ulrich T. (2008 b): *Epipogium aphyllum* Sw. – Die Fortsetzung 2008. – AGEO-Mitteilungen 4: 14–17.

Vogel S. (1954). Blütenbiologische Typen als Elemente der Sippengliederung. – VEB Gustav Fischer Verlag. Jena (englische Übersetzung 2012).

Vöth W. (1994): Sind Blüten von *Epipogium aphyllum* Sw. entomogam oder autogam? – Orchidee 45 (6): 248–251.

Wilcock C., Neiland R. (2002): Pollination failure in plants: Why it happened and when it matters. – Trends in Plant Science 7 (6): 270–277.

Wright G. A., Schiestl F. P. (2002): The evolution of floral scent: the influence of olfactory learning by insect pollinators on the honest signalling of floral rewards. – Functional Ecology 23 (5): 841–851.

Zhou X., Lin H., Fan X.-L., Gao J.-Y. (2012): Autonomous self-pollination and insect visitation in a saprophytic orchid, *Epipogium roseum* (D. Don) Lindl. – Australian Journal of Botany 60: 154–159.

Anschrift des Autors

M. Sc. Demetra Rakosy,
Universität Wien,
Department für Botanik und Biodiversitätsforschung
Division für Systematik und Evolutionsforschung,
Rennweg 14
1030 Wien,
E-Mail: demetra.rakosy@gmail.com

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Carinthia II

Jahr/Year: 2014

Band/Volume: 204_124

Autor(en)/Author(s): Rakosy Demetra

Artikel/Article: Zur Bestäubungsbiologie dreier seltener Orchideenarten in Kärnten: Epipogium aphyllum, Malaxis monophyllos und Hammarbya paludosa 589-618