© Verlag Alexander Just: Dorfbeuern - Salzburg - Brüssel; download unter www.biologiezentrum.at

Variation des Blühverhaltens und der Blütenfarben-Häufigkeiten als Voraussetzung für negativ dichte-abhängige Selektion durch Bestäuber bei der dimorphen *Dactylorhiza sambucina*

Variation of flowering and flower colour frequencies as a prerequisite to pollinator-mediated negative frequency dependent selection in the dimorphic *Dactylorhiza sambucina*

Matthias KROPF & Monika KRIECHBAUM

Schlagwörter: Bestandsentwicklung, Blütenfarben-Polymorphismus, *Dactylorhiza sambucina, Monitoring,* negativ dichte-abhängige Selektion, Populationsdynamik, Rheinland-Pfalz, Waldviertel.

Key words: *Dactylorhiza sambucina,* flower colour polymorphism, Lower Austria, monitoring, negative frequency-dependent selection, population dynamics, Rhineland-Palatinate.

Zusammenfassung: Der vorliegenden Arbeit liegt die Frage zu Grunde, ob negativ dichte-abhängige Selektion durch Bestäuber den Blütenfarben-Polymorphismus von *Dactylorhiza sambucina* (L.) SOÓ aufrechterhält. Da diese Annahme auf Experimenten mit künstlichen Populationen basiert, soll sie durch Studien an natürlichen Populationen überprüft werden. Voraussetzung dafür sind die Dokumentation bzw. der Nachweis und die Interpretierbarkeit von raum-zeitlicher Variation des Blühverhaltens und der Blütenfarben-Häufigkeiten. Hierbei spielen z.B. regionale Unterschiede, unterschiedliche Populationsgrößen, unbekannte externe Faktoren sowie eine gewisse Stochastizität eine entscheidende Rolle. Anhand zweier europäischer Regionen wird gezeigt, in welchem Ausmaß sich Farbmorph-Häufigkeiten verschieben können. Dabei wird erstmalig auch ein jährlicher Wechsel in der Dominanz einer Blütenfarbmorphe in zwei Populationen des niederösterreichischen Waldviertels dokumentiert. Die sich daraus ergebenden Probleme bei der Beurteilung einmaliger Beobachtungen oder relativ kurzfristiger Zeiträume werden diskutiert. Es wird deutlich, dass ein umfassendes Verständnis der raum-zeitlichen Variatio-

© Verlag Alexander Just; Dorfbeuern - Salzburg - Brüssel; download unter www.biologiezentrum.at

nen des Blühverhaltens und der Blütenfarben-Häufigkeiten in natürlichen Populationen von *D. sambucina* nach wie vor fehlt, auch wenn ein großer Einfluss externer (abiotischer) Faktoren wahrscheinlich ist.

Summary: The underlying question of this paper is, if pollinator-mediated negative frequency dependent selection maintains the flower colour polymorphism in *Dactylorhiza sambucina* (L.) SOÓ. As this assumption is based on experiments with artificial populations, it should be verified by studies in natural populations. This requires the documentation and interpretation of the spatial-temporal variation of flowering and flower colour frequencies. Thereby, e.g., regional differences, different population sizes, as well as unknown external factors and stochasticity play a crucial role. To which extent colour morph frequencies can vary, is shown by the means of populations in two European regions. We can document, for the first time, a yearly change in the dominance of one flower colour morph in two populations from Lower Austria. Furthermore, the resulting problems regarding the assessment of short-time observations are discussed. However, essential questions concerning the factors affecting spatial-temporal variation of flowering and flower colour frequencies in natural populations of *D. sambucina* are still open, although external (abiotic) factors seem to play an important role.

Einleitung

Das Holunder-Knabenkraut (*Dactylorhiza sambucina* [L.] SOÓ) ist eine einheimische Orchideenart, die von Hummeln bestäubt wird. Da diese Bestäuber nicht mit einem Nektar-Angebot belohnt werden, handelt sich um eine so genannte Nektar-Täuschblume (vgl. NILSSON 1980; VAN DER CINGEL 1995). Außerdem tritt diese Orchideenart in der Regel in zwei genetisch fixierten Blütenfarben (gelb bzw. rot) auf (z.B. in Schweden: SKOTTSBERG 1907; NILSSON 1980; PETTERSSON & NILSSON 1983; in Österreich: VOGEL 1993; VÖTH 1999; in Deutschland: KÜNKELE & BAUMANN 1998; BALZER 2000; in Frankreich: GIGORD et al. 2001, 2002; INTERNICOLA et al. 2006; in Italien: PELLEGRINO et al. 2005a, b; in Tschechien: JERSÁKOVÁ & KINDLMANN 2004; JERSÁKOVÁ et al. 2006, 2008; in der Schweiz: JUILLET et al. 2007). Das gemischte Auftreten von gelb- und rotblütigen Individuen wird bestäubungsbiologisch so interpretiert, dass hierdurch die Wahrscheinlichkeit einer erfolgreichen Kreuzbestäubung der Art erhöht werden kann. Für die langfristige Aufrechterhaltung dieses intraspezifischen Blütenfarben-Polymorphismus wurde, auf der Basis von experimentellen *D. sambucina*-Populationen mit unterschiedlichen Häufigkeiten der beiden Farbmorphen, negativ dichte-abhängige Selektion durch ihre Bestäuber als evolutionärer Mechanismus postuliert (GIGORD et al. 2001). Die entscheidende Grundlage dieses Mechanismus wäre demnach ein relativ höherer Reproduktionserfolg der jeweils selteneren Farbmorphe, so dass das System um eine Art Gleichgewichtszustand der Häufigkeiten beider Morphen pendeln würde. Dieser Gleichgewichtszustand lag im Experiment bei etwa 2/3 gelbblütigen zu 1/3 rotblütigen Individuen (GIGORD et al. 2001).

Im Anschluss an diese experimentelle Studie konnte allerdings in verschiedenen Untersuchungen kein erhöhter relativer Reproduktionserfolg der jeweils selteneren Blütenfarbmorphe in natürlichen Populationen von *D. sambucina* beobachtet werden (z.B. in Italien [gelbblütige Pflanzen dominieren]: PELLEGRINO et al. 2005a; in Tschechien [rotblütige Pflanzen dominieren]: JERSÁKOVÁ et al. 2006). Zudem schwanken die beobachteten Häufigkeitsverteilungen der beiden Blütenfarben in den europäischen Populationen regional sehr stark: Während in den südfranzösischen Cevennen, in denen auch die oben genannten Experimente stattfanden, tatsächlich in etwa ein Verhältnis von 2/3 gelb- zu 1/3 rotblütigen Pflanzen realisiert ist (GIGORD et al. 2001), dominieren in Tschechien beispielsweise rotblütige Individuen die Populationen (JERSÁKOVÁ et al. 2006). Letztere Autoren fanden zudem in Kreuzungsexperimenten zwischen den beiden Farbmorphen erhöhte Samenmassen sowie -vitalitäten bei rotblütigen Individuen, die eine Dominanz dieser Morphe in den tschechischen Populationen erklären könnten. In ähnlichen Kreuzungsexperimenten mit Pflanzen aus vorwiegend gelbblütigen Populationen in der Schweiz, konnte dagegen eine marginal signifikant verringerte Überlebensrate der Nachkommen rotblütiger Individuen beobachtet werden (JUILLET et al. 2007). Es erscheint daher wahrscheinlich, dass die sehr unterschiedlichen Blütenfarbmorph-Verhältnisse in den natürlichen Populationen von *D. sambucina* nicht allein durch die Wahl der Bestäuber selektiert werden, sondern dass weitere externe Faktoren einen bedeutenden Einfluss haben.

Schließlich gibt es in Deutschland Populationen, in denen fast ausschließlich gelbblütige Individuen vorkommen (vgl. KROPF 2008a; KROPF & RENNER 2005, 2008). Für diese gelbblütigen Populationen hatten bereits KROPF & RENNER (2005) argumentiert, dass sich – basierend auf dem beobachteten Reproduktionserfolg in diesen Populationen – das Fehlen der zweiten Blütenfarbe offenbar nicht unmittelbar negativ auswirkt, d.h. die Individuen keinen geringeren Reproduktionserfolg aufweisen als gelbblütige Individuen in Populationen mit beiden Blütenfarbmorphen. Auch diese Beobachtung legt nahe, dass andere Faktoren den Reproduktionserfolg der gelbblütigen Individuen positiv (oder zumindest nicht negativ) beeinflussen und somit die Dominanz der gelbblütigen Individuen begründen (KROPF & RENNER 2005).

Darüber hinaus stellt sich unabhängig von den beschriebenen Experimenten und Feldstudien die Frage, ob mittelfristige Veränderungen in den Farbmorph-Häufigkeiten in natürlichen Populationen überhaupt beobachtbar oder nachweisbar sind, bzw. in welchem Ausmaß zufällige Populationsschwankungen tatsächliche Häufigkeitsverschiebungen überlagern. Vor diesem Hintergrund werden hier einige Betrachtungen vorgestellt, die letztlich helfen sollen, die Populationsdynamik von *D. sambucina* und insbesondere ihre in natürlichen Populationen realisierten Farbmorph-Häufigkeiten besser zu verstehen. Hierzu

werden Beobachtungen zu den folgenden spezifischen Fragen vorgelegt und diskutiert:

1) In welchem Ausmaß finden Veränderungen in den Bestandsgrößen von *D. sambucina* beziehungsweise ihren relativen Farbmorph-Häufigkeiten unter natürlichen Bedingungen statt?
2) Gibt es nur Unterschiede im regionalen Vergleich oder können auch lokal starke Gegensätze in den Farbmorph-Häufigkeiten bestehen?
3) Können in natürlichen Populationen von einem Jahr zum nächsten Jahr Wechsel in der dominierenden Blütenfarbe beobachtet werden?
4) Treten in monomorphen Populationen dennoch vereinzelt Individuen mit der jeweils anderen Blütenfarbe auf?
5) Welchen Wert haben einmalige Beobachtungen bzw. kurzfristige Beobachtungszeiträume mit Blick auf die Repräsentanz solcher Aufnahmen, wenn möglicherweise jährlich auftretende Populationsschwankungen ohnehin groß sind?

Untersuchungsgebiete und Methodik

Die hier vorgestellten Daten stammen aus zwei Regionen: Die erste Untersuchungsregion umfasst fünf dimorphe *D. sambucina*-Populationen im Waldviertel (vgl. BÖHMER 1990; BASSLER et al. 2003; Niederösterreich, Österreich; siehe Abb. 1), während die zweite Region im Bereich Nahetal/Rheinhessische Schweiz/Donnersberg (vgl. KORNECK 1974; BLAUFUSS & REICHERT 1992; KROPF 1995, 2008a; Rheinland-Pfalz, Deutschland) liegt und charakteristischerweise monomorph gelbblütige Populationen aufweist. Insgesamt gibt bzw. gab es in der letztgenannten Region knapp 30 Populationen mit sehr unterschiedlichen Individuenzahlen (0 bis 636 blühende Individuen im Jahr 2006; KROPF 2008a). Aktuelle Beobachtungsdaten liegen für die Flächen im Waldviertel für die Jahre 2005/2006 bis 2008 kontinuierlich vor, während in der zweiten Region exemplarische Erhebungen zwischen 1993 und 2008 durchgeführt wurden (vgl. KROPF 1995, 2008a).

Die Erfassung der Populationen erfolgte jeweils im Frühjahr zur Haupt-Blütezeit von *D. sambucina* (Ende April – Anfang Mai). Die Populationen wurden sorgfältig begangen und auch potentiell besiedelbare Standorte kontrolliert. Größere Populationen wurden in Sub-Populationen aufgeteilt und diese dann getrennt erfasst. Neben der Erfassung von Populationsgrößen und Farbmorph-Häufigkeiten, wurden teilweise auch bestäubungsrelevante und reproduktionsbiologische (KROPF & RENNER 2005, 2008) sowie vegetationskundliche (KROPF 1995) Parameter bearbeitet, Blattmaterial für zukünftige molekulargenetische Untersuchungen gesammelt (vgl. KROPF 2008b) und kleinräumige Dauerbeobachtungsflächen eingerichtet.

© Verlag Alexander Just; Dorfbeuern; Salzburg; Brüssel; download unter www.biologiezentrum.at

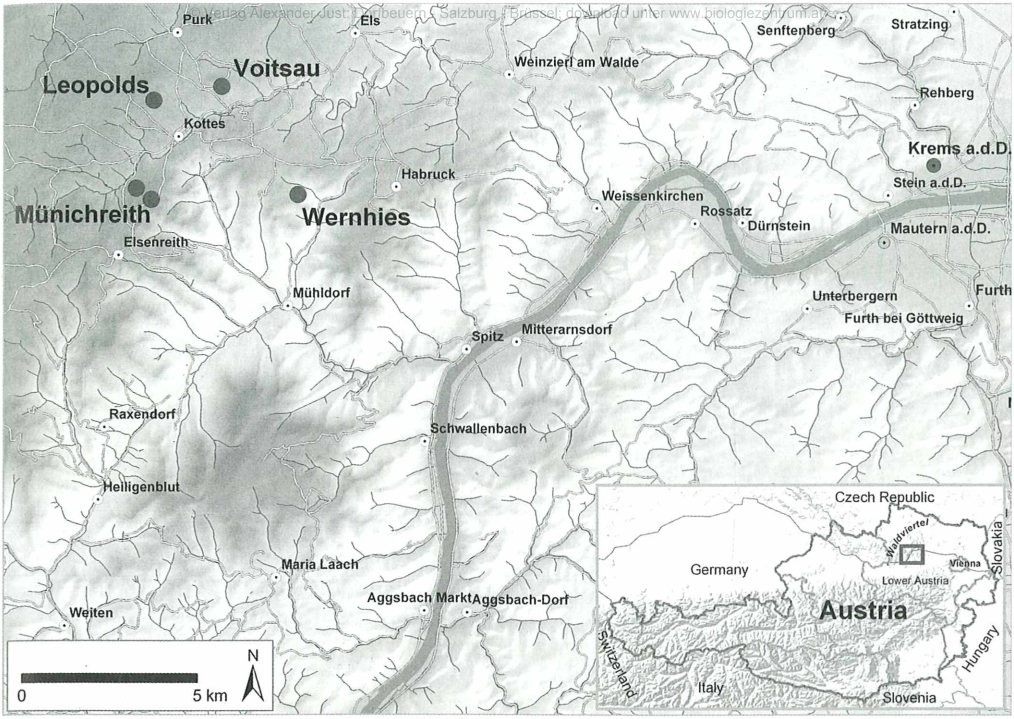

Abb. 1: Das Untersuchungsgebiet im niederösterreichischen Waldviertel.

Ergebnisse

Untersuchungsgebiet: Waldviertel

Im Mittel aller fünf Waldviertel-Populationen über die drei bzw. vier Untersuchungsjahre waren 55,2% der *D. sambucina*-Individuen gelbblütig bzw. 44,8% rotblütig. Damit scheint das Farbmorph-Verhältnis in dieser Region fast ausgeglichen. Ein detaillierter Blick in die einzelnen Untersuchungsjahre bzw. -populationen zeigt allerdings beträchtliche Schwankungsbreiten sowohl der Populationsgrößen als auch der Farbmorph-Häufigkeiten: Von den fünf dimorphen *D. sambucina*-Populationen im Waldviertel sind zwei in den letzten Jahren durch einen höheren Anteil rotblütiger Individuen gekennzeichnet (Wernhies, Münichreith I; Abb. 2, 3), während die restlichen drei Populationen von gelbblütigen Pflanzen dominiert werden (Voitsau, Leopolds, Münichreith II, Abb. 4-6). Dass diese Beobachtung nicht einfach ein Phänomen unterschiedlicher Populationsgrößen ist, zeigt der Vergleich der beiden individuenreichsten Populationen, Wernhies (Abb. 2; n_{max} = 794) und Voitsau (Abb. 4; n_{max} = 1364), die im Mittel 62,9% rotblütige (Wernhies) beziehungsweise 65,6% gelbblütige (Voitsau) Individuen aufweisen.

© Verlag Alexander Just, Dornbeuern - Salzburg - Brüssel; download unter www.biologiezentrum.at

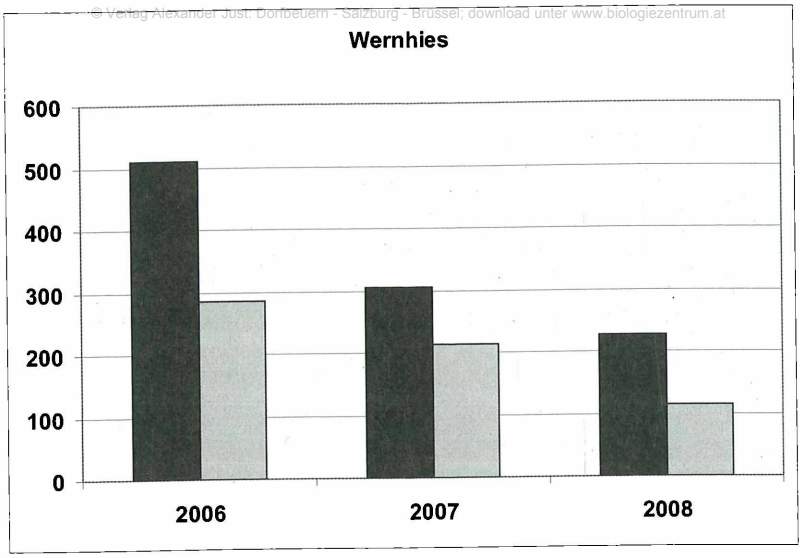

Abb. 2: Bestandsentwicklung der *Dactylorhiza sambucina*-Population "Wernhies" Schwarze Balken = rotblütige, graue Balken = gelbblütige Pflanzen.

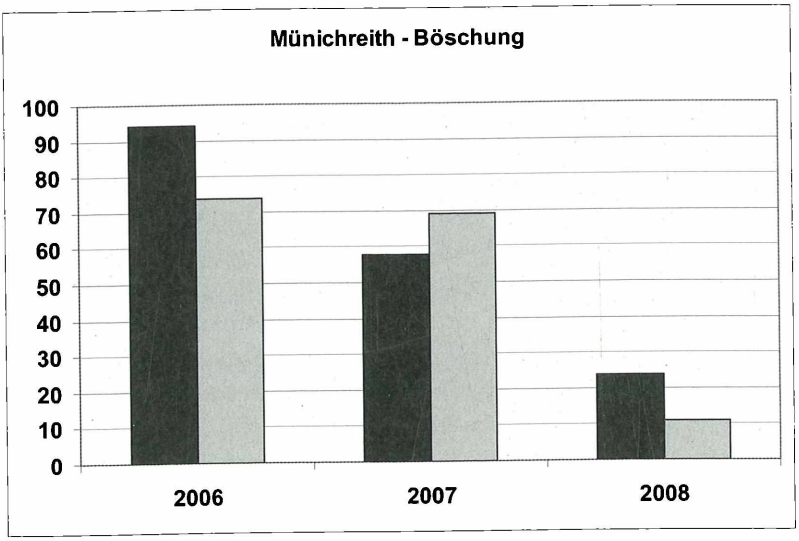

Abb. 3: Bestandsentwicklung der *Dactylorhiza sambucina*-Population "Münichreith I" Schwarze Balken = rotblütige, graue Balken = gelbblütige Pflanzen.

© Verlag Alexander Just: Dorfbeuern - Salzburg - Brüssel; download unter www.biologiezentrum.at

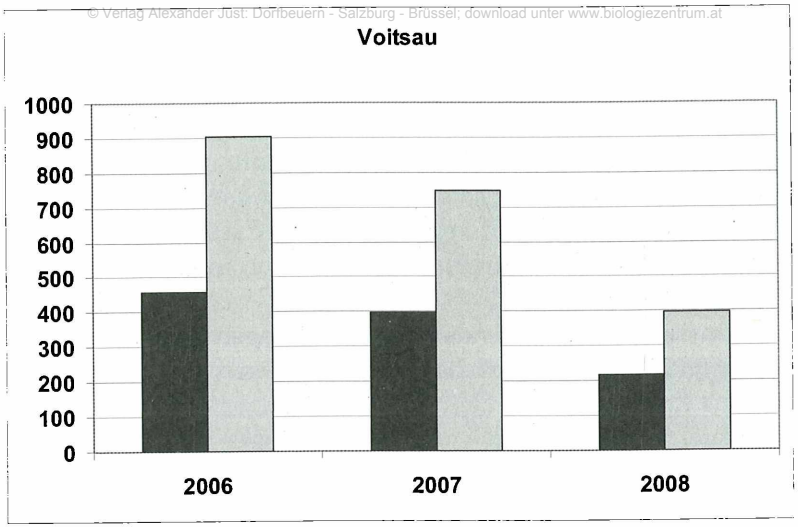

Abb. 4: Bestandsentwicklung der *Dactylorhiza sambucina*-Population "Voitsau" Schwarze Balken = rotblütige, graue Balken = gelbblütige Pflanzen.

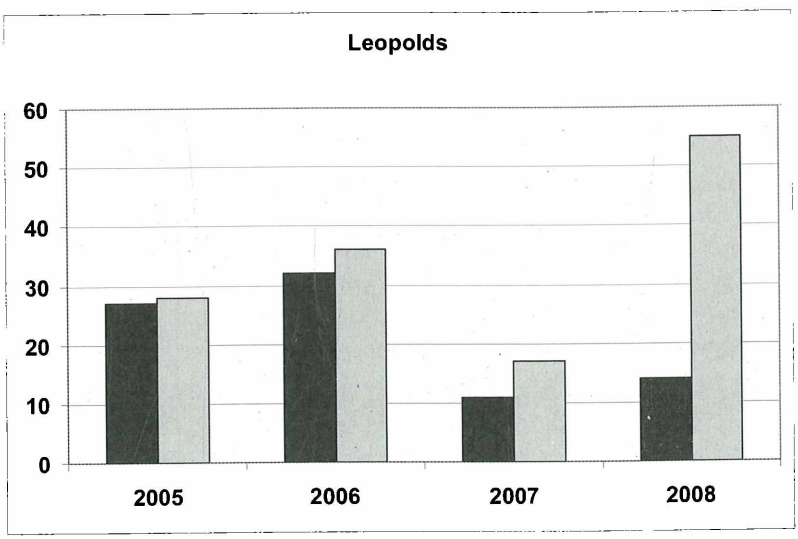

Abb. 5: Bestandsentwicklung der *Dactylorhiza sambucina*-Population "Leopolds" Schwarze Balken = rotblütige, graue Balken = gelbblütige Pflanzen.

© Verlag Alexander Just; Dorfbeuern - Salzburg - Brüssel; download unter www.biologiezentrum.at

Auch die Entwicklung der absoluten Populationsgrößen in den fünf Populationen unabhängig von der Differenzierung nach Blütenfarbmorphen zeigt deutlich unterschiedliche Tendenzen: Während die beiden schon angesprochen Populationen Wernhies (Abb. 2) und Voitsau (Abb. 4) – unabhängig von ihrer entgegengesetzten Farbmorph-Dominanz – sowie die Münichreith I-Population (Abb. 3) über die Untersuchungsjahre zunehmend geringere Zahlen blühender Pflanzen zeigen, ist die Bestandsentwicklung im Gebiet Leopolds indifferent (Abb. 5) und im Gebiet Münichreith II (Abb. 6) zumindest über die Jahre 2005 bis 2007 deutlich positiv.

Mit Blick auf die vorliegenden Fragestellungen zur Dynamik der Farbmorphen-Häufigkeiten in natürlichen Populationen von *D. sambucina* konnte sowohl für eine Population mit Dominanz rotblütiger Individuen (Münichreith I; Abb.3), als auch für eine überwiegend gelbblühende Population (Münichreith II, Abb. 6) jeweils in einem Untersuchungsjahr eine Umkehr der Farbmorph-Dominanz dokumentiert werden. Dabei deuten die Individuenzahlen aus den jeweils vorangegangenen Jahren nicht darauf hin, dass sich hier das Farbmorphen-Verhältnis graduell verschoben hat, sondern dass hier vielmehr ein plötzlicher Wechsel in der Dominanz einer Blütenfarbmorphe statt gefunden hat, weil eine Farbmorphe deutlich reduziert (Abb. 6) bzw. gefördert (Abb. 3) war.

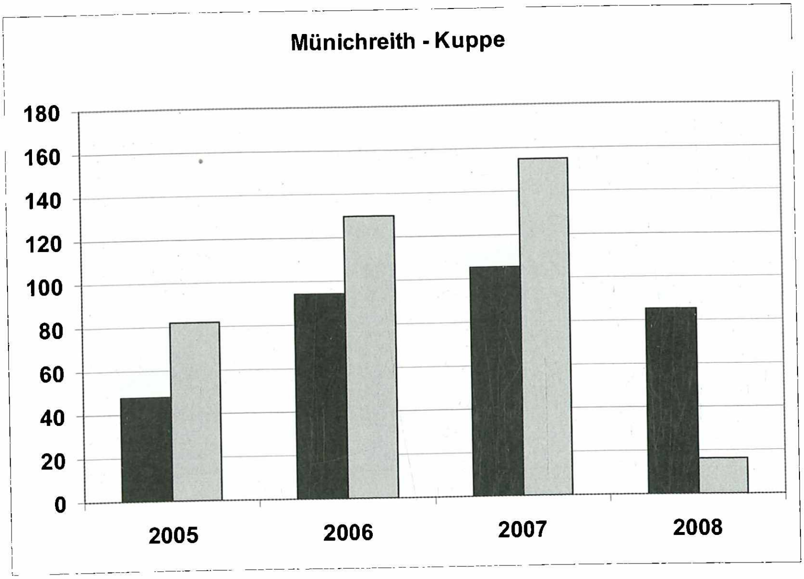

Abb. 6: Bestandsentwicklung der *Dactylorhiza sambucina*-Population "Münichreith II" Schwarze Balken = rotblütige, graue Balken = gelbblütige Pflanzen.

Untersuchungsgebiet Nahetal/Rheinhessische Schweiz/Donnersberg

Die knapp 30 Populationen dieser Region sind über einen relativ langen Zeitraum fast ausschließlich durch gelbblütige Individuen charakterisiert. Im Untersuchungsjahr 2006 wurde beispielsweise der Bestand blühender Individuen vollständig erfasst und unter den 2867 blühenden Pflanzen fand sich kein einziges rotblütiges Individuum (KROPF 2008a). Allerdings scheint diese Charakterisierung der Bestände von *D. sambucina* in Rheinland-Pfalz als gelbblütig das Auftreten von einzelnen rotblütigen Individuen nicht grundsätzlich auszuschließen. So konnten in zwei Populationen (GLB Haarberg und NSG Am Vogelgesang; vgl. KROPF 2008a) in früheren Jahren (1995) einzelne rotblütige Pflanzen beobachtet werden. Interessanterweise handelt es sich bei diesen beiden Populationen um zwei der drei individuenreichsten Populationen in der Region (n_{max} = 567 bzw. n_{max} = 787; KROPF 2008a).

Darüber hinaus finden sich auch in der älteren floristischen Literatur Hinweise darauf, dass rotblütige Pflanzen beobachtet wurden. So erwähnte bereits SCHULTZ (1846) vereinzelte Vorkommen rotblühender Pflanzen in der Pfalz.

Diskussion

Mit Blick auf die eingangs formulierten Fragen, muss zunächst festgehalten werden, dass es offenbar große Unterschiede in der mittleren Farbmorph-Häufigkeit von *D. sambucina* in verschiedenen Regionen Europas gibt. Während in den südfranzösischen Cevennen ein Farbmorph-Verhältnis von 2/3 zugunsten der gelbblütigen Pflanzen realisiert ist (GIGORD et al. 2001) und auch in Italien die gelbe Farbmorphe vorherrscht (PELLEGRINO et al. 2005a, b), dominieren beispielsweise in Tschechien rotblütige Individuen (JERSÁKOVÁ et al. 2006, 2008) und erscheint das Farbmorph-Verhältnis in den hier untersuchten Populationen des niederösterreichischen Waldviertels mit 55% rotblütigen zu 45% gelbblütigen Pflanzen fast ausgeglichen. Darüber hinaus gibt es rein gelbblütige Gegenden, wie die Nahetal/Rheinhessische Schweiz/Donnersberg-Region (vgl. KROPF 2008a; KROPF & RENNER 2005, 2008), während es außer auf der Ebene einzelner Populationen (siehe JERSÁKOVÁ et al. 2006) scheinbar keine Region gibt, in der ausschließlich rotblütige Pflanzen vorkommen. Diese Zusammenstellung legt nahe, dass es wahrscheinlich mehrere (externe) Faktoren bzw. Mechanismen gibt, die auf regionaler Ebene wirksam sind und das großräumige Muster der Farbmorphen-Häufigkeiten von *D. sambucina* in Europa bestimmen.

Würde man vor allem durch Bestäuber induzierte, negativ dichteabhängige Selektion als grundlegenden Mechanismus zur Aufrechterhaltung des intraspezifischen Polymorphismus annehmen (vgl. GIGORD et al. 2001), so würden entweder verschiedene Bestäuber-Taxa in den unterschiedlichen Regionen zur Ausprägung differenzierter Farbmorph-Verhältnisse führen oder die Populationen würden sich in unterschiedlichen Zuständen mit Blick auf ein

© Verlag Alexander Just; Dorfbeuern - Salzburg - Brüssel; download unter www.biologiezentrum.at

"Pendeln" um einen Gleichgewichtszustand befinden (z.B. überwiegend rotblütige Populationen sollten in Folgejahren zunehmend mehr gelbblütige Individuen aufweisen und umgekehrt). Die erste Annahme markant unterschiedlicher regionaler Bestäuberspektren kann ausgeschlossen werden, da *D. sambucina* aufgrund ihrer jahreszeitlich frühen Blüte überwiegend von naiven Hummel-Königinnen bestäubt wird, wobei die Arten *Bombus terrestris/lucorum* und *Bombus lapidarius* in ganz Europa als wichtigste Bestäuber bekannt sind (Schweden: NILSSON 1980; Österreich: VÖTH 1999; Frankreich: GIGORD et al. 2001; Deutschland: KROPF & RENNER 2005; Tschechien: JERSÁKOVÁ et al. 2006). Die zweite Hypothese erscheint zumindest relativ unwahrscheinlich, da die beobachteten Unterschiede in den regionalen Farbmorph-Verhältnissen doch so weit auseinander liegen, dass es schwer fällt, anzunehmen, dass es sich hierbei lediglich um temporäre Abweichungen von einem Areal-weit einheitlichen Gleichgewichtszustand handelt.

Darüber hinaus kann die Vorstellung, dass wahrscheinlich externe Faktoren (z.B. jährlich variierende Witterungsbedingungen) alle Populationen einer Region gleichgerichtet beeinflussen mit den vorliegenden Daten für die fünf Waldviertel-Populationen deutlich in Frage gestellt werden (Abb. 2-6). Vielmehr scheint es auch auf lokaler Ebene kleinräumige Unterschiede zu geben, die innerhalb einer Region zu unterschiedlichen Farbmorph-Dominanzen auf Populationsebene führen. Ohne, dass die hier vorliegenden Daten geeignet wären, dieses detailliert zu belegen, muss man vielmehr davon ausgehen, dass selbst innerhalb von Populationen Mikrohabitate existieren, die gleichfalls Teilpopulationen ("patches") unterschiedlicher Farbmorph-Dominanz hervorbringen können (pers. Beobachtung). Welche externen Faktoren die Farbmorph-Verhältnisse dabei entscheidend beeinflussen bzw. wie unterschiedliche Faktoren zusammenwirken, ist nach wie vor ungeklärt.

Bezüglich der Dimensionen jährlicher Schwankungen, sowohl in den Bestandsgrößen als auch den Farbmorph-Verhältnissen von Populationen, liegen die höchsten Individuenzahlen sowohl in Summe aller blühenden Pflanzen als auch für einzelne Farbmorphen bis zu 5-fach über den niedrigsten Werten (z.B. Münichreith I; Abb. 3). Derartig große relative Schwankungsbreiten treten offenkundig vor allem in den kleineren Populationen auf (siehe Abb. 3, 5, 6), während die beiden individuen-reichsten Populationen Schwankungen in den Blühhäufigkeiten eher abpuffern (Wernhies, Voitsau; Abb. 2, 4). Die beiden letztgenannten Populationen zeigen zudem, dass die Verhältnisse zwischen den beiden Farbmorphen trotz jährlich sinkender Individuenzahlen in etwa konstant bleiben und dieses unabhängig von der jeweils dominierenden Farbmorphe (Wernhies: rot; Voitsau: gelb). Da zudem die vorgestellten Wechsel in der dominierenden Farbmorphe von einem Jahr zum anderen in beiden Fällen in einer der vergleichsweise kleineren Populationen beobachtet wurden (Abb. 3, 6), scheinen hiermit mehrere Hinweise vorzuliegen, dass zufällige (chaotische)

© Verlag Alexander Just; Dorfbeuern - Salzburg - Brüssel; download unter www.biologiezentrum.at

Ereignisse insbesondere in den kleineren Populationen zu deutlicheren Schwankungen in den Farbmorph-Verhältnissen führen können. Das Phänomen, dass stochastische Prozesse in kleineren Populationen wirksamer sind bzw. dramatischere Konsequenzen haben, ist auch von anderen biologischen Vorgängen bekannt, bis hin zu der Tatsache, dass kleinere Individuenzahlen (und/oder geringere Flächengrößen) ein größeres Aussterbe-Risiko für Populationen bergen (SACCHERI et al. 1998; LANDWEBER & DOBSON 1999; FRANKHAM et al. 2004).

Nach den hier vorliegenden Ergebnissen kann somit für *D. sambucina* eine nicht durch zufällige (Extrem-)Ereignisse überlagerte Populationsdynamik in etwa ab einer Populationsgröße von 500 blühenden Individuen postuliert werden. Dieses gilt zum einen für die beiden größten Populationen der Waldviertel-Studien (Wernhies: $n_{max} = 794$; Voitsau: $n_{max} = 1364$), aber auch für die drei größten Populationen im rheinland-pfälzischen Untersuchungsgebiet (GLB Haarberg: $n_{max} = 567$, ND Berlachsberg: $n_{max} = 636$, NSG Am Vogelgesang: $n_{max} = 787$; KROPF 2008a).

Damit bleibt die Frage welche Untersuchungszeiträume zugrunde gelegt werden müssten, um im Hinblick auf Bestäuber oder durch andere externe (abiotische) Faktoren induzierte Selektionsprozesse, aber auch hinsichtlich der allgemeinen Populationsdynamik von *D. sambucina* fundierte Erkenntnisse zu gewinnen? Die hier vorliegenden drei- bis vierjährigen Untersuchungen liefern sicher noch keine hinreichenden Erkenntnisse (vgl. VANHECKE 1992; HEINRICH 2005), was den langfristigen Populationsbestand im Waldviertel betrifft. Vielmehr müssten sich entsprechende Studien am individuellen Alter von *D. sambucina* orientieren, welches auf der Basis von jahrzehntelangen Dauerbeobachtungen bei 30 und mehr Jahren liegen kann (TAMM 1948, 1972, 1991; INGHE & TAMM 1988). Dieses potentiell hohe Alter der Pflanzen wird somit bei der Interpretation von Populationsveränderungen immer Berücksichtigung finden müssen, weil sich selbst tatsächlich relevante Faktoren (so sie denn bekannt wären) nicht direkt (im nächsten Jahr) beobachtbar auswirken. Dieses ist auch eine Grund dafür, dass *der* dimorphe, pflanzliche Modell-Organismus eine annuelle Art ist, *Linanthus parryae* (SCHEMSKE & BIERZYCHUDEK 2007) und, dass für *D. sambucina* noch weitere Studien notwendig sind, um alle relevanten (externen) Faktoren bestimmen zu können.

Literatur

BALZER, S., 2000: Populationsökologische Untersuchungen an *Dactylorhiza sambucina* (L.) SOÓ) im Frankenwald, Nordost-Bayern. – Bayreuther Forum Ökologie 81. Bayreuth. 196 + 49pp.

BASSLER, G., LICHTENECKER, A. & KARRER, G., 2003: Klassifikation des Extensivgrünlandes (Feuchtwiesen, Moore, Bürstlingrasen und Halbtrockenrasen)

© Verlag Alexander Just, Dorfbeuern - Salzburg - Brüssel; download unter www.biologiezentrum.at

im Zentralraum des Waldviertels. – Wissenschaftliche Mitteilungen aus dem Niederösterreichischen Landesmuseum **15**: 7-48.

BLAUFUSS, A. & REICHERT, H., 1992: Die Flora des Nahegebietes und Rheinhessens. – POLLICHIA-Buch 26, Bad Dürkheim. 1061pp.

BÖHMER, K., 1990: Vegetation und Nutzungsgeschichte der Gemeinde Kottes-Purk. Ein Beitrag zur bäuerlichen Kulturgeschichte des südlichen Waldviertels. – Unveröff. Diplomarbeit, Universität für Bodenkultur, Wien.

FRANKHAM, R., BALLOU, J.D. & BRISCOE, D.A., 2004: A primer of conservation genetics. – Cambridge University Press, Cambridge, UK. 220pp.

GIGORD, L.D.B., MACNAIR, M.R. & SMITHSON, A., 2001: Negative frequency-dependent selection maintains a dramatic flower color polymorphism in the rewardless orchid *Dactylorhiza sambucina* (L.) SOÓ. – Proc. Natl. Acad. Sci. (USA) **98**: 6253-6255.

GIGORD, L.D.B., MACNAIR, M.R., STRITESKY, M. & SMITHSON, A., 2002: The potential for floral mimicry in rewardless orchids: an experimetal study. – Proc. R. Soc. Lond. B **269**: 1389-1395.

HEINRICH, W., 2005: Populationsökologie, Populationsdynamik heimischer Orchideen – Probleme, Aufgaben, Literaturhinweise. – Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid. **21**: 100-126.

INGHE, O. & TAMM, C.O., 1988: Survival and flowering of perennial herbs. V. Patterns of flowering. – Oikos **51**: 203-219.

INTERNICOLA, A.I., JUILLET, N., SMITHSON, A. & GIGORD, L.D.B., 2006: Experimental investigation of the effect of spatial aggregation on reproductive success in a rewardless orchid. – Oecologia **150**: 435-441.

JERSÁKOVÁ, J. & KINDLMANN, P., 2004: Reproductive success and sex variation in nectarless and rewarding orchids. – Int. J. Plant Sci. **165**: 779-785.

JERSÁKOVÁ, J., KINDLMANN, P. & RENNER, S.S., 2006: Is the colour dimorphism in *Dactylorhiza sambucina* maintained by differential seed viability instead of frequency-dependent selection? – Folia Geobot. **41**: 61-76.

JERSÁKOVÁ, J., JOHNSON, S.D., KINDLMANN, P. & PUPIN, A.-C., 2008: Effect of nectar supplementation on male and female components of pollination success in the deceptive orchid *Dactylorhiza sambucina*. – Acta Oecologica **33**: 300-306.

JUILLET, N., DUNAND-MARTIN, S. & GIGORD, L.D.B., 2007: Evidence for inbreeding depression in the food-deceptive colour-dimorphic orchid *Dactylorhiza sambucina* (L.) SOÓ. – Plant Biol. **9**: 147-151.

KORNECK, D., 1974: Xerothermvegetation in Rheinland-Pfalz und Nachbargebieten. – Schriftenreihe für Vegetationskunde **7**: 1-187.

KROPF, M., 1995: Vegetationskundlicher Vergleich von Standorten des Holunder-Knabenkrautes *(Dactylorhiza sambucina)* im Nahegebiet und der

© Verlag Alexander Just: Dorfbeuern - Salzburg - Österreich - download unter www.biologiezentrum.at

Rheinhessischen Schweiz unter Berücksichtigung von Pflege sowie Verbreitung und Gefährdung dieser Orchideenart. – Fauna und Flora in Rheinland-Pfalz **8**: 133-145.

KROPF, M., 2008a: Das Holunder-Knabenkraut *(Dactylorhiza sambucina* [L.] SOÒ) in Rheinland-Pfalz – Landesweite Bestandsaufnahme einer stark gefährdeten Orchideenart. – J. Eur. Orch. **40**: 423-440.

KROPF, M., 2008b: Genetische Diversität mono- und polymorpher *Dactylorhiza sambucina*-Populationen in Österreich. – Verlag Alexander Just, Dorfbeuern/Salzburg, Sauteria **16**: 222-224.

KROPF, M. & RENNER, S.S., 2005: Pollination success in monochromic yellow populations of the rewardless orchid *Dactylorhiza sambucina*. – Plant Syst. Evol. **254**: 185-197.

KROPF, M. & RENNER, S.S., 2008: Pollinator-mediated selfing in two deceptive orchids and a review of pollinium tracking studies addressing geitonogamy. – Oecologia **155**: 497-508.

KÜNKELE, S. & BAUMANN, H., 1998: Orchidaceae. – In: SEBALD, O., SEYBOLD, S., PHILIPPI, G. & WÖRZ, A. (Hrsg.): Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs, Band 8: Spezieller Teil - Juncaceae bis Orchidaceae: 286-462. Ulmer Verlag, Stuttgart.

LANDWEBER, L.F. & DOBSON, A.P. (eds.), 1999: Genetics and the extinction of species. – Princeton University Press, Princeton, NJ. 189pp.

NILSSON, L.A., 1980: The pollination ecology of *Dactylorhiza sambucina* (Orchidaceae). – Bot. Not. **133**: 367-385.

PELLEGRINO, G., CAIMI, D., NOCE, M.E. & MUSACCHIO, A., 2005a: Effects of local density and flower colour polymorphism on pollination and reproduction in the rewardless orchid *Dactylorhiza sambucina* (L.) SOÒ. – Plant Syst. Evol. **251**: 119-129.

PELLEGRINO, G., BELLUSCI, F. & MUSACCHIO, A., 2005b: Evidence of post-pollination barriers among three colour morphs of the deceptive orchid *Dactylorhiza sambucina* (L.) SOÓ. – Sex. Plant Reprod. **18**: 179-185.

PETTERSSON, G. & NILSSON, L.A., 1983: Pollinationsekologin hos Adam och Eva pa Stora Karlsö. – Svensk Bot. Tidskr. **77**: 123-132.

SACCHERI, I., KUUSSAARI, M., KANKARE, M., VIKMAN, P., FORTELIUS, W. & HANSKI, I., 1998: Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. – Nature **392**: 491-494.

SCHEMSKE, D.W. & BIERZYCHUDEK, P., 2007: Spatial differentiation for flower color i the desert annual *Linanthus parryae*: was Wright right? – Evolution **61**: 2528-2543.

SCHULTZ, F., 1846: Flora der Pfalz. – Speyer; Reprint 1971, Verlag Richter, Pirmasens.

SKOTTSBERG, C., 1907: Blommor och insekten pa Skabbholmen i Roslagen sommaren 1901. – Svensk Bot. Tidskr. **1**: 61-96.

TAMM, C.O., 1948: Observations on reproduction and survival of some perennial herbs. – Bot. Not. **3**: 303-321.

TAMM, C.O., 1972: Survival and flowering of some perennial herbs. II. The behavior of some orchids on permanent plots. – Oikos **23**: 23-28.

TAMM, C.O., 1991: Behaviour of some orchid populations in a changing environment. Observations on permanent plots, 1943-1990. – In: WELLS, T.C.E. & WILLEMS, J.H. (eds.): Population ecology of terrestrial orchids. 1-13. SPB Academic Publ., The Hague, The Netherlands.

VAN DER CINGEL, N.A., 1995: An atlas of orchid pollination – European orchids. – A.A. Balkema, Rotterdam, The Netherlands. 175pp.

VANHECKE, L., 1992: Serial observations on the size of orchid populations in Europe: a characterization of the literature. – Scripta Bot. Belgica **3**: 1-20.

VÖTH, W., 1999: Lebensgeschichte und Bestäuber der Orchideen am Beispiel von Niederösterreich. – Stapfia **65**: 1-257.

VOGEL, S., 1993: Betrug bei Pflanzen: Die Täuschblumen. – Abhandlungen der Akademie der Wissenschaften und der Literatur, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse 1993 no.1, Mainz. 48pp.

erhalten: 4/2009 angenommen: 7/2009

Adresse:

Matthias KROPF & Monika KRIECHBAUM
Department für Integrative Biologie und Biodiversitätsforschung
Universität für Bodenkultur Wien
Gregor Mendel-Str. 33
A-1180 Wien

E-Mails:

matthias.kropf@boku.ac.at
monika.kriechbaum@boku.ac.at

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Sauteria-Schriftenreihe f. systematische Botanik, Floristik u. Geobotanik

Jahr/Year: 2009

Band/Volume: 18

Autor(en)/Author(s): Kropf Matthias, Kriechbaum Monika

Artikel/Article: Variation des Blühverhaltens und der Blütenfarben-Häufigkeit als Voraussetzung für negativ dichte-abhängige Selektion durch Bestäuber bei der dimorphen Dactylorhiza sambucina. 209-222