

## Hybridisierung, Polyploidie und Evolution bei europäisch-mediterranen Orchideen

Die Entstehung und Entfaltung der Mannigfaltigkeit der Lebewesen ist ein zentrales Problem der Biologie, eine Fragestellung, die uns immer wieder neue Rätsel und Probleme aufgibt. Es ist zwar unumstritten, daß dabei – wie uns die moderne synthetische Evolutionstheorie lehrt – Mutation und Rekombination, Selektion und Isolation als Hauptfaktoren des Evolutionsgeschehens gelten müssen. Über diesen großen Rahmen hinaus gibt es aber zahlreiche Einzelfragen, die noch einer weitergehenden und vertiefenden Klärung bedürfen. Dieser Aufgabe sollen auch die folgenden Ausführungen über die Bedeutung der Hybridisierung und Polyploidie für die Evolution europäisch-mediterraner Orchideen dienen. Die vielfach nur formalen taxonomischen Probleme der überaus kritischen Gattungs- und Artabgrenzung bei den Orchideen sollen dabei ausgeklammert bleiben.

Der Begriff „Hybridisierung“ bezeichnet Kreuzungsvorgänge zwischen sexuell unvollständig isolierten Sippen mit unterschiedlicher genetischer Struktur und unterschiedlicher Merkmalsausbildung. Innerhalb dieses breiten Rahmens soll zuerst die sogenannte **homoploide Hybridisierung** behandelt werden: Homoploide Hybriden entsprechen in der Zahl, vielfach auch in der Struktur der Chromosomen ihren Elternsippen; sie sind steril oder pflanzen sich  $\pm$  normal sexuell fort (EHRENDORFER 1978). Bei sexueller Fortpflanzung kommt es zur Rekombination und zur raschen Freisetzung einer ungeheuren Variabilität, einer Variabilität, die auf der Basis von Mutationen nur sehr viel langsamer entstehen könnte. Wenn man zwei Individuen kreuzt, die sich in zwei Erbanlagen (Genen) unterscheiden, dann entstehen in der zweiten Hybridgeneration ( $F_2$ ) 9 erblich verschiedene Rekombinationstypen. Unterscheiden sich aber z. B. die beiden Kreuzungspartner in 10 Erbanlagen (wie dies bei Rassen- und Artkreuzungen häufig zutreffen kann), dann sind es in der  $F_2$  bereits 59049 Rekombinationstypen!

Bei Hybriden, die sich über die  $F_1$  und  $F_2$  hinaus fortpflanzen, wird darüber hinaus noch folgendes wichtig: Die unterschiedlich angepaßten Erbsysteme (Genome) der Ausgangsippen werden bei den hybridogenen Nachkommen  $\pm$  eingeschmolzen und umgebaut. Wir wissen heute, daß in den Genomen der höheren Pflanzen und Tiere neben den früher allein beachteten und singulären Strukturgenen nicht direkt an der Merkmalsausbildung beteiligte,  $\pm$  stark wiederholte (repetitive) DNS-Abschnitte einen relativ großen Anteil am Erbgut ausmachen. Allein schon ein Umordnen dieser komplexen Systeme innerhalb eines Genoms kann zu beachtlichen Veränderungen im Phänotyp führen, bei der Rekombination verschiedener Genome im Rahmen der Hybridisierung ergeben sich daraus noch viel drastischere Konsequenzen und vielfach ganz entscheidende Impulse für die Evolution. Aus dem Gleichgewicht geratene hybridogene Genome haben wesentlich erhöhte Mutationsraten und tendieren zu neuen stabilen Organisationsformen. Homoploide Hybridisierung kann also zur teilweisen oder völligen Einschmelzung von Sippen führen, gleichzeitig aber auch wesentliche Anstöße für die divergente Evolution bedingen.

Im Verlauf der Evolution sind divergente Differenzierung und konvergente Hybridisierung vielfach so eng miteinander verzahnt, daß sie sich nur schwer voneinander trennen lassen. Dies wurde schon von ANDERSON (1949, 1953) betont und dann als Prinzip der Differenzierungs-Hybridisierungszyklen verallgemeinert (EHRENDORFER 1959).

Woran lassen sich Differenzierung und Hybridisierung nun im kritischen Fall tatsächlich unterscheiden? Dadurch, daß die Hybridderivate (B) vielfach gewisse Defekte der Meiose und Fertilität aufweisen, in ihrer Merkmalsausbildung zwischen den postulierten Elternsippn (A und C) liegen und variabler sind als diese, und daß sie im Vergleich zu diesen Elternsippn ökologisch und geographisch  $\pm$  intermediäre, vielfach jüngere Lebensräume besiedeln.

All dies trifft bei hybridogener Sippnkonvergenz  $A \times C \rightarrow B$  häufig, aber keineswegs immer zu und kann in ähnlicher Weise auch durch Sippndivergenz bedingt sein, so z. B. dann, wenn man sich A und C aus B entstanden denkt:  $A \leftarrow B \rightarrow C$ . Dann ist selbst die erfolgreiche experimentelle Synthese von intermediären, B entsprechenden Individuen im Kreuzungsversuch nicht unbedingt ein Beweis dafür, daß B aus der Hybridisierung von  $A \times C$  entstanden ist. Wie wir erst unlängst wieder und anfänglich der Bearbeitung hybridogener *Ophrys*-Sippn dargelegt haben (DANESCH & EHRENDORFER 1975): Nur die Korrelation und Kohäsion der Merkmale der vermuteten Elternsippn bei den Zwischenformen kann als definitiver Beweis für ihre hybridogene Entstehung gelten, und auch das nur dann, wenn die daraufhin analysierten Merkmale nicht auch schon bei den Elternsippn miteinander korreliert sind. Diese These geht darauf zurück, daß ANDERSON (1949, 1953) und viele andere Autoren (vgl. z. B. GRANT 1975, 1979 und dort angeführte Literatur) bei zahlreichen experimentellen und einwandfreien natürlichen Hybridnachkommen gezeigt haben, daß die Merkmalsyndrome der Elternsippn (also etwa A und C) innerhalb der Hybridpopulation (also etwa B) miteinander fast immer phänotypisch  $\pm$  verknüpft, also korreliert bleiben. Dieses Phänomen geht offenbar zum Großteil auf genetische bzw. physiologische Koppelung der Erbanlagen infolge der langen „Coadaptation“ innerhalb der Ausgangssippn vor ihrer Hybridisierung zurück und kann jedenfalls nicht als Ergebnis einer selbständigen Evolution der Zwischensippe interpretiert werden.

Besonders augenscheinlich läßt sich die Korrelation elterlicher Merkmale bei Hybridnachkommen anhand der von ANDERSON entwickelten Streudiagramme darstellen. Dabei bilden die Hybridindividuen zwischen den Elternsippn eine sogenannte Korrelationsspindel (vgl. z. B. Abb. 4): Individuen von B, die sich in einem Merkmal dem Elter A bzw. C annähern, zeigen meist auch in den anderen Merkmalen eine größere Ähnlichkeit mit A bzw. C; extreme Merkmalskombinationen von A und C würden außerhalb der Spindel liegen, sie sind nicht lebensfähig. Umgekehrt lassen sich durch Extrapolation und „Verlängerung“ aus solchen Korrelationsspindeln (etwa von B) auch Rückschlüsse auf die beteiligten Elternsippn (also A bzw. C) ziehen. Mehrfach ist es gelungen, noch nicht bekannte Elternsippn „vorauszusagen“ und dann tatsächlich in der Natur aufzufinden.

Im folgenden soll nun versucht werden, diese allgemeinen Feststellungen hinsichtlich der homoploiden Hybridisierung durch Beispiele aus den Orchideen zu illustrieren. Grundsätzlich ist ja gerade für diese hochentwickelte Angiospermenfamilie die Bedeutung von solchen Hybridisierungsvorgängen allgemein anerkannt (vgl. z. B. WITHNER 1959, 1974, DANESCH & DANESCH 1976a): Die Ausbildung von Kreuzungsbarrieren infolge von Veränderungen der Chromosomenstruktur und Chromosomenzahl ist hier gegenüber der überwiegend genmutativ bedingten, morphologischen und physiologischen Sippndivergenz stark verzögert. Daher sind Kreuzungsvorgänge auch zwischen sehr verschiedenen, als Arten und teilweise sogar als Gattungen eingestuft Sippn vielfach noch ohne wesentliche Einbußen an Fertilität und Vitalität bei den Hybridderivaten möglich.

Für den europäisch-mediterranen Raum lassen sich die Auswirkungen der homoploiden Hybridisierung am besten an der Gattung *Ophrys* demonstrieren: Sie ist bekanntlich



a



b



c



d

Abb. 1 Einzelblüten von *Ophrys bertolonii* in a) Frontal- und b) Seitenansicht, c) *Ophrys tommasinii* in Seitenansicht, d) *Ophrys x dalmatica* in Seitenansicht (Frontalansicht und Variation, vgl. Farbtafel 2).

überaus formenreich und ganz offenkundig noch in einer Phase aktiver Evolution. Abgesehen von zahlreichen allgemein anerkannten Hybridkombinationen, wo zwischen vermischt wachsenden Populationen klar abgegrenzter Parentalsippen vorübergehend und vereinzelt spontane Bastardpflanzen auftreten, sind bei *Ophrys* auch experimentelle Kreuzungsexperimente gelungen (vgl. z. B. NELSON 1962: 102 ff. und DANESCH & DANESCH 1972 sowie dort zitierte Literatur). Darüber hinaus gibt es aber auch viele Beispiele für offenkundig stabilisierte, individuenreiche und weiter verbreitete „Zwischensippen“, bei denen eine hybridogene Entstehung umstritten ist und die vielfach auch nur mit einer oder auch ganz ohne ihre postulierten Parentalsippen als „Halbwaisen“ oder „Vollwaisen“ vorkommen (vgl. dazu die frühen Hinweise von STEBBINS & FERLAN 1956). Zu diesem Erscheinungsbild passen die recht breit gestreuten karyologischen Untersuchungen der letzten Jahre (GREILHUBER & EHRENDORFER 1975, DEL PRETE 1978): Sie haben gezeigt, daß mit Ausnahme von tetraploiden Lokalpopulationen von *Ophrys fusca* agg. (sect. *Pseudophrys* = *Fusci-Luteae*) aus dem westlichen Mittelmeerraum, die Gattung durchgehend diploid, also homoploid, ist. Eine gewisse Oszillation der Chromosomenzahlen oberhalb der diploiden Basiszahl von  $2n = 36$  resultiert aus Aneuploidie, Aneusomie bzw. dem Auftreten von B-Chromosomen. Die Karyotypen der verschiedenen Arten erscheinen sehr einheitlich.

Beginnen wir mit einem noch unveröffentlichten Beispiel aus Dalmatien, wo im Raum von Šibenik zwischen morphologisch klar umschriebenen Populationen von *Ophrys bertolonii* und *O. tommasinii* (*O. sphecodes* agg.) sehr zahlreiche Individuen einer ebenfalls durchaus distinkten Sippe auftreten, die als *O. dalmatica* angesprochen werden muß (VÖTH & EHRENDORFER 1980). Unsere Bilder (vgl. Farbtafel 2 und die 4 Schwarzweißbilder 1a – d der Abb. 1) und biometrischen Daten (vgl. dazu die Streudiagramme Abb. 2) demonstrieren die intermediäre Stellung dieser Sippe in den meisten Blütenmerkmalen, aber auch ihre relative Selbständigkeit. Sehr beachtlich ist die Tatsache, daß *O. dalmatica* hinsichtlich der geringen Größe des Lippenmales und der relativen Länge des Basalfeldes zur Lippenlänge noch deutlich über die Werte von *O. bertolonii* hinaus transgrediert, in diesen Merkmalen also eine autonome Entwicklung vor Augen führt. Trotz ihres sympatrischen Vorkommens zeigen die besprochenen drei *Ophrys*-Sippen bei Šibenik Ansätze zur raumzeitlichen Isolation. Während *O. tommasinii* buschig-schattige und tiefgründigere Lokalstandorte bevorzugt, wächst *O. bertolonii* im offenen, sonnigen und eher flachgründigen Terrain; dazwischen liegen die Hauptvorkommen von *O. dalmatica*. Am 24. April 1974 waren *O. tommasinii* fast völlig verblüht, *O. bertolonii* in erster Blüte und *O. dalmatica* in Spätblüte. Obwohl im vorliegenden Fall noch keine Korrelationsberechnungen vorliegen, ist an der hybridogenen Entstehung von *O. dalmatica* kaum zu zweifeln. Jedenfalls ist auf diese, ursprünglich aus dem Raum Zadar beschriebene Sippe im mittleren Dalmatien weiter zu achten. (Wegen der Verbreitung der Parentalsippen vgl. VÖTH & LÖSCHL 1978).

Am besten dokumentiert ist die hybridogene Sippenbildung bei *Ophrys* im Verwandtschaftskreis von *O. bertolonii*, *O. atrata* (*O. sphecodes* agg.) und ihren Zwischenformen, die man ebenso wie *O. dalmatica* aus praktischen Gründen dem *O. bertolonii*-Aggregat zurechnen kann. Die Befunde erscheinen deshalb so überzeugend, weil hier zwei voneinander völlig unabhängig arbeitende Autorengruppen (O. & E. DANESCH, F. & K. EHRENDORFER 1975 sowie GÖLZ & H. R. REINHARD 1975, 1979 und P. GÖLZ 1976) trotz der Analyse unterschiedlicher Populationen und der Anwendung ganz unterschiedlicher statistischer Methoden zu grundsätzlich übereinstimmenden Ergebnissen und Schlußfolgerungen gekommen sind (Abb. 3–10).

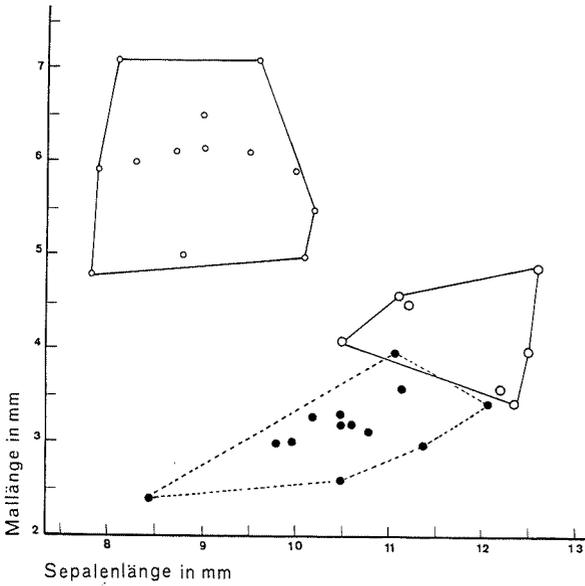
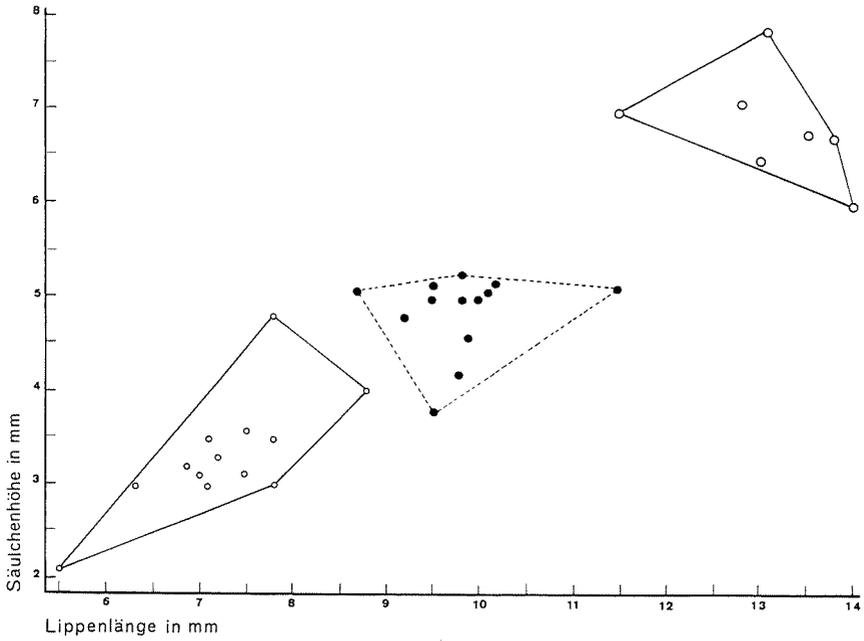
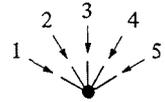


Abb. 2: Streudiagramme sympatrischer Populationen von *Ophrys tommasinii* (o), *O. dalmatica* (●) und *O. bertolonii* (O); Dalmatien, bei Šibenik (aus VÖTH & EHRENDORFER 1980).

Position der Striche an den Kreissymbolen der Individuen



1. Sepalenfarbe:	0	0-5, 5	0-2, 0-3, 2-5	2, 3, 4	: Indexwerte
	0	1	2	3	: Strichlängen
	●	●	●	●	
2. Petalenstellung: und Petalenrand:	∩	∩	∩	∩	: Indexwerte
	∩	∩	∩	∩	: Strichlängen
	●	●	●	●	
3. Lippenwölbung:	(		)	>	: Indexwerte
	0	1	2	3	: Strichlängen
	●	●	●	●	
4. Anhängsel:	0	↙ ↘	↘	↙	: Indexwerte
	0	1	2	3	: Strichlängen
	●	●	●	●	
5. Petalenlänge/breite:	-2,5	2,6-3,0	3,1-3,5	≡ 3,6	: Indexwerte
	0	1	2	3	: Strichlängen
	●	●	●	●	

Zu 1. Sepalenfarbe: 0 = grün, 0-5 = grün, leicht rot überlaufen, 5 = grün, starker Roteinfluß, 0-2 = grünlich-weiß, 0-3 = rosa, leichter Grüneinfluß, 2-5 = fast weiß, nur leichter Grün-Rot-Einfluß, 2 = weiß, 3 = rosa, 4 = rotviolett

Zu 4. Anhängsel: Die Pfeile bezeichnen die Richtung des Anhängsels

Abb. 3: Erläuterung der Symbole in den Streudiagrammen Abb. 4-6 (aus DANESCH & EHRENDORFER 1975).

In Süditalien sind *O. bertolonii* und *O. atrata* weit verbreitet und vielfach sympatrisch, aber durch etwas verschiedene Standortsansprüche, nur wenig überlappende Blütezeit und vor allem auch durch teilweise unterschiedliche Bestäuber ihrer Sexualtäuschblumen voneinander einigermaßen isoliert. So berichten KULLENBERG (1973) bzw. KULLENBERG & BERGSTRÖM (1974, 1976) über den Blütenbesuch von Männchen verschiedener *Andrena*-Arten auf *O. atrata*, dagegen von *Campsoscolia ciliata* ♂ auf *O. bertolonii*, während eine dritte Hymenopterenart, nämlich *Eucera nigrilabis* ♂, von beiden *Ophrys*-Arten angelockt wird. Diesen Beobachtungen entspricht es, daß in Süditalien im allgemeinen nur vereinzelte Bastarde, seltener individuenreiche und dann sehr variable Hybridschwärme auftreten, in denen die Kohäsion der Parentalmerkmale noch sehr deutlich ist (Abb. 4).

Am Gargano ist unter starker Kanalisierung der Variabilität, dem Auftreten gewisser morphologischer Sonderentwicklungen und einer Abschwächung der parentalen Merkmalskohäsion aus solchen Hybridschwärmen eine durchaus selbständige und lokal

häufige Sippe entstanden, die O. & E. DANESCH *O. bertolonii*formis genannt haben (Abb. 5). Diese „Verselbständigung“ ist offenbar durch günstigere Konkurrenzbedingungen (*O. bertolonii* ist dort sehr selten), ein gewisses standörtliches und blütezeitliches „Ausweichen“ der jungen Tochtersippe und vielleicht auch durch einen Wechsel der Blütenbestäuber ermöglicht worden. Es ist sehr bemerkenswert, daß GÖLZ &

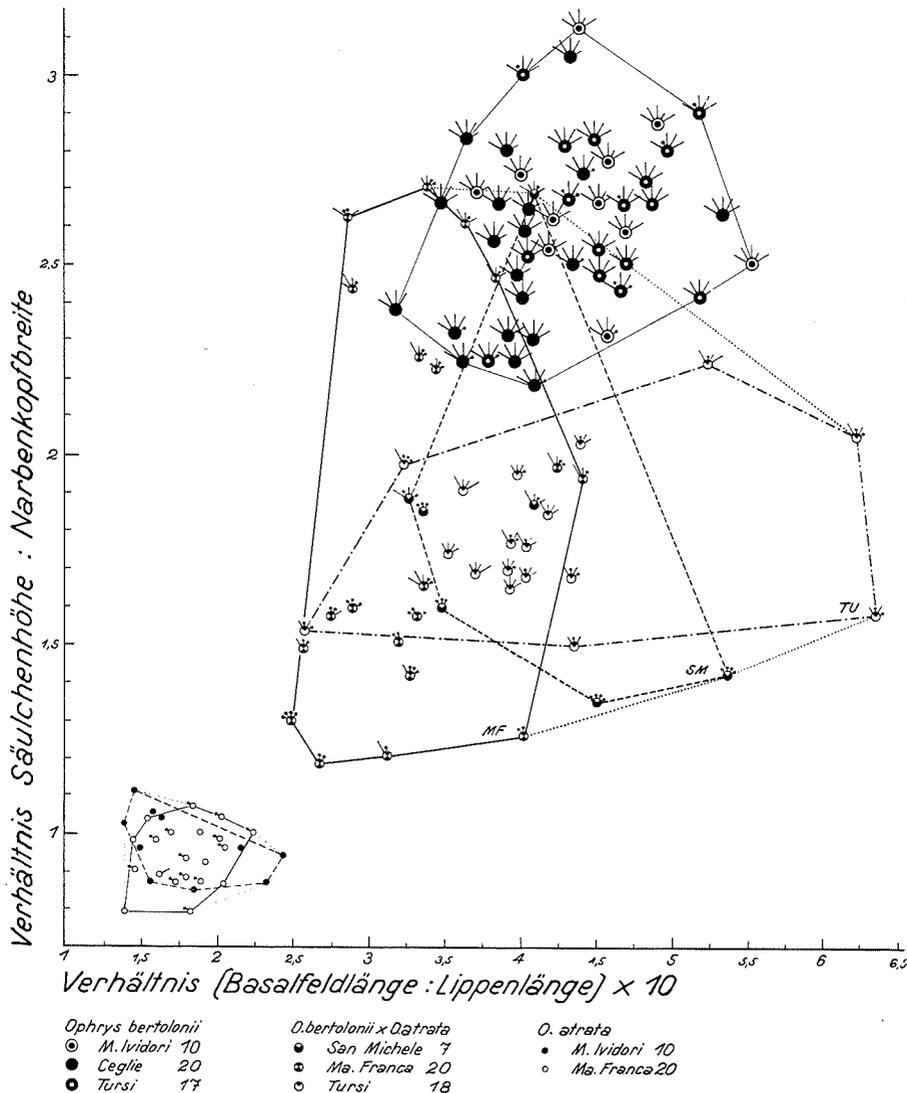
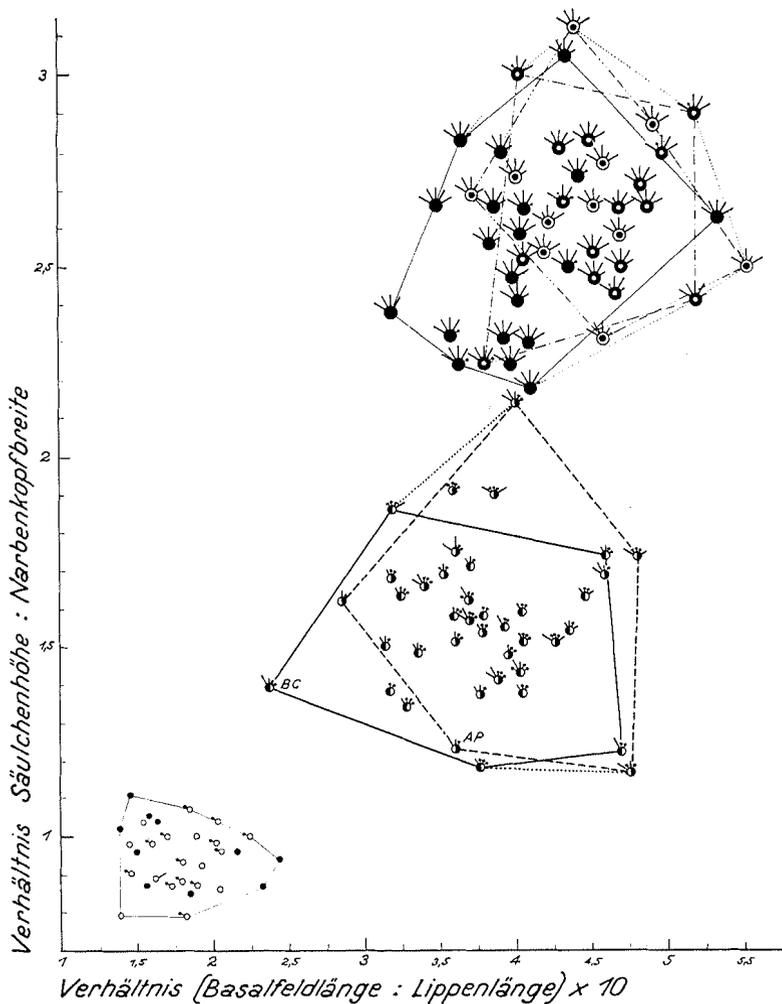


Abb. 4: Streudiagramm von 3 Populationen der *Ophrys bertolonii*, von 3 spontanen Hybridpopulationen und von 2 Populationen der *O. atrata* aus Süditalien (aus DANESCH & EHRENDORFER 1975).



*O. bertoloniiformis*   ●   *Apricens 20*   ●   *Borgo Celano 20*

Abb. 5: Streudiagramme von 2 Populationen der *Ophrys bertoloniiformis* s. str. vom Gargano; zum Vergleich auch die Populationen von *O. bertolonii* und *O. atrata* aus Abb. 4 (aus DANESCH & EHRENDORFER 1975).

REINHARD (1979) nunmehr über einen vergleichbaren Trend vom Hybridschwarm *O. bertolonii* x *O. sphecodes* agg. zur Lokalsippe aus Nordwest-Sizilien (und zwar aus dem Raum Palermo) berichten.

Die *O. bertoloniiformis*-Sippen vom Gargano und von Palermo sind wohl unabhängig voneinander, also polyphyletisch und polytop entstanden; sie heben sich von der umgebenden *O. bertolonii* s. str. deutlich ab. Dagegen vollzieht sich entlang der

tyrrhenischen Küste vom Mte. Argentario bis in den Raum Genua der Übergang von *O. bertolonii* s. str. sehr allmählich zu weiteren *O. bertoloniiformis*-artigen Populationen, die dann bis nach Südfrankreich und auf die Balearen ausstrahlen (GÖLZ & REINHARD 1979: Arealkarte Abb. 7). Dieser Entwicklungslinie stehen auch geographisch isolierte Vorkommen am insubrischen Alpensüdfuß nahe, wo *O. bertolonii* s. str. und auch

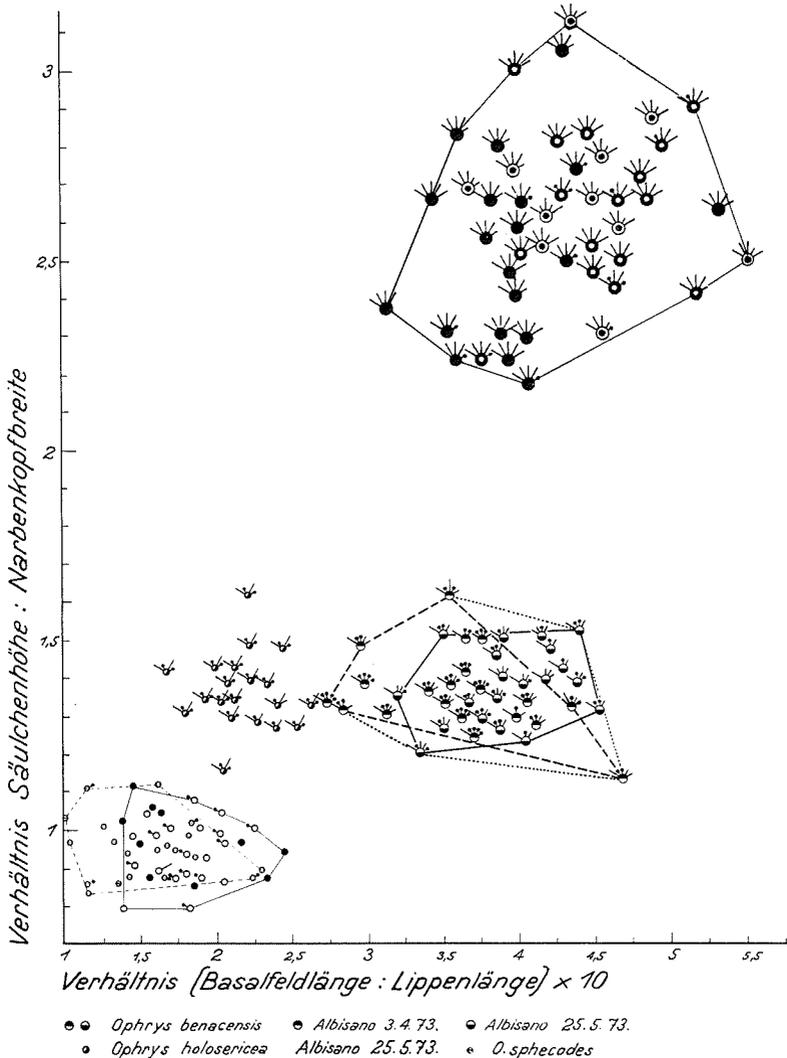


Abb. 6: Streudiagramm von 2 Populationen der *Ophrys benacensis* (*O. bertoloniiformis* s. lat.) vom Gardasee; Albisano; zum Vergleich dazu je eine Population von *O. sphecodes* subsp. *sphecodes* und von *O. holosericea* von der gleichen Lokalität sowie die Populationen von *O. bertolonii* und von *O. atrata* aus Abb. 4 (aus DANESCH & EHRENDORFER 1975).

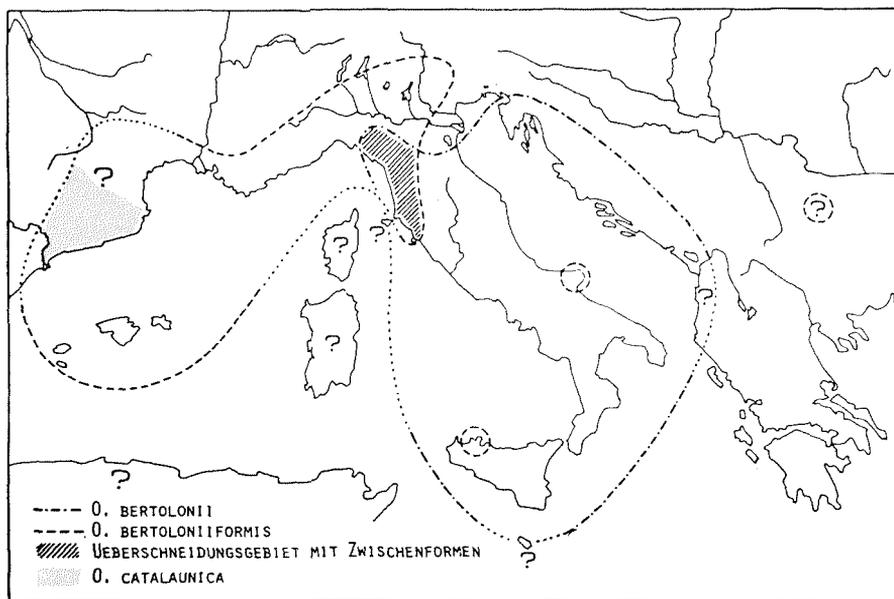


Abb. 7: Arealkarte von *Ophrys bertolonii* s. str., *O. bertoloniiformis* s. lat. und *O. catalaunica* (aus GÖLZ & REINHARD 1979).

*O. atrata* heute völlig fehlen. Die hierher gehörenden Gardasee-Populationen haben DANESCH & EHRENDORFER (1975) ausführlich analysiert: Ihre hybridogene Herkunft aus *O. bertolonii* s. str. x *O. atrata* läßt sich noch heute demonstrieren, obwohl sie wahrscheinlich mit anderen mediterranen Sippen schon im früheren Postglazial (also vor 8000–10000 Jahren) eingewandert sind. Seither ist es dort offenbar zu einer zusätzlichen Merkmalsintrogression von seiten der sympatrischen *O. holosericea* gekommen (Abb. 6), einer Sonderentwicklung, der man durch die Anwendung des Namens *O. benacensis* Rechnung tragen kann.

Wie kompliziert die hybridogene Sippenbildung auch in anderen Bereichen des „Zwischenfeldes“ von *O. bertolonii* agg. und *O. sphecodes* agg. abläuft, sei zuletzt noch durch zwei abschließende Hinweise erläutert. Am Gargano ist es nach DANESCH & EHRENDORFER (1975) zur Ausbildung einer weiteren hybridogenen Brückensippe, nämlich der *O. promontorii*, gekommen: Sie verbindet die lokale *O. bertoloniiformis* s. str. mit *O. garganica*, einer weiteren Sippe aus dem *O. sphecodes*-Aggregat. In Nordost-Spanien wird *O. bertoloniiformis* s. lat. durch *O. catalaunica* ersetzt (vgl. Abb. 7). GÖLZ & REINHARD (1979 und unveröff.) weisen darauf hin, daß es sich dabei offenbar um eine „Halbwaise“ handelt, die aus *O. bertoloniiformis* s. lat. und einer Sippe aus dem Formenkreis der sog. *O. arachnitiformis* entstanden sein könnte.

Die Beweisführung für die hybridogene Entstehung der oben besprochenen *Ophrys*-Sippen basiert auf der Analyse sehr zahlreicher Merkmale bei repräsentativen, individuenreichen Populationen. Für die statistische (Computer-unterstützte) bzw. graphische Auswertung haben GÖLZ & REINHARD (1975) ganze Populationen bzw. Sippen über Mittelwerte und Standardabweichungen auf ihre quantitative Differenz

und deren Signifikanz getestet. Die Abb. 8 gibt dazu eine Darstellung für 2 Merkmale bzw. Indices für 5 Populationen aus *O. bertoloniiformis* s. lat. sowie die Ausgangssippen. Das Sterndiagramm (Abb. 9) zeigt 5 Merkmale bzw. Indices und auf Sippenebene überzeugend die grundsätzliche Mittelstellung von *O. bertoloniiformis* s. lat. zwischen *O. bertolonii* s. str. und *O. sphecodes* agg. Besonders anschaulich ist die dreidimensionale Präsentation der Befunde aufgrund der „Verhältnis-Differenzen“ (Abb. 10). In ihrem zweiten Beitrag (GÖLZ & REINHARD 1979) kommen dazu noch „Leiterdiagramme“ und maßstabsgetreue Diagramme der Sippendifferenzen. Im Kontrast dazu stützen sich DANESCH & EHRENDORFER (1975) auf Streudiagramme mit Merkmalsangaben für die Einzelindividuen der analysierten Populationen (Abb. 3–6). Dadurch wird die Berechnung der korrelativen Bindungen, der „Kohäsion“ der Parentalmerkmale in den Hybridnachkommen möglich. Beide Ansätze ergänzen sich aufs beste. Danach kann

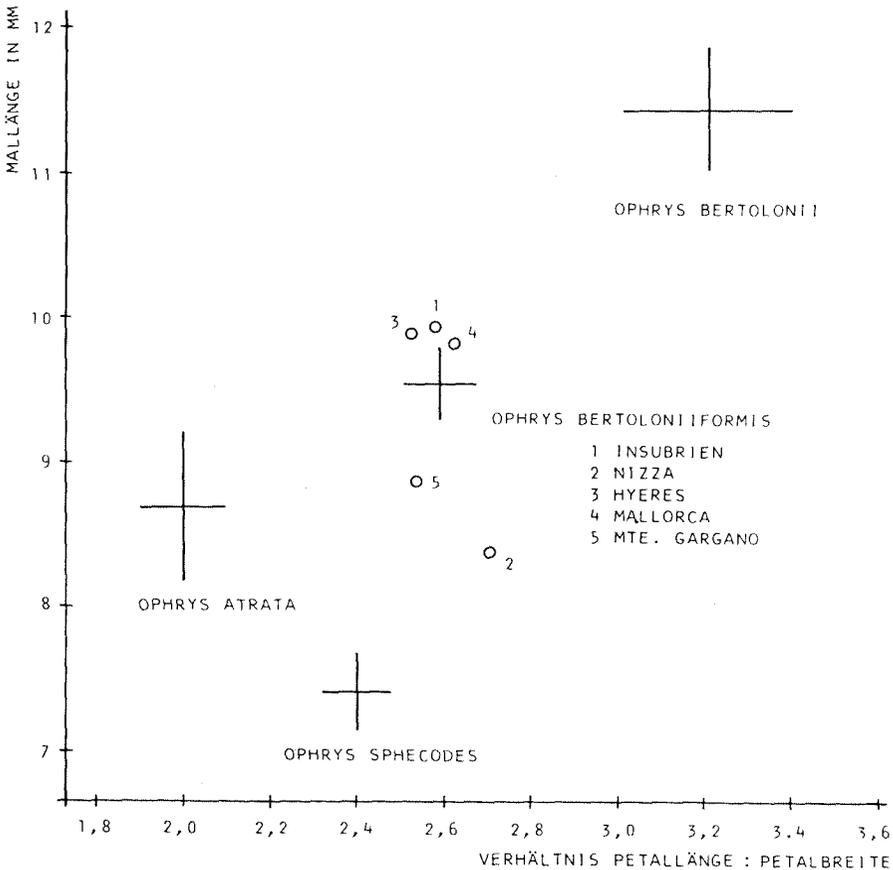


Abb. 8: Merkmalsdiagramm betreffend Mallänge und Petalenlänge: Petalenbreite (Mittelwerte; die Kreuzarme entsprechen dem 95 % Vertrauensbereich) für *Ophrys atrata* (2 Populationen), *O. sphecodes* (8 Populationen), *O. bertoloniiformis* s. lat. (5 Populationen) und *O. bertolonii* (3 Populationen) (aus GÖLZ & REINHARD 1975).

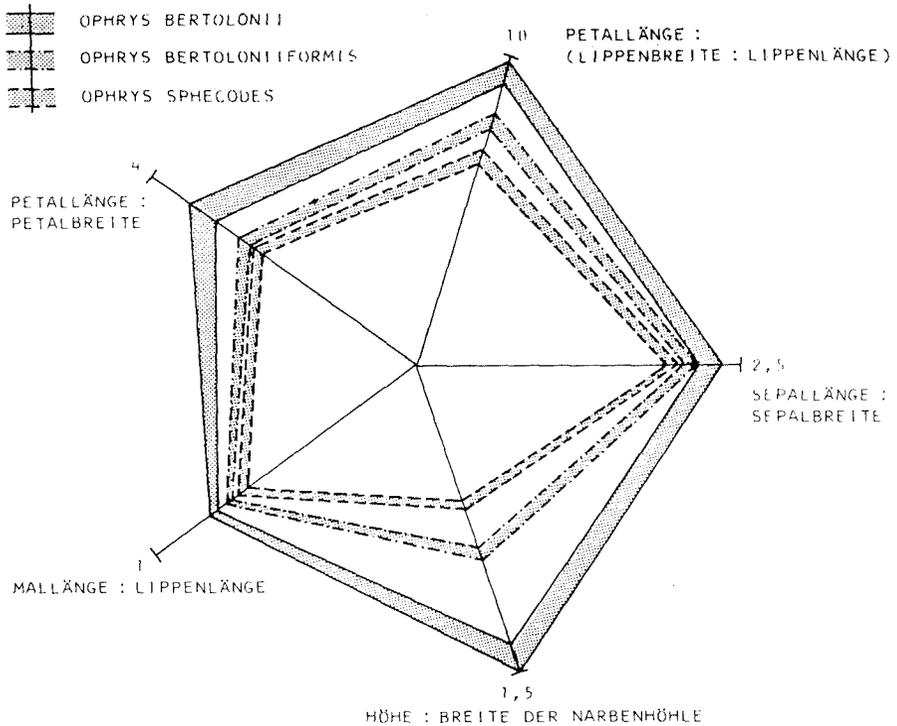


Abb. 9: Sterndiagramm betreffend 5 Verhältnismaße (Mittelwerte und 95 % Vertrauensbereich) für *Ophrys bertolonii*, *O. bertoloniiiformis* s.l. und *O. sphecodes* (vgl. Abb. 8) (aus GÖLZ & REINHARD 1975).

die komplexe hybridogene Entstehung und die darauf aufbauende raum-zeitliche Entfaltung vieler Populationen und Teilsippen aus den Verwandtschaftskreisen von *O. bertolonii* und *O. sphecodes* nach dem Prinzip der Differenzierungs-Hybridisierungszyklen nicht mehr bezweifelt werden.

Meine Ausführungen über die Bedeutung der homoploiden Hybridisierung bei *Ophrys* möchte ich abschließen mit Hinweisen auf die „Übergangsfelder“ zwischen den Formkreisen von *O. scolopax* einerseits und *O. argolica* bzw. *O. holosericea* andererseits. Sehr anschaulich haben DANESCH & DANESCH (1976b) durch Streudiagramme die Entwicklung von Einzelhybriden und Hybridschwärmen zwischen dem östlichen Repräsentanten des *O. scolopax* agg. *O. cornuta* und der am Peloponnes zentrierten *O. argolica* zu einer am südgriechischen Festland selbständigen Hybridsippe: *O. delphinensis* demonstriert. Auch hier kann die Kohäsion der Parentalmerkmale in der hybridogenen Tochtersippe festgestellt werden. BAYER, KÜNKELE & WILLING (1978) bestätigten durch Arealkarten die weite Verbreitung von *O. delphinensis* im Kontaktbereich der Parentsippen. – In Hybridpopulationen von *O. cornuta* und *O. holosericea* Dalmatiens treten *O. heldreichii*- und *O. apulica*-ähnliche Individuen auf (VÖTH & EHRENDORFER 1976). Dies muß, zusammen mit anderen Befunden (z. B. einer frühen Populationsanalyse aus Kreta: SCHMUCKER 1935), als ein Hinweis auf die große Bedeutung hybridogener Formbildung im östlichen Arealflügel dieser Verwandtschaftsgruppe gewer-

tet werden. Zu ganz ähnlichen Befunden kommt BAUMANN (1975, 1976) für den westlichen Arealflügel, wo *O. cornuta* durch *O. scolopax* s. str. vertreten wird und wo in Südfrankreich eine starke hybridogene Introgression von seiten *O. holosericea* festzustellen ist.

Wenn sich in einer Generationenfolge infolge einer Genom-Mutation die Chromosomenzahl vervielfacht, spricht man von „generativer Polyploidie“. In einer Verwandtschaftsgruppe finden sich dann z. B. die somatischen Chromosomenzahlen  $2n = 20$ ,  $2n = 40$  und  $2n = 80$ ; hier sind aus diploiden ( $2x$ ) tetraploide ( $4x$ ) und oktaploide ( $8x$ ) Sippen entstanden. Werden genetisch völlig (oder weitgehend) gleichartige, also „homologe“ Chromosomensätze von Nicht-Hybriden verdoppelt, dann handelt es sich um Autopolyploidie (z. B.  $AA \rightarrow AAAA$ ). Dagegen bezeichnet man die Verdoppelung von genetisch verschiedenartigen, nicht-homologen Chromosomensätzen bei Sippenbastarden als Allopolyploidie (z. B.  $AA \times BB \rightarrow AB \rightarrow AABB$ ). Selbstverständlich gibt es Übergänge zwischen diesen beiden Typen der generativen Polyploidie, z. B. auch infolge von Hybridisierung zwischen Autopolyploiden (z. B.  $AAAA \times BBBB \rightarrow AABB \rightarrow$

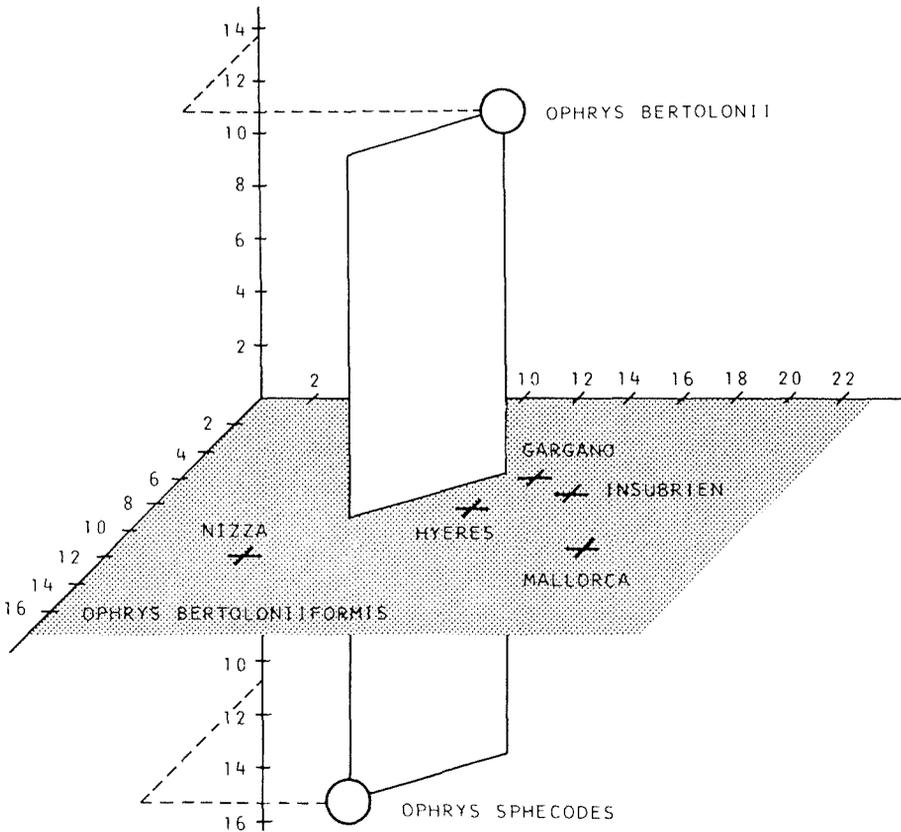


Abb. 10: Dreidimensionale Darstellung der Verhältnis-Differenzen von *Ophrys bertolonii*, *O. specodes* und von 5 Populationen der *O. bertoloniiiformis* s. lat. (aus GÖLZ & REINHARD 1975).

ABBB, AAAB etc.). Es besteht heute weitgehende Übereinstimmung dahingehend, daß bei der Entstehung natürlicher polyploider Sippen fast immer auch Hybridisierung im Spiel war, so daß wir von **hybridogener Polyploidie** sprechen können. Die Bedeutung dieses Evolutionsmechanismus erhellt aus der Tatsache, daß weit mehr als die Hälfte aller heute lebender Gefäßpflanzen polyploid sind.

Worin liegen die Vorteile von hybridogenen Polyploiden bzw. Allopolyploiden gegenüber ihren diploiden Ausgangssippen? Ich kann diesen Problemkreis hier nur ganz kurz anreißen (vgl. dazu etwa EHRENDORFER 1978: 522 ff.). Zuerst erleichtert Polyploidie die Kreuzung von Sippen, die auf der Diploidstufe genetisch isoliert sind und fördert damit hybridogene Rassen- und Artbildung. Gegenüber Autopolyploiden, ebenso aber auch gegenüber diploiden Bastarden, ist bei polyploiden Hybriden die Chromosomenpaarung und Fertilität gesteigert. Weiter wird durch Allopolyploidie die Heterosis, ein wichtiges wachstumsförderndes Phänomen bei F<sub>1</sub>-Bastarden, fixiert, während es in den Folgegenerationen diploider Bastarde sehr rasch wieder verschwindet. Allopolyploidie ermöglicht durch das Wechselspiel zwischen homo- bzw. heterogenetischer Chromosomenpaarung die dosierte, sehr allmähliche Freisetzung hybridogener Variabilität und verbreitert die Rekombinations- bzw. Variationsmöglichkeiten gegenüber den Diploiden sehr wesentlich. Durch Polyploidie entsteht genetisches Rohmaterial, das im weiteren Verlauf der Evolution durch divergente mutative Differenzierung neue Funktionen übernehmen kann. Zuletzt, und das ist ein wichtiger, bisher aber noch wenig berücksichtigter Aspekt, kann durch Polyhaploidie eine „Halbierung“ polyploider Chromosomenzahlen zustande kommen. Ein derartiges stammesgeschichtliches „Reversieren“ ermöglicht eine zyklische Verknüpfung von Diploidie und Polyploidie. Ein ähnlicher Effekt wird natürlich auch durch das bekannte Phänomen der absteigenden Dysploidie, also durch eine schrittweise Reduktion der Chromosomenzahl erreicht.

Viele der besprochenen Aspekte der hybridogenen Polyploidie lassen sich am Beispiel der eurasischen Orchideengattung *Dactylorhiza* illustrieren. Die „erfolgreiche“ Evolutionsstrategie dieser Gattung hat einen ungeheuren Formenreichtum entstehen lassen und eine weite Verbreitung in sehr verschiedenartigen Lebensräumen ermöglicht. Dementsprechend liegt die systematische Gliederung und Gruppierung trotz vieler Ansätze (vgl. z. B. VERMEULEN 1947, SOÓ 1960, SENGHAS & SUNDERMANN 1968, NELSON 1976, SOÓ 1980) noch sehr im argen.

Besonders innerhalb und zwischen den Formenkreisen von *Dactylorhiza incarnata* agg., *D. majalis* agg. und *D. maculata* agg. sind mehrere parallele Polyploidreihen (2x – 4x – 6x, x = 20) und zahlreiche Beispiele für komplexe Hybridisierungsvorgänge bekannt geworden. Dabei ist bemerkenswert (HESLOP-HARRISON 1968), daß zwischen den diploiden Repräsentanten dieser Aggregate starke Kreuzungsbarrieren bestehen. Im Kreuzungsexperiment, etwa zwischen *D. incarnata* s. str. (2x) und *D. fuchsii* (2x),

Tab. 1: Neue Chromosomenzählungen von *Dactylorhiza*-Arten und in ihren Hybriden aus Kärnten und Tirol (GREILHUBER, unveröff.).

6x				122, 126				
4x		80	80 (81)	81, 82, 83	(78)	80 (82, 85)	80 (81)	80
			72					80
3x			60					
2x	40		40					
	incar-	— × —	macu-	— × —	cordigera	— × —		traun-
	nata		lata				×	steineri
	s. l.							

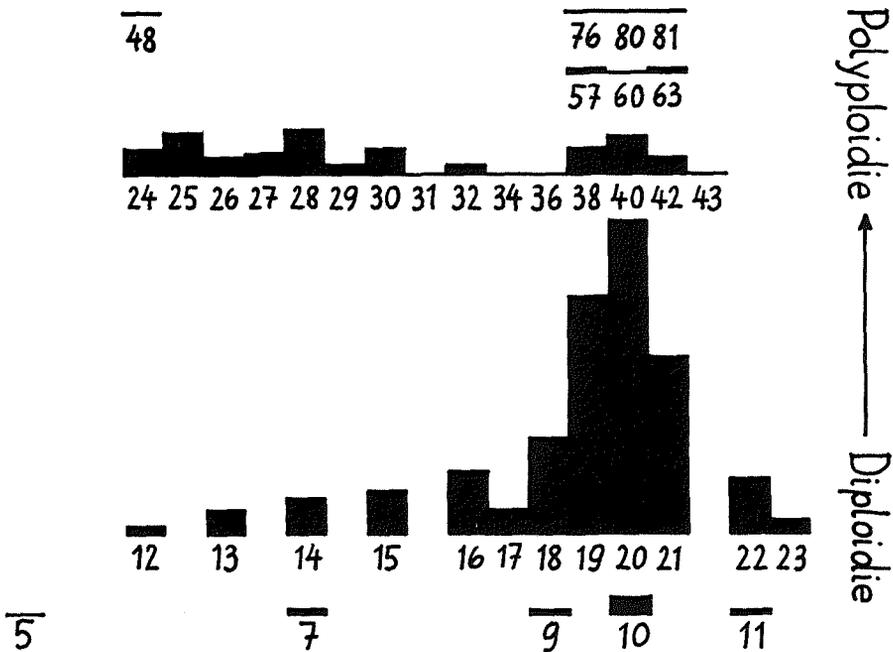


Abb. 11: Übersicht der bisher bei den Orchideen festgestellten haploiden Chromosomenzahlen; Höhe der Blöcke entspricht der Häufigkeit mit der die einzelnen Zahlen bei verschiedenen Gattungen auftreten (Daten aus WITHNER 1974).

äußert sich dies im schlechten Samenansatz, beim häufigen sympatrischen Vorkommen der beiden Sippen in der Seltenheit spontaner Hybriden. Dagegen sind die tetraploiden Vertreter der Aggregate im Experiment und unter natürlichen Bedingungen offenbar ohne Fertilitäts- bzw. Vitalitätseinbuße hybridisierbar. Sogar zwischen 2x und 4x-Populationen sind Kreuzungen möglich. Experimentell hergestellte triploide (3x) Bastarde haben zwar eine gestörte Meiose und stark gesenkte Fertilität (HESLOP-HARRISON 1953), sind aber – wie z. B. die vielen Hinweise auf polymorphe Hybridschwärme zwischen *D. incarnata* s. str. (2x) bzw. *D. fuchsii* (2x) einerseits und *D. majalis* s. str. (4x), *D. purpurella* (4x) bzw. *D. maculata* s. str. (4x) andererseits beweisen (vgl. z. B. HESLOP-HARRISON 1949, 1954, 1968, RICHARDSON 1970, SCHARFENBERG 1977, etc.) – durchaus in der Lage als Vermittler für einen sehr aktiven Genfluß über die Ploidiebarriere hinweg zu funktionieren. Vielfach sind die Hybriden infolge Heterosis besonders gut wüchsig und kräftig.

Neuere Untersuchungen an spontanen Hybridpopulationen, an denen neben *D. incarnata* (2x), 2x- und 4x-Cytotypen von *D. maculata* s. str. sowie *D. cordigera* (4x) und *D. traunsteineri* (4x) beteiligt waren (vgl. dazu etwa DANESCH & DANESCH 1973), haben gezeigt, welche ungeheure Dynamik dabei hinsichtlich Veränderung der Chromosomenzahlen und Genome ausgelöst wird (Tab. 1): Da finden sich Triploide ( $2n = 60$ ), offenkundige Derivate aus Kreuzungen von Tri- und Tetraploiden ( $2n = 72$ ), Neuentstehung von Hexaploiden ( $2n \pm 120$ ), anderswo auch 5x-Pflanzen mit  $2n = 100$  sowie vielfach aneuploide Oscillation auf dem 4x- und 6x-Niveau. Verantwortlich für diese Phänomene sind

offenkundig verschiedene Abweichungen vom normalen Verlauf der Meiose, Befruchtung und Embryoentwicklung, wie sie zuerst HAGERUP (1944, 1947) für *Dactylorhiza* beschrieben hat: Unregelmäßige Aufteilung der Chromosomen in Meta- und Anaphase, Entstehung unreduzierter Gameten, Befruchtung einer Eizelle durch zwei Spermakerne bzw. zwei Pollenschläuche, parthenobenetische Entwicklung reduzierter (haploider) Eizellen zu Embryonen (Polyhaploidie!) etc.

Die spontane Neubildung von allohexaploiden Individuen aus der Kreuzung von 4x-*D. maculata* und 4x-*D. cordigera* geht offenbar auf die Funktion unreduzierter Gameten zurück (also  $4x + 2x \rightarrow 6x$ ): Sie kann etwa als Modell für die Genese der hexaploiden nordosteuropäischen *D. russowii* gelten, an deren Entstehung neben *D. traunsteineri* vielleicht noch ein Vertreter von *D. masculata* agg. beteiligt war. Für die fast ausschließlich tetraploide Verwandtschaftsgruppe von *D. majalis* agg. hat schon seinerzeit HESLOP-HARRISON (1954) eine allopolyploide Entstehung aus diploiden Repräsentanten von *D. incarnata* agg. und *D. maculata* agg. postuliert, doch muß man wegen der Entdeckung von *D. majalis*-ähnlichen Diploiden (BILLENSTEINER 1978) auch an die Möglichkeit noch komplexerer stammesgeschichtlicher Entwicklungswege denken.

Von besonderem Interesse sind die verwandtschaftlichen Beziehungen von 2x- und 4x-Sippen innerhalb von *D. maculata* agg. In Westeuropa ist dabei besonders nach der Labellumform eine befriedigende morphologische Trennung in *D. fuchsii* (2x) und *D. maculata* s. str. (4x) möglich (vgl. dazu etwa HESLOP-HARRISON 1954). Im übrigen Areal (also von Mittel- und Südeuropa bis zum Baikalsee) geht diese Korrelation zwischen Ploidiestufe und morphologischen Differentialmerkmalen aber weitestgehend verloren, so daß eine morphologische Kennzeichnung der 2x- und 4x-Cytotypen dort praktisch unmöglich wird. Diese für Polyploidkomplexe der Angiospermen eher ungewöhnliche Situation wird durch eine Reihe von neueren Beiträgen für die Schweiz (VAUCHER 1966), die Toscana und Österreich (GROLL 1965, BILLENSTEINER 1978, VÖTH & GREILHUBER 1980), Südbayern (BÄR & ESCHELMÜLLER 1976) und die Sowjetunion (AVERYANOW 1979) bestätigt. Die 2x-Populationen sind weniger variabel, beschränken sich auf ein engeres Standortspektrum und sind stärker in südlichen Breiten vertreten; dagegen zeichnen sich die 4x-Populationen durch wesentlich größeren Formenreichtum und viel weiter ausgreifende ökologische Amplitude bzw. geographische Verbreitung aus. Dabei kommen 2x- und 4x-Cytotypen vielfach im gleichen Gebiet vor, allerdings meist in getrennten Populationen. Aufgrund dieser Verhältnisse und der bekannten karyologischen und embryologischen Verhaltensweise kann es als sicher gelten, daß innerhalb von *D. maculata* agg. 4x-Cytotypen immer wieder infolge Auto- bzw. Allopolyploidie aus 2x-Cytotypen entstehen, daß diese 4x-Cytotypen in mannigfacher Weise mit anderen 4x-, aber auch mit 2x- oder 6x-Cytotypen hybridisieren und dabei ganze Chromosomen, Chromosomenabschnitte bzw. Gene austauschen, daß aber gelegentlich infolge Parthenogenese und Polyhaploidie auch eine Rückentwicklung von der 4x- auf die 2x-Ploidiestufe möglich ist. Insgesamt resultiert daraus ein überaus komplexes Zusammenspiel von Evolutionsfaktoren, das uns die besonders auf den Polyploidstufen sehr aktive Formbildung bei *Dactylorhiza* und die daraus resultierenden taxonomischen Schwierigkeiten der Gattung gut verständlich macht.

Aus Tabelle 2 ist ersichtlich, daß sich die Evolutionsstrategie der Hybridisierung und Polyploidisierung außer bei *Dactylorhiza* noch bei einer ganzen Reihe anderer europäisch-mediterraner (und teilweise darüber hinaus verbreiteter) Gattungen der Orchideen durchgesetzt hat. Und wenn wir einen Blick auf die gesamte Familie und ihre bisher bekannten Chromosomenzahlen werfen, dann können wir erkennen, daß diese Evolutionsstrategie ganz offenkundig der stammesgeschichtlichen Entfaltung aller Orchideen zugrunde liegt: Die eigentliche und ursprüngliche Diploidstufe (etwa mit  $n = 5 - 7 - 9 -$

Tab. 2: Chromosomengrundzahlen (x) und Polyploidiereihen bei Orchideengattungen Europas und der Mittelmeerlande (Daten aus WITHNER 1974).

	x	2x	4x	6x
Anacamptis	18, 20	x	x	
Dactylorhiza	20	x	x	x
Goodyera	14, 15, 16 (10) 11	x	x	
Gymnadenia	(19) 20, 21	x	x	x
Habenaria	19, 20, 21, 23 14, 16	x	x	x
Nigritella	19, 20	x	x	
Ophrys	18	x	x	
Platanthera	21	x	x	x
Spiranthes	12, 15 (16)	x	x	

10 – 11) ist bei den heutigen Vertretern nur mehr vereinzelt und fragmentarisch vertreten, z. B. bei vielen *Cypripedioideae*. Die durch Chromosomenumbauten und darauf aufbauende schrittweise Zahlenänderung (= Dysploidie) entstandene primäre Grundzahlenreihe ( $x_1$ ) ist dementsprechend lückenhaft. Die Hauptmasse der rezenten Orchideen präsentiert sich demgegenüber auf dem Tetraploid-Niveau (etwa mit  $n = 12 - 23$ ); wegen des Ausfalls von Stammes Sippen mit niedrigeren Chromosomenzahlen müssen wir sie allerdings meist als sekundäre Diploide mit sekundären Grundzahlen ( $x_2$ ) einstufen

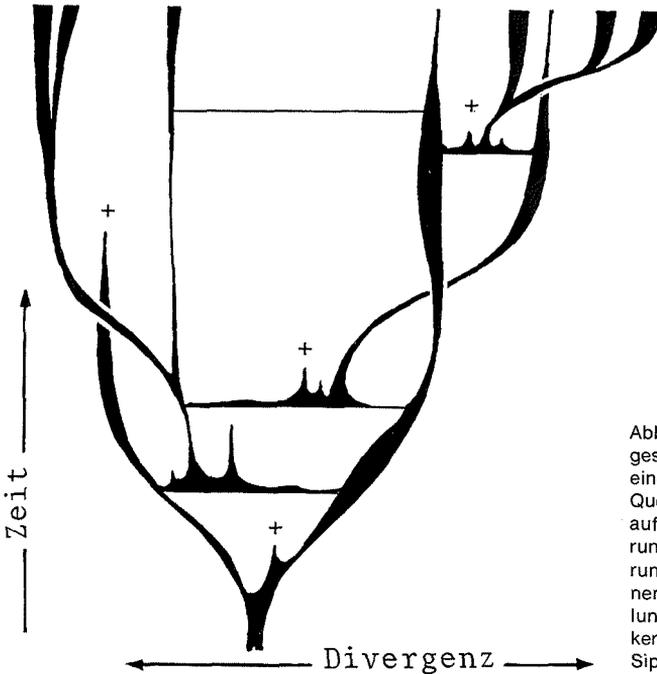


Abb. 12: Schema der stammesgeschichtlichen Entfaltung einer Verwandtschaftsgruppe; Querverbindungen verweisen auf konvergente Hybridisierungs- bzw. Polyploidisierungsvorgänge; aus ihnen können neue divergente Entwicklungslinien hervorgehen; + kennzeichnen ausgestorbene Sippen.

(z. B. *Ophrys* mit  $x_2 = 18$ , *Dactylorhiza* mit  $x_2 = 20$ ). Die sekundäre Grundzahlenreihe von  $x_2 = 12$  bis  $x_2 = 23$  ist noch vollständig erhalten, was als Hinweis auf das geringere erdgeschichtliche Alter gegenüber der primären Reihe gewertet werden kann. Davon haben dann weitere Evolutionsphasen zu noch höheren und dementsprechend jüngeren Ploidiestufen weitergeführt. Bemerkenswert hoch ist aber auch die einzige bisher von den morphologisch besonders primitiven *Apostasioideae* (= *Apostasiaceae*) bekannte Chromosomenzahl, nämlich  $2n = \text{ca. } 144$  für *Neuwiedea singapureana*; hier handelt es sich offenbar um eine uralte Paläopolyploide, den Rest einer Stammgruppe der Orchideen, die ursprünglich auch durch inzwischen ausgestorbene diploide und niederployploide Sippen vertreten war.

Ich hoffe mit meinen Hinweisen und Beispielen die grundlegende Bedeutung von Hybridisierung und Polyploidisierung für die Evolution und Sippenbildung der Orchideen anschaulich gemacht zu haben. Mit ihrer Mykorrhiza und ihren winzigen Samen sind Orchideen vielfach Pioniere und Spezialisten bei der Besiedlung humusreicher Standorte, wo sie oft nur in kleinen und voneinander räumlich getrennten Populationen wachsen. Die dadurch bedingte Inzucht und genetische Vereinheitlichung wird kompensiert durch die häufig nur partielle Isolation der Initialsippen (z. B. infolge blütezeitlicher oder blütenökologischer Differenzierung) und den verspäteten Einbau von chromosomal bedingten Kreuzungsbarrieren. Hybridisierung und Polyploidisierung können demnach auch bei schon lange selbständigen Entwicklungslinien immer wieder durch Rekombination die für Anpassung und Ausbreitung wesentliche genetische Mannigfaltigkeit hervorbringen. Darüber hinaus haben diese Evolutionsfaktoren aber auch noch eine wesentliche „stimulierende“ bzw. „katalysierende“ Auswirkung auf die divergente stammesgeschichtliche Entfaltung, wie dies ein kleines Schema (Abb. 12) abschließend andeuten soll.

Trotz dieser ein wenig euphorischen Perspektiven dürfen wir nicht übersehen, wie wenig bei Orchideen bisher vorliegt an exakten Populationsanalysen, quantitativen Bestimmungen der Variationsbreite von Sippen und Hybriden und an Untersuchungen der phänologischen Differenzierung sowie der ethologischen bzw. bestäubungsbiologischen Zusammenhänge, ganz zu schweigen von modernen Analysen der Chromosomenstrukturen und der DNS-Veränderungen. Wir stehen am Anfang, wirklich erst am Anfang mit der Erforschung der Evolution der Orchideen. Daher darf ich mit dem Wunsch schließen, daß sich möglichst viele Orchideenfreunde und Forscher auch in Zukunft mit diesen faszinierenden Fragen beschäftigen mögen.

### Literaturverzeichnis:

- ANDERSON, E.: Introgressive Hybridization. – London – New York: Hafner; 1949.  
 –: Introgressive hybridization. – Biol. Rev. **28**, 280–307, 1953.  
 AVERYANOW, L. V.: On the intraspecific structure of the taxon *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó s. l. (*Orchidaceae*). – Bot. Žurn. **64**, 572–582, 1979.  
 BÄR, A. & ESCHELMÜLLER, A.: Allgäuer Orchideen-Streiflicht: „*Orchis maculata*“. – Mitt. Naturw. Arb. Kr. Kempten **20**, 9–16, 1976.  
 BAUMANN, H.: Zur Problematik der *Ophrys scolopax* Cav. s. l. in ihrem westmediterranen Teilareal. – Orchidee **26**, 222–230, 1975.  
 –: Zum Polymorphismus von *Ophrys scolopax* Cav. s. l. im westlichen Mittelmeergebiet. – In: SENGHAS, K. (Ed.): Tagungsbericht der 8. Welt-Orchideen-Konferenz, Palmengarten Frankfurt, 10.–17. April 1975, 139–143; 1976. – Frankfurt: Deutsche Orchideen-Ges.  
 BAYER, M., KÜNKELE, S. & WILLING, E.: Interimskarten zur Verbreitung der südgriechischen Orchideen. – Mitt. Bl. Arb. Kr. heim. Orchid. Baden-Württ. **10**, 114–216, 1978.  
 BILLENSTEINER, H.: Beobachtungen an Orchideen im Oberen Gailtal. – Carinthia II **168/88**, 279–320; 1978.

- DANESCH, O. & DANESCH, E.: Orchideen Europas, *Ophrys*-Hybriden. – Bern–Stuttgart. Hallwag; 1972.
- : Die Bedeutung der Hybridisierung bei europäischen und mediterranen Orchideen. – In: SENGHAS, K. (Ed.): Tagungsbericht der 8. Welt-Orchiden-Konferenz, Palmengarten Frankfurt, 10.–17. April 1975, 126–128; 1976 a. – Frankfurt: Deutsche Orchideen-Ges.
  - : Hybriden und Hybridschwärme aus *Ophrys argolica* Fleischm. und *Ophrys scolopax* Cav. ssp. *cornute* (Stev.) E. G. Cam. – In: SENGHAS, K. (Ed.): Tagungsbericht der 8. Welt-Orchideen-Konferenz Palmengarten Frankfurt, 10.–17. April 1975, 129–138; 1976 b. – Frankfurt: Deutsche Orchideen-Ges.
  - , EHRENDORFER, F. & EHRENDORFER, K.: Hybriden und hybridogene Sippen aus *Ophrys bertolonii* und *O. atrata* (Orchidaceae). – Plant. Syst. Evol. **124**, 79–123, 1975.
  - : Über die Hybridisierung einiger *Dactylorhiza*-Sippen in Tirol. – Veröff. Mus. Ferd. Innsbruck **53**, 95–124, 1973.
- DEL PRETE, C.: Contributi alla conoscenza delle „Orchidaceae“ d'Italia, VI. Tavole cromosomiche delle „Orchidaceae“ italiane con alcune considerazioni citosistematiche sui generi „*Ophrys*“, „*Orchis*“ e „*Serapias*“. – Inform. Bot. Ital. **10**, 379–389, 1978.
- EHRENDORFER, F.: Differentiation-hybridization cycles and polyploidy in *Achillea*. – Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. **24**, 141–152, 1959.
- : Evolution und Systematik: Allgemeine Grundlagen. Lehrbuch der Botanik für Hochschulen („Strasburger“), 31. Aufl., 477–540, 1978. – Stuttgart: G. Fischer.
- GÖLZ, P.: Statistische Untersuchungen an europäischen Orchideen (II). – Jahresber. naturwiss. Ver. Wuppertal **29**, 118–130, 1977.
- GÖLZ, P. & REINHARD, H. R.: Biostatistische Untersuchungen über *Ophrys bertoloniiformis* O. et E. Danesch. – Ber. Schweiz. Bot. Ges. **85**, 31–56, 1975.
- : Biostatistische Untersuchungen über *Ophrys bertoloniiformis* O. et E. Danesch (2. Teil). – Ber. Schweiz. Bot. Ges. **89**, 63–79, 1979.
- GRANT, V.: Genetics of flowering plants. – New York: Columbia University Press; 1975.
- : Character coherence in natural hybrid populations in plants. – Bot. Gaz. **140**, 443–338, 1979.
- GREILHUBER, J. & EHRENDORFER, F.: Chromosome numbers and evolution in *Ophrys* (Orchidaceae). – Plant. Syst. Evol. **124**, 125–138, 1975.
- GROLL, M.: Fruchtsatz. Bestäubung und Merkmalsanalyse bei diploiden und polyploiden Sippen von *Dactylorhiza* (*Orchis*) *maculata* und *Gymnadenia conopsea*. – Österr. Bot. Z. **112**, 657–700, 1965.
- HESLOP-HARRISON, J.: Notes on the distribution of the Irish *Dactylorchis*. – Veröff. Geobot. Inst. Zürich **25**, 100–113, 1949.
- : Microsporogenesis in some triploid *Dactylorchid* hybrids. – Ann. Bot., N. S. **17**, 539–549, 1953.
  - : A synopsis of the *Dactylorchids* of the British Isles. – Ber. Geobot. Inst. Zürich **1953**, 53–82, 1954.
  - : Genetic system and ecological habit as factors in *Dactylorchid* variation. – In: SENGHAS, K. H., SUNDERMANN, H. (Eds.): Probleme der Orchideengattung *Dactylorhiza*. – Sonderheft „Orchidee“ und Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal **21/22**, 20–27; 1968.
- HAGERUP, O.: On fertilisation, polyploidy and haploidy in *Orchis maculata* L. sens. lat. – Dansk Bot. Ark. **11** (5), 1–26, 1944.
- : The spontaneous formation of haploid, polyploid, and aneuploid embryos in some Orchids. – Kgl. Danske Vidensk. Selsk., Biol. Medd. **20** (9), 1–22, 1947.
- KULLENBERG, B.: New observations on the pollination of *Ophrys* L. (Orchidaceae). – Zoon Suppl. **1**, 9–13, 1973.
- & BERGSTRÖM, G.: The pollination of *Ophrys* orchids. – In: BENDZ, G. & SANTESSON, J. (Eds.): Chemistry in botanical classification. – Nobel Symp. **25**, 253–258, 1974. – Stockholm: Nobel Foundation.
  - : Hymenoptera aculeata males as pollinators of *Ophrys* orchids. – Zool. Scripta **5**, 13–23, 1976.
- NELSON, E.: Gestaltwandel und Artbildung, erörtert am Beispiel der Orchidaceen Europas und der Mittelmeerländer, insbesondere der Gattung *Ophrys*. – Chernex-Montreux: E. Nelson; 1962.
- : Monographie und Ikonographie der Orchidaceen-Gattung *Dactylorhiza*. – Zürich: Speich; 1976.
- RICHARDSON, J. A.: Die Entwicklung von Orchideen-Populationen in Tongruben in der Grafschaft Durham (England). – Orchidee **21**, 173–178, 1970.

- SCHARFENBERG, K.: Beiträge zur Kenntnis der Sippenstruktur der Gattung *Dactylorhiza* Necker ex Nevski in den Bezirken Cottbus, Potsdam, Frankfurt (Oder) und Neubrandenburg. – *Gleditschia* 5, 65–127, 1977.
- SCHMUCKER, Th.: Über eine *Ophrys*-Population aus Kreta. – *Beih. Bot. Centralbl. (Abt. A)* 53, 427–438, 1935.
- SENGHAS, K. H. & SUNDERMANN, H. (Eds.): Probleme der Orchideengattung *Dactylorhiza*. – Sonderheft „Orchidee“ und Jahresber. Naturw. Ver. Wuppertal 21/22; 1968.
- : Die Orchideen der Randgebiete des europäischen Florenbereiches. – Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal 29 und Sonderheft „Orchidee“,; 1977.
- SOÓ, R. v.: Synopsis generis *Dactylorhiza* (*Dactylorchis*) (Pars II: Conspecti Orchidearum Europaearum et Mediterranearum). – *Ann. Univ. Sc. Budapest., Sect. Biol.* 3, 335–367, 1960.
- : *Dactylorhiza*. – In: TUTIN, T. G. et. al. (Eds.): *Flora Europaea* 5, 333–336, 1960. – Cambridge etc.: Cambridge Univ. Press.
- STEBBINS, G. L. & FERLAN, L.: Population variability, hybridization, and introgression in some species of *Ophrys*. – *Evolution* 10, 32–46, 1956.
- VAUCHER, C.: Contribution a l'étude cytologique du genre *Dactylorchis* (Klinge) Vermeulen. – *Bull. Soc. Neuchatel. Sci. Nat.* 89, 75–85, 1966.
- VERMEULEN, P.: Studies on *Dactylorchis*. – Dissert. Utrecht; 1947.
- VÖTH, W. & EHRENDORFER, F.: Biometrische Untersuchungen an Populationen von *Ophrys cornuta*, *O. holosericeae* und ihren Hybriden (*Orchidaceae*). – *Plant Syst. Evol.* 124, 279–290, 1976.
- : Biometrische Untersuchungen an einer hybridogenen Kleinart aus dem *Ophrys bertolonii*-Aggregat: *O. dalmatica* (*Orchidaceae*). *Plant. Syst. Evol.* 1980 (im Druck).
- : & GREILHUBER, J.: Zur Karyosystematik des *Dactylorhiza*-Aggregats und seiner Verbreitung, insbesondere in Niederösterreich. – *Linzer Beitr.* 1980 (im Druck).
- & LÖSCHL, E.: Zur Verbreitung der Orchideen an der östlichen Adria. – *Linzer Biol. Beitr.* 10, 369–430, 1978.
- WITHNER, C. L. (Ed.): *The orchids, a scientific survey*. – New York: Ronald Press; 1959.
- : *The Orchids, scientific studies*. – New York etc.: Wiley & Sons; 1974.

*Professor Dr. F. Ehrendorfer, Institut für Botanik und Botanischer Garten der Universität, A-1030 Wien, Rennweg 14.*

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Wuppertal](#)

Jahr/Year: 1980

Band/Volume: [33](#)

Autor(en)/Author(s): Ehrendorfer Friedrich

Artikel/Article: [Hybridisierung, Polyploidie und Evolution bei europäisch-mediterranen Orchideen 15-34](#)