

Langfristige Veränderung der Blühhäufigkeit seltener Geophyten in Pfeifengraswiesen: zeitlicher Trend oder Einfluss von Wasserstand und Wetter?

Markus Peintinger

The long-term population dynamics of *Orchis coriophora*, *O. morio* (Orchidaceae), and *Gladiolus palustris* (Iridaceae) were studied in a nature reserve at the border of Lake Constance. The studied species inhabit wet meadows, which were irregularly flooded during summer. Since the 1970s these meadows were mown for conservation reasons. The aim of this paper is to examine (1) whether the population size increased because of the management practice and (2) whether variation in flowering frequency was related to water level fluctuations of Lake Constance, precipitation, and air temperature. To census the population size the number of flowering plants of the three species was counted yearly from 1969 and 1972 to 1998 respectively. The study shows that irregular flooding was an important factor decreasing flowering frequency of *O. morio* and *G. palustris*. Furthermore, the number of flowering plants of *G. palustris* decreased after years with high air temperature and high precipitation. Two of three species showed a clear temporal trend. *Orchis morio* decreased dramatically. Only the population size of *G. palustris* increased which can be interpreted as a result of the management practice.

Pfeifengraswiesen gehören zu den typischen Pflanzengesellschaften in der Uferzone des Bodensees (LANG 1973, WINTERHOFF 1993). Sie verdanken ihre Existenz einer extensiven landwirtschaftlichen Nutzung. Im Winterhalbjahr wurden sie früher zur Gewinnung von Einstreu gemäht, die in der Viehhaltung Verwendung fand. Eine Düngung erfolgte in der Regel nicht, so dass hier Streuwiesen nährstoffreicher Böden erhalten geblieben sind. Diese sind von grosser Bedeutung im Naturschutz, da sie viele seltene und gefährdete Arten beherbergen. Da die ehemalige Streuennutzung durch Landwirte seit langem unrentabel geworden ist, waren die Pfeifengraswiesen von der Verbuschung bedroht. Daher sind seit den 1970er Jahren aus Gründen des Naturschutzes Pflegemassnahmen durchgeführt worden (einmalige Mahd im Winterhalbjahr), um die Bestände der gefährdeten Streuwiesenarten vor dem Verschwinden zu bewahren.

Um eine Bestandsüberwachung besonders gefährdeter Pflanzenarten zu gewährleisten, haben Hobbyforscher Ende der 1960er Jahre mit einem Monitoring im Naturschutzgebiet Wollmatinger Ried begonnen. Sie haben jährlich die Zahl blühender Pflanzen erfasst. Heute wird das Monitoring vom NABU-Naturschutzzentrum Wollmatinger Ried (Naturschutzbund Deutschland) durchgeführt und ist auf andere Naturschutzgebiete und Arten im westlichen Bodenseegebiet ausgedehnt worden (PEINTINGER 1990). Ziel des Monitorings war, zu untersuchen, ob die Populationsgrösse seltener Arten seit dem Beginn der Pflegemassnahmen zunahm. Für dieses Monitoring wurden vor allem Orchideen-Arten ausgewählt. Die Gründe hierfür liegen auf der Hand:

Keywords: Bodensee-Untersee, flooding, *Gladiolus palustris*, monitoring, *Orchis coriophora*, *Orchis morio*, population dynamics, rare species, wetlands

Adresse des Autors:

Dr. Markus Peintinger
Institut für Umweltwissenschaften
Universität Zürich
Winterthurerstr. 190
8057 Zürich/Schweiz

Aktuelle Adresse:

Schubertstrasse 19
78315 Radolfzell/Deutschland
peinti@t-online.de

Eingereicht: 1. 11. 1999

Angenommen: 2. 2. 2000

DOI

<https://doi.org/10.12685/bauhinia.1766>

1. Orchideen werden als besonders gefährdet betrachtet und sind typisch für extensiv genutzte Wiesen und Weiden.
2. Sie sind bei Hobbyforschern als Studienobjekt sehr beliebt.
3. Sie weisen im Gegensatz zu vielen anderen Arten des Grünlandes keine ausgeprägte vegetative Vermehrung auf. Die Abgrenzung der Individuen bei der Erfassung ist daher einfacher als bei klonalen Pflanzen.

Gerade Orchideen blühen jedoch unregelmässig, können über Jahre vegetativ oder dormant bleiben (TAMM 1972, WELLS 1981, HUTCHINGS 1987, MEHRHOFF 1989, LIGHT & MACCONAILL 1991, WELLS & COX 1991, WIGHAM & O'NEILL 1991, WILLEMS & BIK 1991, HUTCHINGS et al. 1998). Daher kann die Zahl blühender Pflanzen einer Population von Jahr zu Jahr beträchtlich variieren (s. Beiträge in WELLS & WILLIAMS 1991). Die Gründe für diese Variationen sind noch nicht völlig geklärt (z. B. KINDELMANN 1999, KINDELMANN & BALOUNOVÁ 1999). Fest steht jedoch, dass Lufttemperatur, Niederschläge und Wasserstände einen Einfluss auf die Populationsdynamik haben (HUTCHINGS 1987, INGHE & TAMM 1988, WILLEMS & BIK 1991, VANHECKE 1991). Stark variierende Umweltverhältnisse könnten jedoch langfristige Trends, d. h. Zu- oder Abnahmen der Populationsgrösse unkenntlich machen. Ein Monitoring mit den oben genannten Zielen wäre dann nicht möglich. Am Bodenseeufer scheint besonders der Wasserstand die Zahl blühender Orchideen zu beeinflussen (PEINTINGER 1990). Der Bodensee ist einer der wenigen Voralpenseen, dessen Wasserstand nicht reguliert wird. So kommt es in extremen Hochwasserjahren immer wieder zur fast völligen Überflutung der Pfeifengraswiesen.



Abb. 1: *Gladiolus palustris*



Abb. 2: Überflutete Pflanzen von *Gladiolus palustris* während des Hochwassers 1987 im Wollmatinger Ried

Fotos: Michael Dienst

In dieser Arbeit werden die Veränderungen der Blühhäufigkeit von *Orchis coriophora* L., *O. morio* L. (Orchidaceae) und *Gladiolus palustris* Gaudin (Iridaceae) analysiert. *Gladiolus palustris* weist als Knollen-Geophyt morphologisch viele Ähnlichkeiten zu Orchideen auf. Alle drei Arten werden bereits seit rund 30 Jahren erfasst. Damit gehört das hier dargestellte Monitoring zu den langfristigsten Beobachtungen der Populationsdynamik seltener Arten in Südwestdeutschland. Im Detail wird hier folgenden Fragen nachgegangen:

1. Nahm die Zahl blühender Pflanzen mit Beginn der Pflegemassnahmen tatsächlich wieder zu?
2. Beeinflussten die Wetterbedingungen (Lufttemperatur, Niederschläge) und Wasserstandsdynamik die Anzahl blühender Pflanzen?

Material und Methode

In dieser Arbeit wurden die Populationen von *Orchis coriophora*, *O. morio* und *Gladiolus palustris* im Naturschutzgebiet «Wollmatinger Ried-Untersee-Gnadensee» untersucht. Das Untersuchungsgebiet liegt am Bodensee-Untersee bei ca. 400 m NN (Topographische Karten 1 : 25 000 Landesvermessungsamt Baden-Württemberg, Nr. 8320 NO, bzw. 8220 SO). Eine Beschreibung des Gebiets findet sich bei JACOBY & DIENST (1988).

Bei dem Vorkommen von *O. coriophora* handelt es sich um eines von zwei noch verbliebenen Vorkommen in Baden-Württemberg (KÜNKELE & BAUMANN 1998). *Orchis morio* hingegen ist noch recht weit verbreitet, ging aber in den letzten Jahrzehnten drastisch zurück (KÜNKELE & BAUMANN 1998). Waren zu Beginn des Jahrhunderts noch über 15 Vorkommen im westlichen Bodenseegebiet (deutsches Ufer) bekannt (BAUMANN 1911), findet man die Pflanzen heute nur noch im Wollmatinger Ried (M. Peintinger, unveröffentlichte Daten). *Gladiolus palustris* ist in Baden-Württemberg nur aus dem Wollmatinger Ried bekannt (GRIESE 1998). Sowohl *O. coriophora* wie auch *G. palustris* waren im Gegensatz zu *O. morio* bereits zu Beginn des Jahrhunderts sehr selten (BAUMANN 1911). *Orchis coriophora* und *Gladiolus palustris* gelten in Baden-Württemberg als «vom Aussterben bedroht», *O. morio* als «gefährdet» (BREUNIG & DEMUTH 1999).

Alle Arten wachsen in Pfeifengras-Streuwiesen (Molinion caeruleae W. Koch 1926) auf kalkreichen Böden (Anmoor über Seekreide oder Schnegglisande, SCHREINER 1974). Zur Soziologie der Arten siehe LANG (1973) und PEINTINGER (1990).

Der Wasserstand des Bodensees unterliegt starken jahresperiodischen Schwankungen, wobei die niedrigsten Wasserstände in der Regel im Januar oder Februar, die höchsten im Juli erreicht werden (KIEFER 1965, LUFT & VIESER 1990, DIENST 1994). Der Verlauf der Wasserstände ist jedoch von Jahr zu Jahr sehr unterschiedlich. Während extremer Hochwasserstände wie 1987 und 1999 werden über 90% der Streuwiesen überflutet. Dies geschieht in den Monaten Mai bis Juli, d. h. teilweise während der Blütezeit der untersuchten Arten. Nur *Orchis morio* ist bereits verblüht, wenn das Hochwasser eintritt.

Die Anzahl blühender Pflanzen wurde jährlich während der Hauptblütezeit durch langsames Abschreiten in definierten Flächen (ca. 0.1–1.0 ha) erfasst. Entweder wurde jeweils die gesamte Population (*O. coriophora*, *G. palustris*) oder nur die grösste Teilpopulation untersucht (*O. morio*). Die analysierten Daten stammen aus den Jahren 1969 bis 1998. Für *O. morio* liegen Daten erst seit 1972 vor. Von *O. coriophora* fehlen Daten aus den

Jahren 1970 und 1972. Erfasst wurde die Zahl blühender Pflanzen (Orchideen), bzw. die Anzahl der Blühtriebe (*G. palustris*). Eine frühere Auswertung erfolgte durch PEINTINGER (1990).

Um die Zu- oder Abnahme der blühenden Pflanzen (= zeitlicher Trend) zu untersuchen, wurde eine einfache lineare Regressionsanalyse (Anzahl blühender Pflanzen vs. Jahr) durchgeführt. Die Blühhäufigkeit wurde $\log_{10}(x+1)$ -transformiert, um die Normalverteilung und Gleichheit der Varianz zu gewährleisten.

Bei Zeitreihen sind die Originaldaten in der Regel autokorriert, d. h. die Unabhängigkeit der erklärenden Variablen ist nicht gegeben. Damit ist eine Voraussetzung von parametrischen Signifikanztests verletzt, was die Wahrscheinlichkeit erhöht, einen Fehler erster Art zu begehen (DIGGLE 1990). Es besteht die Gefahr, dass ein Effekt als signifikant erscheint, obwohl er es in Wirklichkeit nicht ist. Da aber alle zeitlichen Trends hoch signifikant sind ($p < 0.001$), also eine konservative Schätzung vorliegt, ist dies unproblematisch.

Um den Einfluss der Umweltvariablen auf die Anzahl blühender Pflanzen zu untersuchen, wurde als abhängige Variable deren Zu- bzw. Abnahme von einem zum nächsten Jahr errechnet. Die Originaldaten wurden ebenfalls transformiert, so dass sich folgende Formel ergibt: Veränderung der Blühhäufigkeit = $\log_{10}(n_t+1) / \log_{10}(n_{t-1}+1)$. Dieses Vorgehen hat den Vorteil, dass die Quotienten im Gegensatz zu Originaldaten einer Zeitreihe unabhängig voneinander sind (differencing sensu DIGGLE 1990), und damit die Bedingungen eines parametrischen Tests erfüllt sind.

Als Umweltvariablen wurden die durchschnittlichen Werte für Wasserstand (cm Pegel Konstanz), Lufttemperatur (°C) und Niederschlagsmenge (mm) für den Zeitraum April bis September analysiert. Die Klimadaten stammen von der Station Konstanz des Deutschen Wetterdienstes. Der Zeitraum April bis September wurde gewählt, weil er in etwa den Bedingungen während der Vegetationsperiode entspricht. Eine Korrelationsmatrix für die Umweltvariablen zeigt, dass lediglich Niederschlag und Wasserstand korreliert sind ($p < 0.01$, Tab. 1).

Um den Einfluss der Umweltvariablen auf die Veränderung der Blühhäufigkeit zu untersuchen, wurde eine schrittweise multiple Regression durchgeführt. Diese erfolgte nach zwei Regeln: Erstens wurden pro Schritt immer der Term mit dem grössten F-Wert in das Modell einbezogen. Zweitens wurden im Gesamtmodell nur signifikante Terme ($p < 0.05$, Tab. 2) aufgenommen, ausgenommen der erste Term. In einem Fall waren die Ergebnisse zweier Modelle so ähnlich, dass beide dargestellt wurden.

Natürlich bleibt bei der Zählung von blühenden Pflanzen unklar, wie gross die Population ist (blühende, vegetative und dormante Pflanzen) und wie sie sich verändert. Bisherige populationsbiologische Untersuchungen ergeben kein einheitliches Bild, selbst innerhalb einer Art wie *Orchis militaris* L. In manchen Populationen ist die Anzahl blühender und vegetativer Indivi-

duen relativ eng korreliert (HUTCHINGS 1987, FARREL 1991, KULL & KULL 1991, WELLS & Cox 1991), in anderen wieder nicht (VAN-HECKE 1991, HUTCHINGS et al. 1998).

Die Zahl blühender Pflanzen von *Orchis morio* in Trockenrasen beträgt nach KÖCK (1991) zwischen 53 und 78%; 1 bis 6% der Pflanzen sind dormant. Für die anderen untersuchten Arten liegen keine vergleichbaren Untersuchungen vor.

Tabelle 1: Korrelationsmatrix (Pearson-Koeffizient) der Umweltvariablen (fett: $p < 0.01$). Alle Umweltvariablen sind bezogen auf den Mittelwert der Monate April bis September (Niederschlag und Lufttemperatur: Werte Wetterwarte Konstanz; Wasserstand: Werte des Pegels Konstanz).

	1					
1	Wasserstand	1				
2	Wasserstand Vorjahr	0.053	1			
3	Temperatur	-0.147	0.137	1		
4	Temperatur Vorjahr	-0.257	-0.081	0.232	1	
5	Niederschlag	0.494	0.147	-0.119	0.100	1
6	Niederschlag Vorjahr	0.074	0.478	-0.008	-0.089	0.133
		1	2	3	4	5
						6

Tabelle 2: Multiple Regression für den Zusammenhang zwischen Veränderung der Blühhäufigkeit und Umweltvariablen für die drei untersuchten Arten im Wollmatinger Ried. Alle Umweltvariablen sind bezogen auf den Mittelwert der Monate April bis September (Niederschlag und Lufttemperatur: Werte Wetterwarte Konstanz; Wasserstand: Werte des Pegels Konstanz). Die multiple Regression erfolgte schrittweise; Einzelheiten siehe Methodenteil; (*): $p < 0.10$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, ns: nicht signifikant.

Varianzquelle	df	SS	F	Sign.
<i>Orchis coriophora</i> ($r^2 = 0.04$)				
Wasserstand Vorjahr	1	0.308	2.02	ns
Residuen	23	3.501		
<i>Orchis morio</i> ($r^2 = 0.27$)				
Wasserstand Vorjahr	1	1.473	9.19	**
Residuen	21	3.650		
<i>Gladiolus palustris</i>				
Modell 1 ($r^2 = 0.33$)				
Niederschlag Vorjahr	1	0.08050	6.28	*
Temperatur	1	0.06459	5.04	*
Wasserstand (aktuelles Jahr)	1	0.07258	5.66	*
Residuen	25	0.32048		
Modell 2 ($r^2 = 0.27$)				
Wasserstand Vorjahr	1	0.06580	4.71	*
Temperatur	1	0.04791	3.42	(*)
Wasserstand (aktuelles Jahr)	1	0.07491	5.36	*
Residuen	25	0.34946		

Es stellt sich die Frage, inwieweit die Veränderung der Blühhäufigkeit eine Aussage über den Trend der Populationsgrösse zulässt. Theoretisch wäre es möglich, dass sich die Populationsgrösse im Gegensatz zur Blühhäufigkeit während 30 Jahren nicht verändert. Doch selbst ein Rückgang blühender Pflanzen würde auf sich verschlechternde Umweltbedingungen hinweisen, die durch geringe Vitalität und Reproduktion der Pflanzen zum Ausdruck kommen. Auch eine Zunahme der Blühhäufigkeit würde auf sich ändernde (günstigere) Umweltbedingungen hinweisen, die langfristig auch zu einer grösseren Zahl neu etablierter Pflanzen führen könnten.

Sicher wäre es wünschenswert, bei einem Monitoring die tatsächliche Populationsgrösse zu erfassen. Allerdings wäre eine Erfassung auch der nichtblühenden oder sogar dormanten Pflanzen extrem zeitaufwendig und nur auf kleinen Probeflächen zu realisieren. Über einen Zeitraum vom 30 Jahren wäre dies sicher nicht möglich gewesen.

Ergebnisse

Die Zahl blühender Pflanze schwankte bei *Orchis coriophora* zwischen 1 und 80 (Mittelwert: 25), bei *O. morio* zwischen 0 und 1700 (Mittelwert: 206) und bei *Gladiolus palustris* zwischen 100 und 4700 (Mittelwert: 1389). Bei beiden Orchideen-Arten ging die Zahl blühender Pflanzen zurück (Abb. 3); der zeitliche Trend war jedoch nur für *O. morio* signifikant ($p < 0.001$). Die Anzahl blühender Pflanzen von *G. palustris* hingegen stieg signifikant an ($p < 0.001$, Abb. 3).

Die schrittweise multiple Regression zeigte, dass bei *O. coriophora* kein Zusammenhang zwischen der Veränderung der Blühhäufigkeit und Umweltvariablen bestand (alle Analysen in Tab. 4). Die Veränderung der Blühhäufigkeit von *O. morio* hingegen hing signifikant vom Wasserstand des Vorjahres ab ($p < 0.01$, Abb. 4), d. h. je höher der mittlere Wasserstand in den Monaten April bis September war, desto geringer war die Zahl blühender Pflanzen im darauf folgenden Jahr. Besonders nach den Jahren 1975, 1980, 1987 und 1994 wurde ein deutlicher Rückgang blühender Pflanzen beobachtet (Abb. 3). *Gladiolus palustris* war die einzige Art, bei der in der multiplen Regression mehr als eine Umweltvariable signifikant war. Die Niederschläge der Vorjahre beeinflussen die Blühhäufigkeit am deutlichsten. Außerdem bestand ein negativer Zusammenhang zwischen Veränderung der Blühhäufigkeit und Temperatur im selben Jahr ($p < 0.05$, Abb. 5). Ein negativer Zusammenhang bestand ausserdem zwischen der Veränderung der Blühhäufigkeit und dem Wasserstand im selben Jahr ($p < 0.05$). Diese multiple Regression unterschied sich nur wenig ($r^2 = 0.33$ statt 0.27) von einem alternativen Regressionsmodell (Modell 2 in Tab. 2), bei dem der Wasserstand des Vorjahres anstelle der Niederschläge des Vorjahres als erster Term in das Modell genommen wurde. Dies ist darauf zurückzuführen, dass Niederschläge und Wasserstand als

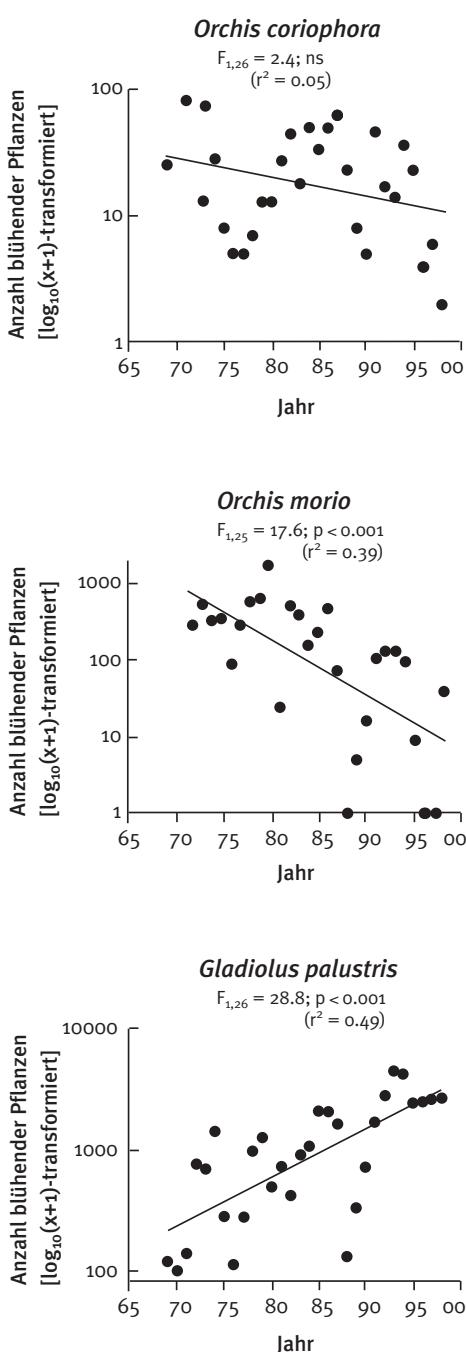


Abb. 3: Veränderung der Blühhäufigkeit von *Orchis coriophora*, *Orchis morio* und *Gladiolus palustris* zwischen 1969, bzw. 1972 und 1998 im Naturschutzgebiet «Wollmatinger Ried» (Bodensee)

einige Umweltvariablen korreliert waren (Tab. 1). Je höher die Niederschläge, desto höher war auch der mittlere Wasserstand. Ein Rückgang der blühenden Pflanzen von *G. palustris* wurde vor allem nach den Jahren 1974, 1979 und 1987 beobachtet (Abb. 3).

Diskussion

Die Untersuchung hat gezeigt, dass bei allen drei Arten die Anzahl blühender Pflanzen von Jahr zu Jahr stark fluktuierte. Dies steht in Übereinstimmung mit vielen anderen untersuchten Orchideen-Arten bzw. Populationen (WELLS & WILLEMS 1991). Zusammenfassend ist festzuhalten, dass sowohl ein zeitlicher Trend als auch ein Einfluss von Wetterbedingungen und Wasserstand auf die Blühhäufigkeit nachgewiesen wurde.

Zeitlicher Trend

Bei zwei von drei Arten war ein signifikanter zeitlicher Trend während der 30 Untersuchungsjahre erkennbar. Ein drastischer Rückgang war bei *Orchis morio* zu beobachten. Das Verschwinden dieser Art in vielen mesotrophen Feuchtwiesen dürfte mit einer Nutzungsänderung zu erklären sein (häufiger Schnitt, Düngung, beispielsweise im benachbarten Naturschutzgebiet «Hausener Aachried», PEINTINGER 1990). SILVERTOWN et al. (1994) konnten experimentell nachweisen, dass die Blühhäufigkeit bei Düngung der Wiesen zurückgeht, was mit der gestiegenen Produktivität (oberirdische Biomasse) in Beziehung steht. Der Rückgang von *O. morio* im Wollmatinger Ried kann damit jedoch nicht erklärt werden. Diese Flächen werden mindestens seit den 1980er Jahren gleich bewirtschaftet. Eine direkte Düngung der Flächen erfolgte nicht. Einträge über Luft und Wasser sind jedoch denkbar. Zwar ist mehrfach nachgewiesen, dass Nährstoffeintrag bei Pfeifengraswiesen und Kleinseggenrieden die Produktivität und die Artenzusammensetzung verändern (FINCKH 1960, BOLLER-ELMER 1977, EGLOFF 1986, PAULI

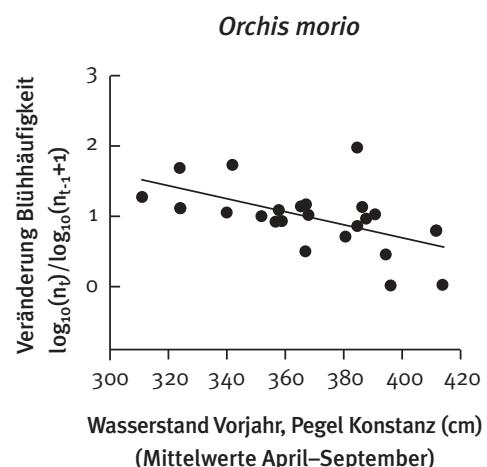


Abb. 4: Zusammenhang zwischen der Veränderung der Blühhäufigkeit von *Orchis morio* (s. Methodenteil) und dem mittleren Wasserstand des Pegels Konstanz für die Monate April bis September im Vorjahr

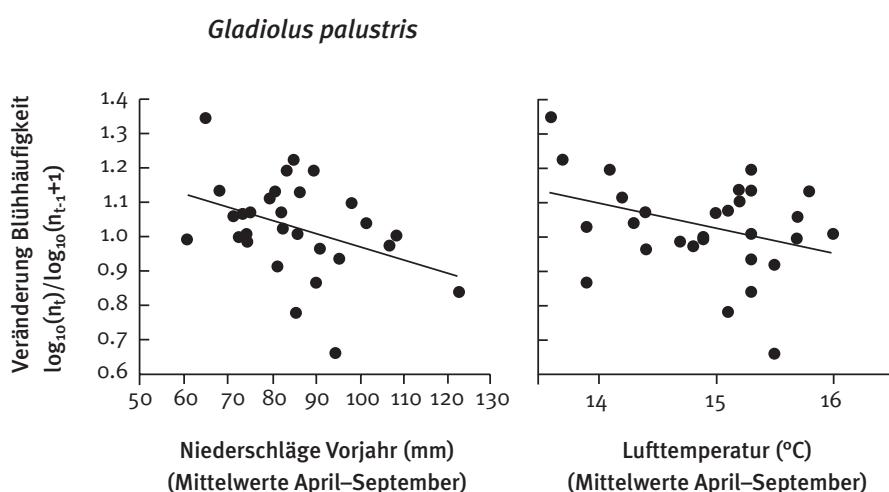
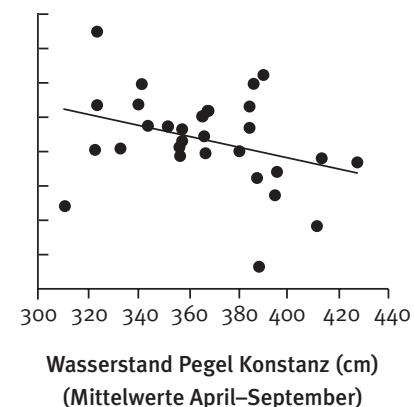


Abb. 5: Zusammenhang zwischen der Veränderung der Blühhäufigkeit von *Gladiolus palustris* (s. Methodenteil) und der mittleren Niederschlagsmenge, der mittleren Lufttemperatur und dem mittleren Wasserstand des Pegels Konstanz; alle Mittelwerte beziehen sich auf Daten der Monate April bis September der Wetterwarte Konstanz des Deutschen Wetterdiensts. Gezeigt werden die Originalwerte (Signifikanztests der multiplen Regression s. Tabelle 2).



1998). Für die Pfeifengraswiesen am Bodensee ist aber unbekannt, wie hoch der Nährstoffeintrag über die Luft ist und ob während der Überschwemmungen ein Eintrag über das Wasser erfolgt.

Im Gegensatz zu Wollmatinger Ried und Hausener Aachried weist *Orchis morio* in einem Halbtrockenrasen auf dem Bodanrück keinen Rückgang auf, allerdings beruht die Einschätzung nur auf einem kurzen Untersuchungszeitraum (unveröffentlichte Daten, NABU-Naturschutzzentrum Mettnau). Auch STÖCKLIN et al. (1999) zeigten, dass zwischen 1997 und 1998 von 16 Populationen in Halbtrockenrasen des Schweizer Juras 12 zunahmen, während nur eine abnahm.

Weniger deutlich war der Rückgang bei *O. coriophora*. Die Populationsgrösse ist allerdings sehr gering (1998: nur noch eine blühende Pflanze), so dass die Überlebensfähigkeit dieser Population als kritisch betrachtet werden muss. Trotz strengem Schutz und schonender Biotoppflege seit vielen Jahren erfolgte kein Anstieg der Populationsgrösse.

Die Zunahme von *G. palustris* hingegen dürfte vor allem durch die Wiederaufnahme der Pflegemassnahmen erfolgt sein. Waren zu Beginn der 1970er Jahre ein Grossteil der Streuwiesen ungenutzt, werden derzeit im gesamten Naturschutzgebiet jährlich über 100 ha gemäht (JACOBY & DIENST 1988).

Bei den hier untersuchten Arten konnte also nur bei *Gladiolus palustris* eine Zunahme beobachtet werden, die in Zusammenhang mit den Pflegemassnahmen zur Erhaltung der Streuwiesen gebracht werden kann. Allerdings wurden Zunahmen auch bei weiteren Arten beobachtet, z. B. *Primula farinosa* L. (PEINTINGER 1990).

Einfluss von Wetterbedingungen und Wasserstand

Wie zu erwarten, hatte der Wasserstand einen deutlichen Einfluss auf die Veränderung der Blühhäufigkeit von einem Jahr zum nächsten. Bei *Orchis morio* konnte die Verringerung der Zahl blühender Pflanzen erst ein Jahr nach höheren Wasserständen beobachtet werden. Als Frühblüher war diese Art bereits verblüht als die Hochwasser eintraten. Zudem bilden Orchideen die Anlagen für Blütenstände bereits im Jahr zuvor (LEESON et al. 1991, LIGHT & MACCONAILL 1991). Reservestoffe müssen ausserdem bei Arten mit Knollen in der Ersatzknolle gespeichert werden. Kommt es zu einer Verringerung der Vitalität in einem Jahr, werden folglich im nächsten Jahr weniger Blütenstände gebildet.

Die Dynamik von *Orchis coriophora* wird durch den Wasserstand nicht beeinflusst. Dies ist nicht weiter erstaunlich, da die Population selbst bei extremen Hochwassern kaum überschwemmt wird.

Bei *Gladiolus palustris* sind die Verhältnisse komplizierter. Hier hatte nicht nur der Wasserstand vom Vorjahr, sondern auch die Niederschlagsmenge einen Einfluss auf die Blühhäufigkeit. Da jedoch beide Variablen korreliert waren, sollte dies nicht

überbewertet werden. Eine alternative Analyse (Modell 2) zeigt deutlich, dass anstelle der Niederschlagsmenge auch der Wasserstand vom Vorjahr einen signifikanten Effekt aufwies.

Erstaunlich ist hingegen, dass auch der Wasserstand im selben Jahr einen negativen Einfluss auf die Blühhäufigkeit hatte. Dies könnte dadurch erklärt werden, dass *G. palustris* im Gegensatz zu *O. morio* erst im Spätsommer blüht und sich die Zahl blühender Pflanzen zusätzlich durch das Hochwasser verringert hat.

Der Einfluss von Überschwemmungen auf Orchideen ist bisher nur wenig untersucht. VANHECKE (1991) kam zu ähnlichen Ergebnissen bei der Untersuchung von *Dactylorhiza praetermissa* (Druce) Soó, einer Art der *D. incarnata*-Gruppe, in einem Dünnentälchen an der belgischen Küste. Während 13 Jahren kam es zweimal zu einem drastischen Rückgang der Populationsgrösse nach Überflutungen im Winterhalbjahr. Einmal waren drei Jahre hintereinander keine blühenden Pflanzen mehr vorhanden. Danach stieg deren Zahl wieder exponentiell an.

Die Veränderung in der Anzahl blühender Pflanzen stand bei *G. palustris* als einziger Art auch mit der Lufttemperatur im April bis September im Zusammenhang. Man würde erwarten, dass günstige Sommertemperaturen zu einer höheren Blühhäufigkeit führen. Tatsächlich verringerte sich die Zahl blühender Pflanzen aber bei höheren Mittelwerten. Offensichtlich führten die höheren Temperaturen eher zu Trockenstress, der die Blühhäufigkeit verringerte. Dieser erfolgte offensichtlich unabhängig von Niederschlag und Wasserstand (Makroklima), da die Temperatur mit keiner anderen Umweltvariablen signifikant korreliert war (Tab. 1).

Die Blühhäufigkeit ist bei vielen Orchideen-Arten von den Wetterbedingungen abhängig. So fanden INGHE & TAMM (1988), dass sich die Blühhäufigkeit von *Dactylorhiza sambucina* (L.) Soó und *Listera ovata* (L.) R. Brown ein Jahr nach einer Sommertrockenheit verringert. HUTCHINGS (1987) und WELLS & COX (1991) hingegen konnten nachweisen, dass sich die Höhe des Blütenstandes von *Ophrys sphegodes* Mill. bzw. *O. apifera* Huds. vergrössert, wenn die Niederschlagsmengen zunehmen. Dabei liess sich sowohl ein Effekt der Niederschläge im Sommer des Vorjahrs wie im Winter/Frühjahr des selben Jahrs nachweisen. Ein Zusammenhang mit der Blühhäufigkeit konnte bei beiden Arten jedoch nicht nachgewiesen werden. WILLEMS & BIK (1991) vermuten, dass sich die Populationsgrösse von *Orchis simia* Lam. vor allem nach kalten Wintern verringert (geringe Etablierung junger Pflanzen).

Schlussfolgerungen

Obwohl in dieser Untersuchung nur die Zahl blühender Pflanzen erfasst wurde, somit methodische Mängel vorliegen (siehe Methodenteil), lassen sich folgende Schlussfolgerungen ziehen:

1. Langfristige Zu- oder Abnahmen sind deutlich erkennbar, auch wenn die Blühhäufigkeit kurzfristig von Wetterbedingungen und Wasserstandsverhältnissen abhängt.

2. Die Auswirkungen seltener Ereignisse, wie die Überschwemmung der Pfeifengraswiesen bei Hochwasser, sind nur durch langfristige Untersuchungen sicher abzuschätzen (LIKENS 1987). Bei Untersuchung in einem Zeitraum von unter 5 Jahren, was der Dauer der meisten ökologischen Untersuchungen entspricht (TILMAN 1987), könnte leicht der Eindruck entstehen, dass nach extremen Überschwemmungen die untersuchten Populationen zurückgehen. Bei *Gladiolus palustris* war langfristig dagegen eine Zunahme zu beobachten. Zumindest bei dieser Art kann die mittel- und langfristige Dynamik unterschiedlich verlaufen. Somit ist auch bei dem Jahrhunderthochwasser 1999 eine Gefährdung der Populationen nicht zu befürchten. Die gelegentlichen Überschwemmungen alle 10 bis 15 Jahre müssen vielmehr als Bestandteil einer natürlichen Landschaftsdynamik verstanden werden, die diesen «amphibischen Lebensraum» erst geschaffen hat. Problematisch ist die Situation dann, wenn die Populationsgrösse gering ist. Populationsschwankungen aufgrund umweltbedingter Stochastizität erhöhen das Aussterberisiko besonders in kleinen Populationen (SOULÉ 1987).

3. Ein Monitoring seltener Arten kann zwei Ziele verfolgen: entweder nur die Populationsdynamik zu beobachten oder – mehr im Sinne des Naturschutzes – Rückgänge rechtzeitig zu erkennen, um Massnahmen ergreifen zu können. Letzteres setzt voraus, dass die Gründe für den Rückgang bekannt sind. Zwar können die Zunahmen bei *Gladiolus palustris* als Erfolg der Schutz- und Pflegebemühungen aufgefasst werden. Gerade aber der Rückgang von *Orchis morio* kann nicht erklärt werden. Ebenso ist unklar, warum *O. coriophora* im Bestand nicht zunahm, obwohl hier seit langem Pflegemassnahmen erfolgten. Kritisch anzumerken ist deshalb, dass mit einem einfachen Monitoring, wie dem hier dargestellten, die Ursachen für Bestandsveränderungen nicht erforscht werden können. Dabei scheint es generell nur wenige geeignete Ansätze in der Naturschutzbiologie zu geben, um eine Rückgangsanalyse zu ermöglichen. Eine Kombination aus Monitoring und populationsbiologischen Untersuchungen könnte hierfür Ansätze liefern (siehe z. B. Untersuchungen zu *Gentiana pneumonanthe* L. von OOSTERMEIJER et al. 1992, 1994, 1996).

Dank

Dem Naturschutzbund Deutschland (NABU) danke ich für die Bereitstellung der Daten, den zahlreichen MitarbeiterInnen für ihre Mithilfe bei den Bestandszählungen, vor allem Michael Dienst, Dr. Diethelm Heuschen, Harald Jacoby, Eberhard Klein und Irene Strang. Für kritische Anmerkungen zum Manuskript danke ich Michael Dienst und Jürg Stöcklin. Die verbliebenen Fehler sind meine.

Literatur

- BAUMANN E (1911) Die Vegetation des Untersees (Bodensee). Arch Hydrobiol / Suppl 1: 1–554
- BOLLER-ELMER K C (1977) Stickstoff-Düngereinflüsse von Intensiv-Grünland auf Streu- und Moorwiesen. Veröff Geobot Inst ETH, Stiftung Rübel, Zürich 63: 1–103
- BREUNIG T & DEMUTH S (1999) Rote Liste der Farn- und Samenpflanzen Baden-Württembergs (3., neu bearbeitete Fassung, Stand 15. 4. 1999). Naturschutz-Praxis, Arten- schutz 2, Landesanstalt für Umweltschutz, Karlsruhe
- DIENST M (1994) Die Wasserstände des Bodensee-Obersee von 1893–1992. Schriftenr Ver Geschichts Bodensee 112: 147–162
- DIGGLE P J (1990) Time series. A biostatistical introduction. Clarendon Press, Oxford
- EGLOFF T (1986) Auswirkungen und Beseitigung von Düngungseinflüssen auf Streuwiesen. Veröff Geobot Inst ETH, Stiftung Rübel, Zürich 89: 1–183
- FARREL L (1991) Population changes and management of *Orchis militaris* at two sites in England. In: Wells T C E & Willems J H (eds) Population ecology of terrestrial orchids. SPB Academic Publishing, The Hague, pp. 63–68
- FINCKH B (1960) Umbruchlose Verbesserung ertragsärmer Streuwiesen. Bayer Landw Jb 37: 97–119
- GRIESE J (1998) Iridaceae. In: Sebald O, Seybold S, Philippi G & Wörz A (eds) Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs, Band 7. Ulmer, Stuttgart, pp. 187–204
- HUTCHINGS M J (1987) The population biology of the early spider orchid, *Ophrys sphegodes* Mill. I. A demographic study from 1975 to 1984. J Ecol 75: 711–727
- HUTCHINGS M J, MENDOZA A & HAVERS W (1998) Demographic properties of an outlier population of *Orchis militaris* L. (Orchidaceae) in England. Bot J Linn Soc 126: 95–107
- INGHE O & TAMM C O (1988) Survival and flowering of perennial herbs. V. Patterns of flowering. Oikos 51: 203–219
- JACOBY H & DIENST M (1988) Das Naturschutzgebiet «Wollmatinger Ried – Untersee – Gnadensee»: Bedeutung, Schutz und Betreuung. Naturschutzforum 1/2: 205–306
- KIEFER F (1965) Die Wasserstände des Bodensees seit 1871. Schriftenr Ver Geschichte Bodensee 83: 1–31
- KINDLMANN D (1999) Are orchid life histories really irregular? The case of *Epipactis albensis*. Oikos 85: 265–270
- KINDLMANN D & BALOUNOVÁ, Z (1999) Flowering regimes of terrestrial orchids: unpredictability or regularity? J Veg Sci 10: 269–273
- KÖCK, U-V (1991) Populationsbiologische und -ökologische Untersuchungen als Grundlage für einen wissenschaftlich fundierten Arten- schutz – Erste Ergebnisse einer Modelluntersuchung an *Orchis morio* L. Verh Ges Ökol 20: 935–944
- KULL T & KULL K (1991) Preliminary results from a study of populations of *Cypripedium calceolus* in Estonia. In: Wells T C E & Willems J H (eds) Population ecology of terrestrial orchids. SPB Academic Publishing, The Hague, pp. 69–76
- KÜNKELE S & BAUMANN H (1998) Orchidaceae. In: Sebald O, Seybold S, Philippi G & Wörz A (eds) Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs, Band 8. Ulmer, Stuttgart, pp. 286–462
- LANG G (1973) Die Vegetation des westlichen Bodenseegebietes. Fischer, Jena
- LEESON E, HAYNES C & WELLS T C E (1991) Studies of the phenology and dry matter allocation of *Dactylorhiza fuchsii*. In: Wells T C E & Willems J H (eds) Population ecology of terrestrial orchids. SPB Academic Publishing, The Hague, pp. 125–138
- LIGHT M H S & MACCONAILL M (1991) Patterns of appearance in *Epipactis helleborine*. In: Wells T C E & Willems J H (eds) Population ecology of terrestrial orchids. SPB Academic Publishing, The Hague, pp. 77–87
- LIKENS G (Hrsg) (1989) Long-term studies in ecology. Springer, New York
- LUFT G & VIESER H (1990) Veränderungen der Bodensee-Wasserstände von 1887 bis 1987. Dtsch Gewässerk Mitt 34: 146–156
- MEHRHOFF L A (1989) The dynamics of declining populations of an

- endangered orchid, *Isotria medeoloides*. *Ecology* 70: 783–786
- OOSTERMEIJER J G B, DEN NIJS J C M, RAIJMAN L E L & MENKEN S B J (1992) Population biology and management of the marsh gentian (*Gentiana pneumonanthe* L.), a rare species in the Netherlands. *Bot J Linn Soc* 108: 117–130
- OOSTERMEIJER J G B, VAN'T VEER R & DEN NIJS J C M (1994) Population structure of the rare, long-lived perennial *Gentiana pneumonanthe* in relation to vegetation and management in the Netherlands. *J Appl Ecol* 31: 428–438
- OOSTERMEIJER J G B, BRUGMAN M L, DE BOER E R & DEN NIJS J C M (1996) Temporal and spatial variation in the demography of *Gentiana pneumonanthe*, a rare perennial herb. *J Ecol* 84: 153–166
- PAULI D (1998) Plant species diversity and productivity in wetland communities: patterns and processes. Unveröff Dissertation, Universität Zürich
- PEINTINGER M (1990) Bestandschwankungen bei seltenen Pflanzenarten in Pfeifengraswiesen des westlichen Bodenseegebietes. *Carolinea* 48: 69–84
- SCHREINER A (1974) Erläuterungen zur geologische Karte Landkreis Konstanz (Baden-Württemberg). 2. Aufl., Freiburg
- SILVERTOWN J, WELLS D A, GILLMAN M, DODD M E, ROBERTSON, H. & LAKHANI K H (1994) Short-term effects and long-term after-effects of fertilizer application on the flowering population of green-winged orchid *Orchis morio*. *Biol Conserv* 69: 191–197
- SOULÉ M (Hrsg) (1987) Viable Populations for Conservation. Cambridge Univ. Press, Cambridge
- STÖCKLIN J, MEIER V G & RYF M (1999) Populationsgrösse und Gefährdung von Magerwiesen-Pflanzen im Nordwestschweizer Jura. *Bauhinia* 13: 61–68
- TAMM C O (1972) Survival and flowering of some perennial herbs. II. The behaviour of some orchids on permanent plots. *Oikos* 23: 23–28
- TILMAN D (1987) Ecological experimentation: strengths and conceptual problems. In: Likens G E (ed) Long-term studies in Ecology. Approaches and alternatives. Springer, New York, pp. 136–157
- VANHECKE L (1991) Population dynamics of *Dactylorhiza praetermissa* in relation to topography and inundation. In: Wells T C E & Willems J H (eds) Population ecology of terrestrial orchids. SPB Academic Publishing, The Hague, pp. 15–32
- WELLS T C E (1981) Population ecology of terrestrial orchids. In: Syngre H (ed) The biological aspects of rare plant conservation, Wiley, Chichester, pp. 281–295
- WELLS T C E & COX R (1991) Demographic and biological studies on *Ophrys apifera*: some results from a 10 year study. In: Wells T C E & Willems J H (eds) Population ecology of terrestrial orchids. SPB Academic Publishing, The Hague, pp. 47–61
- WELLS T C E & WILLEMS J H (eds) (1991) Population ecology of terrestrial orchids. SPB Academic Publishing, The Hague
- WHIGHAM DF & O'NEILL J (1991) The dynamics of flowering and fruit production in two eastern North American terrestrial orchids, *Tipularia discolor* and *Liparis lilifolia*. – In: Wells T C E & Willems J H (eds) Population ecology of terrestrial orchids. SPB Academic Publishing, The Hague, pp. 89–101
- WILLEMS J H & BIK L (1991) Population biology of *Orchis simia* in the Netherlands, 1972–1990. In: Wells T C E & Willems J H (eds) Population ecology of terrestrial orchids. SPB Academic Publishing, The Hague, pp. 33–45
- WINTERHOFF W (1993) Die Vegetation des Eriskircher Riedes. Beih Veröff Naturschutz Landschaftspflege Bad-Württ 69: 13–156