

Über die Hybridisierung einiger *Dactylorhiza*-Sippen in Tirol

Von Othmar und Edeltraud Danesch

Neben der Mutation und der Rekombination — die verändernd in den Genotypus der Individuen eingreifen — und der Selektion und Isolation — die Anpassung, Differenzierung und letztlich Divergenz der Sippen möglich machen — hat die moderne synthetische Evolutionstheorie auch die Hybridisierung als einen wesentlichen Faktor der stammesgeschichtlichen Entwicklung erkannt. Unter Hybridisierung versteht man Kreuzungsvorgänge zwischen Sippen mit unterschiedlichem Erbgut. Im Verlauf dieser Vorgänge kommt es häufig auch zur Chromosomenverdopplung, dann spricht man von Allopolyploidie. Wie wesentlich dieses komplexe Geschehen für die Entfaltung unserer Pflanzenwelt ist, läßt sich an der Tatsache erkennen, daß bei der Entwicklung der meisten Kultur- und vieler Wildpflanzen Hybridisierung und Allopolyploidie maßgebliche Rollen gespielt haben und weiterhin spielen.

Hybridisierung setzt allgemein eine entsprechende genetische Struktur, eine räumliche Annäherung und damit verbunden ein Außerkrafttreten der Isolationsbarrieren der beteiligten Sippen voraus. Zu einem wesentlichen Evolutionsfaktor wird Hybridisierung jedoch dann, wenn sich darüber hinaus weitere fördernde Gegebenheiten bieten, wie vor allem ein offener Lebensraum, für den die Hybriden besser angepaßt sind, als die Elternsippen. Ferner muß in solchen Fällen die Fertilität der Bastardnachkommenschaft gesichert und für die neuen Kombinationen genetische Konstanz erreicht werden.

Solange sich die Lebensräume relativ stabil zeigen, wird demnach für Hybriden keine oder nur eine geringe Chance zur Weiterentwicklung gegeben sein. Anders sieht es diesbezüglich aus, wenn Lebensräume gestört oder verändert werden, sei es durch menschliche Eingriffe oder durch natürliche Vorgänge. Es ist daher nicht verwunderlich, daß es gegenwärtig zu mitunter recht augenfälligen Hybridisierungsvorgängen kommt.

Unter anderem stehen auch einige Gattungen unserer europäischen Orchideen heute in einer Evolutionsphase, in der Hybridisation eine offensichtliche Rolle spielt. Dazu zählt die Gattung *Ophrys*¹, die besonders die Gebiete um das Mittelmeer besiedelt und dementsprechend dort auch ihre größte Dynamik entfaltet. Eine in manchem recht ähnliche Phase zeigt die Gattung *Dactylorhiza*, die auch in Mitteleuropa reich vertreten ist.

Sehr augenfällig ist bei vielen *Dactylorhiza*-Populationen der große Formenreichtum. Diese Variabilität äußert sich in den Blütencharakteristika ebenso wie im Wuchs und in den Merkmalen der Laubblätter und des Stengels. Da nicht selten mehrere Sippen eng nebeneinander stehen, kann angenommen werden, daß in sol-

chen Populationen auch Hybridisierung eine gewisse Rolle spielt. Bekanntlich erzeugen Hybridisierungsvorgänge ab der F₂-Generation eine mitunter sehr beträchtliche Variabilität, die noch dazu rasch in Erscheinung tritt.

HESLOP-HARRISON³ beispielsweise nennt für diesen Formenreichtum der *Dactylorhiza*-Populationen folgende Hauptfaktoren: 1. Eine große Zahl ziemlich kleiner Chromosomen, 2. einen die Fremdbestäubung fördernden Blütenmechanismus, 3. hohe Samenproduktion pro Bestäuber und pro Pflanze, 4. eine Neigung zur Polycarpie, 5. die verhältnismäßig lange Lebensdauer, 6. das Vorkommen auf einigermaßen beständigen Standorten, die in ökologischer Hinsicht ziemlich verschieden sind, und 7. das Fehlen bzw. eine Unwirksamkeit von Isolationsmechanismen zwischen den Sippen (näheres siehe Originalpublikation).

Auch an den Tiroler *Dactylorhiza*-Populationen herrscht die übliche Variabilität. Hier wie bei den übrigen uns bekannten Populationen (in anderen Teilen Österreichs, im benachbarten Bayern und in der Schweiz) zeigt sich grundsätzlich, daß in den Fällen auffallenden Formenreichtums neben mehreren, in relativ engen Grenzen variierenden Arten häufig auch entsprechende Hybriden stehen, vereinzelt oder auch in kleineren oder größeren Schwärmen, wobei in manchen Fällen die Elternsippen nur mehr durch verschwindend wenige Pflanzen vertreten sind. Dieses Nebeneinanderauftreten muß das Bild einer solchen Population zunächst verwirrend undurchsichtig machen.

Der erste Schritt zur Klärung wird auch hier das Identifizieren jener Pflanzen sein, die einer „reinen“ Art bzw. Unterart angehören. Dabei läßt man zunächst die variablen Merkmale außer acht und orientiert sich am sippentypischen, also beständigen Merkmalskomplex.

In der Folge stellen wir die sippentypischen Merkmalskomplexe jener Arten vor, die in von uns untersuchten Tiroler *Dactylorhiza*-Populationen z. T. häufig auftreten. Wir haben uns beim Herausarbeiten der sippentypischen Merkmale vor allem an die eigene Erfahrung gehalten, die wir bei der Untersuchung unvermischter Populationen (siehe oben) gesammelt haben und die Ergebnisse mit der taxonomischen Übersicht von K. SENGHAS⁶ verglichen.

Die Methode, der wir uns grundsätzlich bei Untersuchungen an Orchideen Europas und der Mittelmeerländer bedienen¹, fußt vorwiegend auf vergleichender Morphologie, und zwar unter breitem Einsatz der modernen Farbfotografie, speziell der Nah- und Makroaufnahme. Da nur aus einem umfassenden Überblick gewinnbringende Schlüsse gezogen werden können, werden jeweils viele Pflanzen aus verschiedenen Populationen des Verbreitungsgebietes registriert; bei der Gattung *Dactylorhiza* hinsichtlich Habitus, Blüten- und anderer Merkmale. Auf diese Weise entsteht eine Diapositiv-Kartei, die von den bearbeiteten Sippen unbestechliche und sehr aussagekräftige, z. T. maßstäblich genormte Abbildungen enthält, und zwar von einer Vielzahl von Pflanzen aus den verschiedensten Teilarealen und den verschiedensten Jahren. Anhand dieses Abbildungsmaterials lassen sich der sippentypische Merkmalskomplex sowie der Bereich der Variabilität u. a. m. erarbeiten.

Unterstützt wird diese Arbeitsweise durch ökologische Untersuchungen und mitunter durch biometrische Messungen und Zählungen.

Bei Populationen, in welchen mehrere Sippen gemeinsam auftreten, lassen sich mit Hilfe des solcherart erkannten sippentypischen Merkmalkomplexes allgemein etwa 90 bis 95 Prozent der Pflanzen zuordnen, bei 5 bis 10 Prozent läßt sich $\pm$ deutlich Introgression erkennen bzw. vermuten. Die Blütezeiten haben wir nicht datummäßig angegeben, da sich diese ja nach der Standortlage mitunter nicht unwesentlich verschiebt, sondern wir haben sie jeweils in Relation zu den übrigen in derselben Population oder in nächster Nähe auftretender *Dactylorhiza*-Sippen gesetzt. Um den Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht zu sprengen, konnten wir aus der reichlich vorhandenen Literatur über die Gattung *Dactylorhiza* nur wenig, in engstem Zusammenhang mit unseren Ausführungen Stehendes zitieren. Die Angaben über die Chromosomenzahlen wurden der taxonomischen Übersicht von K. SENGHAS ⁶ entnommen.

D. incarnata (L.) SOÓ ssp. *incarnata*
2n = 40

Abbildungen 1, 5, 23 und 26

Wuchs kräftig aber eher schlank (30 bis 40 cm hoch). Stengel dick, hohl, zusammendrückbar, hellgrün. Blätter 4–7; steif aufrecht stehend; gekielt, schlank, lang; frischgrün; ungefleckt; die oberen an den Spitzen kapuzenähnlich zusammengezogen; das oberste ragt $\pm$ hoch in die Infloreszenz hinein. Infloreszenz dichtblütig; Tragblätter einwärts gebogen. Blüten relativ klein; „fleischfarben“ bis rosarot; paarige Sepala aufrecht stehend. Lippe kaum bis schwach 3-gelappt; erscheint durch die Faltung $\pm$ gestreckt und am Lippenrand schmal, nach unten zu breiter werdend. Zeichnung gestrichelt und gefleckt; Umrandung von der Lippenbasis parallel abwärts laufend, sich unten $\pm$ schließend und schleifig bis gestrichelt markiert. Sporn kürzer als der Fruchtknoten; etwas zugespitzt. Blütezeit wesentlich später als bei *D. majalis*.

D. incarnata (L.) SOÓ ssp. *incarnata* var. *hyphaematodes*
(NEUMANN) VERMEULEN
2n = ?

Abbildung 2

Wuchs sehr gestreckt (bis 80 cm und höher). Blätter sehr lang und schlank; besonders im jungen Stadium beidseitig! sehr dicht purpurn gefleckt, im älteren Stadium der Pflanze meist stark abgeschwächt. Übrige konstante Merkmale wie bei ssp. *incarnata*.

Unseres Wissens ist die var. *hyphaematodes* bisher für Österreich noch nicht bestätigt worden.

Abb. 1: *D. incarnata* ssp. *incarnata*

Abb. 2: *D. incarnata* ssp. *incarnata* var. *hyphaematodes*

Abb. 3: *D. majalis*

Abb. 4: *D. traunsteineri*



1



2



3



4



5



6



7



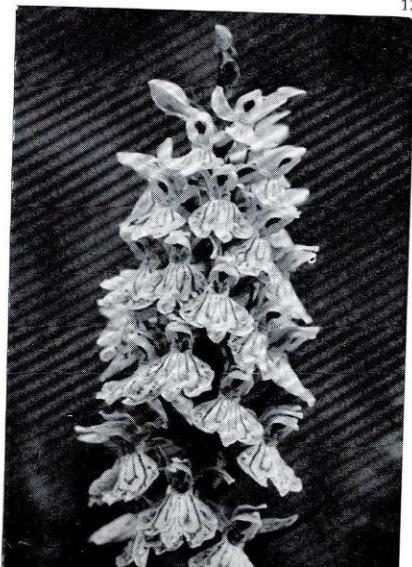
8
11



9
12



10
13



D. majalis (RCHB.) HUNT et SUMMERH. ssp. *majalis* Abbildungen 3 und 7
2n = 80

W u c h s kräftig und $\pm$ gedrunken (20 bis 35 cm hoch). S t e n g e l dick, hohl, leicht zusammendrückbar; kräftiggrün, oben mitunter $\pm$ purpurn überlaufen. B l ä t t e r 4—6, aufrecht, seitlich abstehend, kaum bis schwach gekielt, kurz-zugespitzt; bei den unteren Blättern Ränder deutlich weit gewellt; kräftig-grün und kräftig-purpurn gefleckt. I n f l o r e s z e n z reich- und dichtblütig. B l ü t e n groß; mittel- bis dunkelpurpurviolett; L i p p e 3-gelappt $\pm$ stark gebreitet; Seitenlappen $\pm$ deutlich gezähnt; deutlich eingeschnittener und kräftig entwickelter Mittellappen. Z e i c h n u n g schleifig, ausgeprägt und ausgedehnt.

D. traunsteineri (SAUT.) SOÓ s.str. Abbildungen 4 und 11
2n = 80

Bei dieser Sippe handelt es sich um Pflanzen, die uns aus Populationen von Tirol und der Schweiz bekannt sind und die weitestgehend mit der Originaldiagnose der „*Orchis Traunsteineri*“ von SAUTER⁵ übereinstimmt. Wir bezeichnen sie vorläufig als *D. traunsteineri* s. str. W u c h s zierlich und niedrig (15–20 cm hoch). S t e n - g e l zart, markig, nicht zusammendrückbar; kräftig-grün; etwa ab der Mitte stets purpurn überlaufen. B l ä t t e r 3 (–4); schmal-lanzettlich; stark gekielt, zugespitzt, relativ lang; aufrecht-abstehend; Ränder glatt; kräftig-grün; purpurn gefleckt. I n f l o r e s z e n z wenig- und lockerblütig. B l ü t e n groß; dunkel purpurviolett. L i p p e 3-gelappt, $\pm$ deutlich zurückgeschlagen; fein gekerbt; $\pm$ stark gezeichnet, Zeichnung mitunter undeutlich; große Seiten- und kleiner Mittellappen. B l ü t e z e i t etwa zwischen *D. majalis* und *D. incarnata*.

D. maculata (L.) SOÓ und *D. fuchsii* (DRUCE) SOÓ Abbildungen 12 und 13
2n = 80 2n = 40

Diese beiden Taxa stellen einen noch nicht befriedigend geklärten Komplex dar. Nach der morphologischen Diagnose lassen sich vorläufig die Pflanzen nur sehr unsicher dem einen oder anderen Taxon zuordnen, es sei denn an Standorten, an

Abb. 5: *D. incarnata* ssp. *incarnata*

Abb. 6: *D. incarnata* $\times$ *D. majalis*

Abb. 7: *D. majalis*

Abb. 8: *D. incarnata* ssp. *incarnata* $\times$ *D. traunsteineri*

Abb. 9: *D. incarnata* ssp. *incarnata* $\times$ *D. maculata* s.l.

Abb. 10: (*D. incarnata* ssp. *incarnata* $\times$ *D. majalis*) $\times$ *D. maculata* s.l.

Abb. 11: *D. traunsteineri*

Abb. 12: *D. maculata*

Abb. 13: *D. fuchsii* und Bockkäfer *Judolia cerambyciformis* mit Pollinien

welchen mit Sicherheit nur die eine oder andere Art vorkommt. Als morphologisch eindeutiges Kriterium gilt allgemein die Lippenform: *D. maculata* weist einen nur kleinen Mittellappen auf⁸, während *D. fuchsii* bei abgerundeten und $\pm$ gezähnelten Seitenlappen einen dreieckigen, $\pm$ spitzen und häufig längeren Mittellappen besitzt⁷. Aber auch diese Angaben lösen die Schwierigkeiten bei der Identifizierung nicht immer, wie wir sehen werden.

Für *D. maculata* werden als Standorte Pfeifengraswiesen, *Calluna*- und *Erica*-Heiden, Hochmoore und nasse Heiden⁸ angegeben, für *D. fuchsii* basischer bis neutraler Boden, meist Wälder, seltener offene Räume. Doch findet man nicht selten Pflanzen mit typischer *fuchsii*-Lippe, z. B. auf ausgesprochen offenen, nassen, sauren Standorten.

1938 hat HAGERUP die Chromosomen der *maculata*- bzw. *fuchsii*-Formen gezählt und bei *D. maculata* $2n = 80$ und bei *D. fuchsii* $2n = 40$ festgestellt. Aber abgesehen davon, daß man allgemein nicht in der Lage wäre, bei jeder nötigen Identifizierung eine Chromosomenzählung durchzuführen (was sich ja außerdem auch aus Naturschutzgründen verböte), scheint auch die Chromosomenzahl kein unbedingt verlässlicher Faktor zu sein. Beispielsweise bestätigt VERMEULEN⁸ die Gültigkeit der speziellen Chromosomenzahl für *D. maculata* und für *D. fuchsii* für Holland, aber er berichtet über Pflanzen aus der Umgebung von Florenz: „... Diese hatten eine schöne *fuchsii*-Lippe, die Blüten waren ziemlich groß und die Blätter etwas spitz. Als die Chromosomen gezählt wurden, ergab sich zu meinem Erstaunen eine Zahl von 80.“ Über Pflanzen, die er im Ötztal (Tirol) sammelte, sagt er weiter: „... Pflanzen ... die ich für *D. fuchsii* hielt und die eine *fuchsii*-Lippe hatten; auch sie hatten 80 Chromosomen und waren tetraploid. Daraus muß geschlossen werden, daß der Chromosomenunterschied nicht immer ein zuverlässiges Mittel ist.“

Nach den Angaben von HAGERUP, VERMEULEN⁸ und HESLOP-HARRISON³ könnte man schließen, daß sich in Nord- und Nordwest-Europa, oder doch zumindest in weiten Teilen dieser Gebiete, *D. maculata* und *D. fuchsii* unterscheiden lassen, durch morphologische und ökologische Kriterien ebenso wie durch die Chromosomenzahl. Anders dürfte die Lage in Mittel- und Süddeutschland, der Schweiz und in Österreich sein. Hier wären u. E. besonders die z. T. recht häufigen Begegnungszonen der beiden Arten zu untersuchen. Obwohl HESLOP-HARRISON³ sich gegen die mehrfache Feststellung ausspricht, daß *D. fuchsii* und *D. maculata* vielfach Hybriden bilden und angibt, authentische Fälle von F_1 -Hybriden dieser Herkunft, die triploid sein müßten, seien wenige bekannt, sollte man u. E. doch die Möglichkeit solcher Hybridisierungsvorgänge für die erwähnten Teile außerhalb Nord- und Nordwesteuropas eventuell in Betracht ziehen. Für eine solche Hybridisierung zwischen *D. maculata* und *D. fuchsii*, die über das Stadium der F_1 -Generation hinaus wären, spricht die zitierte Erfahrung von VERMEULEN⁸, sprechen die Untersuchungen von M. GROLL² an *D. maculata* s. l. bei Lunz am See (Niederösterreich) und aus der Umgebung von Wien, und spricht der Zustand der uns

bekannten diesbezüglichen Populationen aus Österreich, Bayern und der Schweiz. Unter bestimmten Gegebenheiten scheinen sich des öfteren bereits hybridogene Sippen herangebildet zu haben, die in morphologischer und ökologischer Hinsicht jeweils dem einen oder anderen Elter mehr zugeneigt sein dürften, wobei sich nicht selten zeigt — wie dies ja bei Hybriden des öfteren vorkommt —, daß ein Einfluß-übergewicht des einen Elters in einer Hinsicht, durch ein ebensolches des anderen Elters in einer anderen Einflußzone „ausgeglichen“ wird.

Auch bei den untersuchten Tiroler Populationen handelt es sich diesbezüglich offenbar um hybridogene Sippen; wir bezeichnen solche vorläufig als *D. maculata* s. l.

D. maculata (L.) SOÓ s.l.

Abbildung 12

$2n = ?$

W u c h s hoch (35 bis 55 cm), schlank. S t e n g e l markig, nicht zusammen-drückbar. B l ä t t e r 7–12 (selten mehr); untere lang und bogig abstehend, obere kürzer werdend und aufrecht, $\pm$ schmal und spitz auslaufend; das unterste mit-unter kürzer und stumpf; gegen die Infloreszenz tragblattähnlich werdend; stets kräftig gefleckt. I n f l o r e s z e n z schlank; aufgeblüht zylindrisch; nicht sehr dichtblütig. B l ü t e n relativ groß; malvenfarbig bis hell-lila; seitliche Sepala ab-stehend bis leicht hängend, häufig innen gefleckt und gezeichnet. L i p p e sehr schwach bis stark gelappt, $\pm$ deutlich gebreitet; Seitenlappen häufig gezähelt; Mittellappen (selten) klein bis tief eingeschnitten und so lang (und länger) wie die Seitenlappen. Z e i c h n u n g : deutliches und reiches Schleifenmuster. S p o r n dünn und $\pm$ so lang wie der Fruchtknoten.

Der Merkmalkomplex der in Tirol auftretenden *D. maculata* s.l. enthält demnach (siehe oben) Merkmale der *D. maculata* s.str. sowie der *D. fuchsii* s.str.

In der Folge seien einige Tiroler Dactylorhiza-Populationen vorgestellt.

POPULATION WÖRGL

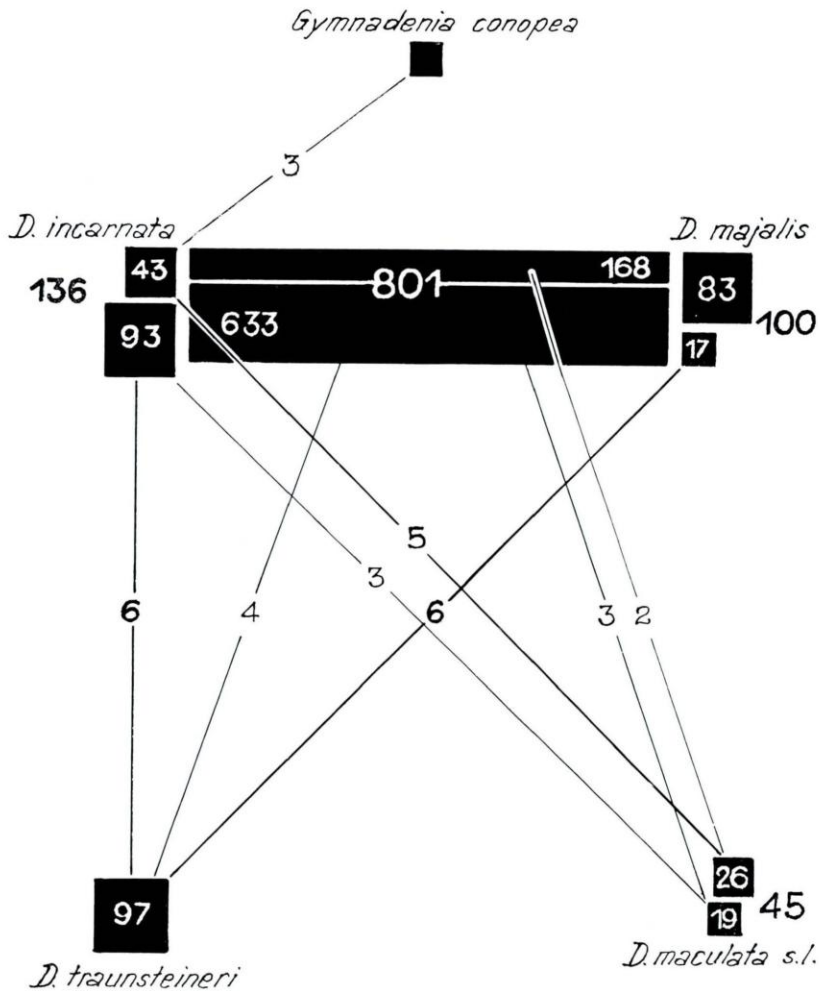
Lage: Westlich von Wörgl; wird durch eine Straße in einen südlichen Teil (der durch Aufschüttungen stark gefährdet ist) und einen nördlichen Teil (der in Kultur-wiesen übergeht) getrennt.

Biotopcharakter: Nasse Wiese mit *Phragmites*-Beständen, *Eriophorum latifolium*, *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, *Primula farinosa*. Orchideen: *Liparis loeselii* (nur in nassen Jahren im südlichen Teil), *Gymnadenia conopsea*, *Platanthera bifolia*, *Epipactis palustris*-Bestände.

Dactylorhiza-Pflanzen, gezählt 1970

	nörtl.	südl.
	Teil	Teil
<i>D. incarnata</i> ssp., <i>incarnata</i>	43	93
<i>D. incarnata</i> ssp. <i>incarnata</i> var. <i>hyphaematodes</i>	14	23

<i>D. majalis</i> ssp. <i>majalis</i>	83	17
<i>D. traunsteineri</i>	—	97
<i>D. maculata</i> s.l.	26	19
<i>D. incarnata</i> ssp. <i>incarnata</i> × <i>D. majalis</i>	168	633
<i>D. incarnata</i> ssp. <i>incarnata</i> × <i>D. majalis</i> × <i>D. maculata</i> s.l.	2	3
<i>D. incarnata</i> × <i>D. traunsteineri</i>	—	6
<i>D. incarnata</i> ssp. <i>incarnata</i> × <i>D. majalis</i> × <i>D. traunsteineri</i>	—	4
<i>D. incarnata</i> × <i>D. maculata</i> s.l.	5	3
<i>D. majalis</i> × <i>D. traunsteineri</i>	—	6
<i>D. incarnata</i> ssp. <i>incarnata</i> × <i>Gymnadenia conopea</i>	3	—



D. incarnata (L.) SOÓ ssp. *incarnata* ×

D. majalis (RCHB.) HUNT et SUMMERH. ssp. *majalis*

D. × aschersoniana (HAUSK.) SOÓ

Abbildungen 14 bis 19

Nach HESLOP-HARRISON³ wird über natürliche Hybriden zwischen *D. incarnata* und den tetraploiden *Dactylorhiza*-Arten (zu denen auch *D. majalis* zählt) selten berichtet. Er gibt an, F₁-Samen würden nach künstlicher Bestäubung in den meisten Kombinationen glatt gebildet und vermutet deshalb, daß solche Hybriden entweder häufig übersehen würden oder sie seien unter den Konkurrenzbedingungen der natürlichen Standorte verhältnismäßig wenig lebensfähig. Letzteres trifft für *D. × aschersoniana* offenbar nicht zu, wie aus der vorgestellten Übersicht zu ersehen ist. Darüber hinaus haben wir diese Hybriden auch in weiteren Populationen in Österreich, in Bayern und in der Schweiz angetroffen, mitunter vereinzelt, aber auch in Schwärmen. Es ist aber durchaus denkbar, daß *D. × aschersoniana* häufig übersehen bzw. mit Pflanzen der Elternsippen verwechselt wird. Von allen identifizierten Pflanzen dieser Kombination gleicht kaum eine der anderen; eine fast unerschöpflich erscheinende Formenfülle zeichnet sie aus. Diese Variabilität wird verständlich, wenn man bedenkt, daß die beiden Elternsippen viele Merkmalsunterschiede aufweisen und dazu ihre großen Chromosomenzahlen Gen-Neukombinationen bei der Befruchtung fördern³. Auch scheint für die phänotypischen Merkmale keinerlei Varianten-Restriktion zu bestehen.

D. incarnata ssp. *incarnata* × *D. majalis* = *D. × aschersoniana*

Abbildungen 14 bis 19

Abb. 14: Durch *D. incarnata* im Wuchs weniger kräftig als *D. majalis*, bei den stark *majalis*-ähnlichen Blättern Tendenz aufrechter zu stehen und schmaler zu werden, Fleckung etwas reduziert, oberste Blätter reichen in die Infloreszenz hinein und zeigen leicht kapuzenähnliche Spitzen. Weiters sind durch *D. incarnata* die Tragblätter einwärts gebogen und die Blüten sind heller als bei *D. majalis*. Blüten intermediär; sehr breit durch *D. majalis*, jedoch *incarnata*-ähnlich gefaltet und schwach 3-gelappt, Zeichnung schleifig ausgedehnt (*D. majalis*) mit feinen Strichen und *incarnata*-Begrenzung.

Abb. 15: Wuchs intermediär. Durch *D. majalis* Blätter breiter, Tendenz zum Abstehen, leichte Fleckung; oberstes kapuzenähnliche Spitze (durch *D. incarnata*). Tragblätter einwärts gebogen. Infloreszenz kräftig, *majalis*-ähnlich. Blüten durch *D. incarnata* heller als bei *D. majalis*; Lippe schwach gelappt und gefaltet, Zeichnung begrenzt; durch *D. majalis* Lippe breit, stark schleifige Zeichnung. Stellung der paarigen Sepala intermediär.

Abb. 16: Wuchs intermediär. Die relativ breiten zugespitzten Blätter (*D. majalis*) zeigen folgende Einflüsse von *D. incarnata*: Tendenz aufrecht zu stehen, Fleckung stark reduziert, die beiden obersten Blätter leicht kapuzenähnliche Spitzen; Tragblätter einwärts gebogen. Blüten relativ dunkel. Lippen breit und leicht gefaltet, deutlich 3-gelappt (*D. majalis*). Zeichnung stark *incarnata*-ähnlich (begrenzte, typische Umrandung, gefleckt und gestrichelt), Stellung der paarigen Sepala intermediär.

Abb. 17: Wuchs kräftig zu *D. majalis* tendierend. Blätter durch *D. incarnata* schmaler, länger, Spitzen deutlich kapuzenartig, Fleckung etwas reduziert. Durch *D. majalis* Blüten relativ dunkel, Lippe breit, deutlich 3-gelappt; Zeichnung ausgedehnter als bei *D. incarnata*, jedoch parallel verlaufende Umrandung.



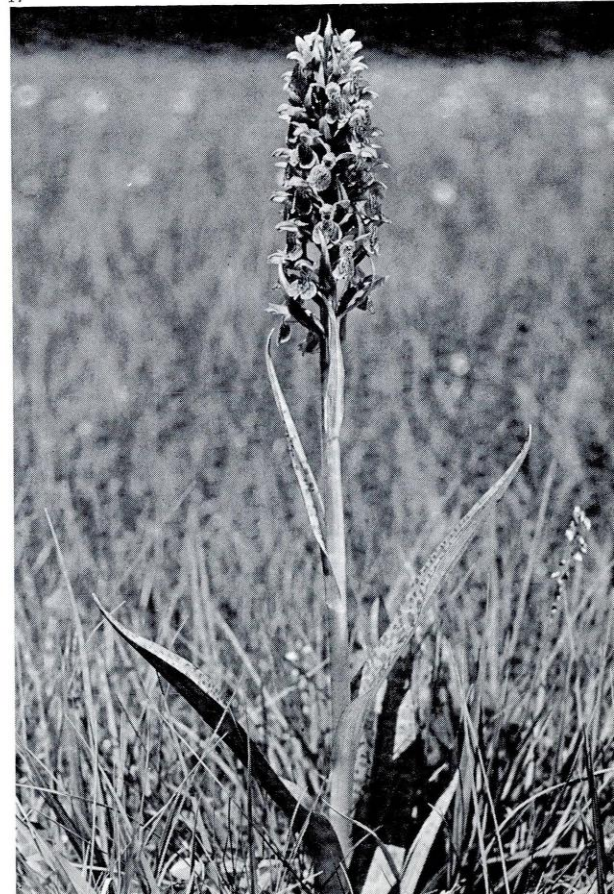
14



15



16



17



Häufig glaubt man auf den ersten Blick Pflanzen von *D. majalis* vor sich zu haben, doch ist der Einfluß von *D. incarnata* deutlich festzustellen: Beispielsweise sind die stark gefleckten Laubblätter weniger breit als bei *D. majalis*, sie stehen aufrechter und die oberen zeigen die nur für *D. incarnata* s.l. typischen kapuzenartigen Spitzen. Bei *majalis*-ähnlichen Pflanzen der *D. × aschersoniana* zeigt sich der *incarnata*-Anteil auch oft in einer $\pm$ stark reduzierten bis abgebauten Fleckung der oft in Form und Stellung sehr an *D. majalis* gemahnenden Laubblätter. Häufig auch setzt das oberste Blatt recht hoch an und ist gestreckt, so daß es in die Infloreszenz hineinragt und der Stengel ist weniger dick und heller grün. Fast immer ist bereits an der Wuchsart, an den Blättern und am Stengel die Kombination erkennbar. Aber auch die Blüten der Hybriden zeigen vielfältige Mischungen der elterlichen Merkmale. Nicht selten besitzen Pflanzen mit ausgeprägt *majalis*-ähnlichem Wuchs und kräftig gefleckten Blättern stark zu *D. incarnata* tendierende Blüten, oder im Habitus zu *D. incarnata* neigende weisen in der Größe, der kräftigen Färbung und der Zeichnung stark *majalis*-ähnliche Blüten auf. Nach *incarnata*-Art gefaltete Lippen können stark 3-gelappt sein und die ausgedehnte *majalis*-Zeichnung zeigen, in der die typische *incarnata*-Randmarkierung oder die besonders feine Strichelung eingebaut ist. Sehr oft gibt die Färbung der Infloreszenz bereits deutliche Hinweise auf die Bastardnatur der Pflanzen, nämlich in den sehr häufigen Fällen, wo sie eine Mischfärbung der kräftigen *majalis*- und der hellen *incarnata*-Färbung ist. Es ist dies ein Mittel-rot-violett, das neben blühenden Elternpflanzen unweigerlich als abweichend auffallen muß.

Durchwegs ist bei den *× aschersoniana*-Pflanzen dieser Population zu beobachten, daß der Einfluß beider Eltern sich stets in mehreren Merkmalen äußert, und zwar in allen phänotypischen Bereichen. Sie stehen ausnahmslos zwischen den Eltern, wenn sie auch in den einzelnen Bezirken, wie jenen des Wuchses, der Blattausbildung oder der Blütencharakteristika, fallweise mehr zu dem einen oder anderen tendieren. Meist wird das Einflußübergewicht des einen Elters in einem Merkmalsbezirk durch eines des anderen Elters in einem anderen Merkmalsbereich „ausgeglichen“, so daß häufig gesamthaft eine gewisse Mittelstellung erreicht wird.

Bei Arten mit deutlich unterschiedlicher Blütezeit blühen in der Regel die Hybriden dazwischen. Dies läßt sich auch bei den Pflanzen der Population Wörgl feststellen. Etwa in der zweiten Juniwoche ist *D. majalis* fast abgeblüht, *D. incarnata* steht z. T. noch in Knospen, während für die vielen Hybriden Hochblütezeit ist, wobei jene, die phänotypisch gesamthaft mehr zu *D. majalis* neigen, wesentlich stärker aufgeblüht sind als die, bei denen der *incarnata*-Einfluß offensichtlicher ist.

Abb. 18: Wuchs kräftig, gedrunken, also *majalis*-ähnlich. Die doch breiten, gefleckten Blätter (*D. majalis*) durch *D. incarnata* langgezogen, kapuzenähnlich gespitzt und die obersten in die (*D. majalis*) Ähre hineinragend. *Incarnata*-Einfluß bei den Blüten: Farbe heller als bei *D. majalis*, Zeichnung begrenzter und aufgelöster, paarige Sepala hochgereckt. Durch *D. majalis* Lippen breit und wenig gefaltet, deutlicher, wenn auch kleiner Mittellappen.

Im nördlichen wie im südlichen Teilareal zeigt sich auch hier, daß *D. incarnata* die mehr feuchteren bis nassen Stellen, *D. majalis* dagegen die nicht zu nassen bevorzugt. Die Hybriden finden sich im Feuchteren sowohl als auch im mehr Trockenem, doch wo *D. majalis* bereits auf Boden mit geringer Feuchtigkeit vorkommt, rücken die Hybriden nicht nach. Allgemein treten in niederschlagsreichen Jahren auch wesentlich mehr Hybriden auf als in trockenen.

Elternpflanzen wie Bastarde weisen eine hohe Befruchtungsquote auf. Darüber hinaus vermehren sich die Hybriden namentlich im südlichen Teilareal auch stärker vegetativ: 1970 zählten wir 15 Gruppen mit je 3 bis 5 (bis 7) Pflanzen.

D. incarnata (L.) SOÓ ssp. *incarnata* ×

D. majalis (RCHB.) HUNT et SUMMERH. ssp. *majalis* ×

D. maculata (L.) SOÓ s.l.

D. × genevensis (KLINGE) SOÓ

Abbildung 10

Es ist anzunehmen, daß diese Bastardkombination — die z. B. in der Schweiz im Kanton Genf nicht selten ist ⁴ — allgemein auf diese Weise entsteht, daß *D. maculata* in Hybriden *D. incarnata* × *D. majalis* einkreuzt. Die Blütezeiten der frühen *D. majalis* und der viel späteren *D. maculata* liegen ja so weit auseinander, daß sich diese beiden Sippen kaum je blühend begegnen werden. Jedoch durch eine Einkreuzung von *D. incarnata* in *D. majalis* wird die Bastardblütezeit (durch den Einfluß der *D. incarnata*) so weit gegen die *maculata*-Blütezeit hinausgeschoben, daß sich die Hybriden nunmehr ohne Schwierigkeit mit *D. maculata* begegnen können. Bei der Population Wörgl kommt noch hinzu, daß die Hybriden *D. incarnata* × *D. majalis* ihren Elternarten an Zahl so weit überlegen sind, daß sie bereits aus diesem Grund mehr Chancen für eine Einkreuzung von *D. maculata* s.l. aufweisen.

Die weitere Möglichkeit, nämlich eine Einkreuzung von *D. majalis* in Hybriden *D. incarnata* × *D. maculata* ist ebenfalls aus blütezeitlichen Gründen recht unwahrscheinlich. Zwar wird meist die Blütezeit der Hybriden durch *incarnata*-Einfluß etwas weg von der späten *maculata*-Blütezeit und zurück gegen die frühe *majalis*-Blütezeit gerückt, aber es scheint dennoch als sehr fraglich, ob diese Verschiebung eine Begegnung von blühenden *majalis*-Pflanzen und den Hybriden *D. incarnata* × *D. maculata* bewerkstelligen kann.

Bereits der Wuchs von Pflanzen der *D. × genevensis* läßt deutlich den *maculata*-Einfluß erkennen: Sie wirken etwas gestreckter als *D. incarnata*, *D. majalis* und *D. × aschersoniana*. Der Stengel ist ebenfalls meist deutlich schlanker und wesentlich

Abb. 19: Infloreszenz gesamthaft durch *D. incarnata* weniger gedrungen als bei *D. majalis*. Tragblätter stark *incarnata*-ähnlich, einwärtsgebogen. Blüten kräftig dunkel-rosarot gefärbt, Lippe etwas gebreitet (*D. majalis*), 3-gelappt (*D. majalis*), jedoch nicht stark eingeschnitten (*D. incarnata*); Seitenlappen gekerbt (*D. majalis*). Zeichnung *incarnata*-Umräumung, jedoch gesamthaft verbreitert und mehr schleifig (*D. majalis*). Paarige Sepala gegen aufwärtsgerichtet (*D. incarnata*).



weniger hohl. Die Blätter sind $\pm$ stark gefleckt — zwei der Stammarten weisen ja kräftige Fleckung auf —, sie stehen meist bogig vom Stengel ab (*majalis*- und *maculata*-Einfluß) und begleiten den Stengel bis zur Infloreszenz hinauf (*D. incarnata* und *D. maculata*). In der Ährenform stehen sie zwischen den Stammsippen, jeweils zu der einen oder anderen tendierend und in den Blütenmerkmalen zeigen sie die Variabilität, die man von Nachkommen dreier Stammarten mit doch sehr unterschiedlichen Blüten erwarten kann. Die Blütenfarbe ist eher kräftig, in Form und Zeichnung lassen sich mitunter alle drei Einflüsse deutlich nebeneinander feststellen.

D. incarnata (L.) SOÓ ssp. *incarnata* $\times$ *D. traunsteineri* (SAUT.) SOÓ

D. \times thellungiana (BR. BL.) SOÓ

Abbildungen 30 bis 34

Auch hier gibt REINHARD ⁴ für die Schweiz an „im gemeinsamen Verbreitungsgebiet der Eltern häufig“ und HESLOP-HARRISON ³ spricht von seltenen Hybriden, fügt jedoch hinzu (siehe bei *D. \times aschersoniana*), daß sie bei künstlicher Bestäubung fertile Samen bilden und im Freiland möglicherweise übersehen werden würden. In der Population Wörgl tritt *D. \times thellungiana*, wie die eine Elternart *D. traunsteineri*, nur im südlichen Teilareal auf. Auf den ersten Blick wirkt sie hier wie eine allgemein hellere und gestrecktere *D. traunsteineri* und eine der Pflanzen weist eine etwas mehrblütige Infloreszenz auf. Allgemein kräftigt hier der *incarnata*-Einfluß den Wuchs, hellt Stengel und Blätter auf, baut die Blattfleckung $\pm$ stark ab und zieht die Blattspitzen zusammen. Die Blüten stehen in Farbe, Form und Zeichnung zwischen den Eltern.

Auf diesen Komplex wird in den Ausführungen über die Population Schwarzsee noch näher eingegangen werden.

D. incarnata (L.) SOÓ ssp. *incarnata* $\times$

D. majalis (RCHB.) HUNT et SUMMERH. ssp. *majalis* $\times$

D. traunsteineri (SAUT.) SOÓ

Abbildung 20

Dieser Tripelbastard scheint in der Zusammenstellung von REINHARD ⁴ nicht auf. Die vier beobachteten Hybriden wuchsen im südlichen Teilareal, zwischen dem nas-

(*D. incarnata* ssp. *incarnata* $\times$ *D. majalis*) $\times$ *D. traunsteineri*

Abb. 20: Durch *D. traunsteineri* im Wuchs wesentlich schwächerer. Form der Blätter schmal (*D. incarnata*), *traunsteineri*-ähnlich aufrecht abstehend und lang spitz ausgezogen; kräftig gefleckt (*D. majalis* und *D. traunsteineri*), oberstes kapuzenähnliche Spitze und in die Ähre hineinragend (*D. incarnata*). Stengel durch *D. traunsteineri* ab der Mitte purpurn überlaufen. Blüten durch *D. traunsteineri* sehr groß, kräftig (*D. majalis* und *D. traunsteineri*) gefärbt. Lippe sehr breit (*D. majalis*), deutlich 3-gelappt (*D. majalis* und *D. traunsteineri*), kleiner Mittellappen (*D. incarnata* und *D. traunsteineri*), deutlich eingeschnitten (*D. majalis* und *D. traunsteineri*), große Seitellappen (*D. traunsteineri*), deutlich gekerbt (*D. majalis*). Die vier Pflanzen dieser Kombination standen zwischen dem nassen Bereich der *D. traunsteineri* und dem angrenzenden der zahlreichen Hybriden *D. \times aschersoniana*.



sen Bereich der *D. traunsteineri* und dem angrenzenden der $\times$ *aschersoniana*-Pflanzen. Da *D. \times aschersoniana* in dieser Population sehr tonangebend auftritt, kann man annehmen, daß *D. traunsteineri* in solche Pflanzen eingekreuzt hat; die Kombination müßte in diesem Fall (*D. incarnata* $\times$ *D. majalis*) $\times$ *D. traunsteineri* lauten. Der *traunsteineri*-Einfluß in *D. \times aschersoniana* ist unschwer festzustellen: Die Pflanzen sind schwächer, die Blätter sind (durch nunmehr zwei Sippen mit Fleckung) deutlich bis sehr kräftig gefleckt und stehen nicht aufrecht. Der Stengel ist in seinem oberen Teil deutlich purpurn überlaufen. Die Infloreszenz ist wenigblütig, die Blüten sind oft kräftig gefärbt und weniger 3-gelappt (zwei schwach 3-gelappte Sippen).

Diese Bastardkombination stellten wir auch in anderen Tiroler Populationen fest, allerdings jeweils nur in wenigen Exemplaren und stets unweit von *traunsteineri*-Pflanzen.

D. incarnata (L.) SOÓ ssp. *incarnata* $\times$ *D. maculata* (L.) SOÓ s.l.

D. \times maculatiformis (ROUY) BORSOS et SOÓ

Abbildung 21

Auch von diesen Hybriden gibt HESLOP-HARRISON³ an, sie seien selten; er vermutet Genom-Inkompatibilität. REINHARD⁴ dagegen vermerkt, in der Schweiz träten sie „überall im gemeinsamen Verbreitungsgebiet der Eltern“ auf. Auch diesen gegensätzlichen Feststellungen könnte man einen Hinweis auf die mögliche unterschiedliche Lage der *maculata*-Sippen entnehmen. Es wäre z. B. durchaus denkbar, daß eine hybridogene *maculata-fuchsii*-Sippe sich unschwer auch mit jenen Sippen kreuzen kann, von denen *D. maculata* s.str. genetisch getrennt erscheint.

Von fern wirkt *D. \times maculatiformis* tatsächlich, wie ihr Name sagt, sehr *maculata*-ähnlich, wenngleich auch wesentlich kräftiger (Höhe bis 65 cm!). Die recht aufrecht stehenden, kapuzenähnlich gespitzten Blätter (*D. incarnata*) weisen immer Flecken auf, allerdings bei zwei Pflanzen sehr abgeschwächt. Auch die Ährenform zeigt deutlich den *maculata*-Einfluß, doch bei etlichen Pflanzen ist die Blütenfärbung deutlich dunkler als bei *D. maculata* s.l.; getönt ist sie bei allen Pflanzen hier unterschiedlich. Auch die Form und Zeichnung der Lippen variiert sehr, so daß keine Infloreszenz der anderen gleich ist, doch sind unschwer die Einflüsse beider Eltern zu erkennen: 3-gelappt mit deutlichem Mittellappen und gesamthaft $\pm$ gebreitet und ausgedehnt mit gestrichelter Zeichnung versehen, verweist auf *D. maculata* s.l., und gefaltet, an der Basis schmaler, kaum gelappt und die Zeichnung $\pm$ deutlich

D. incarnata ssp. *incarnata* $\times$ *D. maculata* s.l. = *D. \times maculatiformis*

Abb. 21: Wuchs sehr *maculata*-ähnlich, jedoch durch *D. incarnata* kräftiger, Stengel hohl (*D. incarnata*). Blätter wohl gefleckt (*D. maculata*), jedoch durch *D. incarnata* sehr aufrecht stehend und die obersten kapuzenähnliche Spitzen. Infloreszenz ebenfalls recht *maculata*-ähnlich in der Form, jedoch Blütenfarbe kräftiger, also nicht mehr malvenfarben. Lippe 3-gelappt mit deutlich eingeschnittenem Mittellappen (*D. maculata* s.l.), leicht längsgefaltet durch *D. incarnata*. Zeichnung weitgehend *maculata*-ähnlich, jedoch durch *D. incarnata* wesentlich auf die Zone innerhalb der Umrandung verlegt.



gerahmt, verweist auf *D. incarnata*. An drei Pflanzen ist verstärkte vegetative Vermehrung festzustellen.

D. majalis (RCHB.) HUNT et SUMMERH. ssp. *majalis* ×
D. traunsteineri (SAUT.) SOÓ

D. × dufftiana (M. SCHULZE) SOÓ

Nach REINHARD⁴ ist *D. × dufftiana* aus Frankreich, Österreich, Polen und der Schweiz bekannt. Durch *traunsteineri*-Einfluß wirken die Pflanzen gestreckter: Sie sind wohl weniger hoch als *D. majalis*, aber der oben purpurne Stengel ist schlank und die gefleckten Blätter sind weniger breit und meist deutlich gekielt. Die Infloreszenz weist weniger Blüten auf als die *majalis*-Ähre. Die Blüten sind dunkel, meist ein wenig größer als bei *D. majalis*, jedoch durch *majalis* deutlicher 3-gelappt mit gezähnelten Seitenlappen. Die Zeichnung ist markant und schleifig.

D. incarnata (L.) SOÓ ssp. *incarnata* × *Gymnadenia conopsea* (L.) R. BR.

× *Dactylodenia vollmannii* (M. SCHULZE) SOÓ Abbildungen 22 bis 29

Dieser Gattungsbastard wurde nach REINHARD⁴ bisher nur in Deutschland und Frankreich nachgewiesen.

In der Population Wörgl stehen drei Pflanzen dieser seltenen Kombination um den 20. Juni in Hochblüte; zur gleichen Zeit blühen dort auch *D. incarnata* und *Gymnadenia conopsea*. Die Hybriden stehen in jenem Bereich des nördlichen Teilareals, das für *D. incarnata* bereits zu trocken wird, in dem jedoch *Gymnadenia conopsea* sehr zahlreich auftritt. Im Wuchs und in der Höhe sind die Hybriden ziemlich zwischen den Eltern: *D. incarnata* erreicht hier eine Höhe von etwa 40 cm, *G. conopsea* bis 52 cm, und die kräftigste Hybridpflanze maß — mit noch einer Reihe Knospen — 47 cm. Durch die leuchtende rosarote Färbung und die ungewöhnlich geformte Infloreszenz heben sie sich deutlich heraus. Die ungefleckten, langen, schlanken frischgrünen Blätter stehen aufrecht und die oberen weisen die kapuzenähnlichen Spitzen der *D. incarnata* auf, wenn auch durch den *Gymnadenia*-Einfluß recht abgeschwächt. Die Tragblätter sind leicht einwärts gebogen (*D. incarnata*). Die Blüten sind bei allen drei Pflanzen recht locker gestellt und deutlich ist der intermediär geformte Sporn der Blüten zu sehen: Sie sind dicker und etwas kürzer als bei *G. conopsea*. Auch an den Blütenblättern sind klar beide Einflüsse zu erken-

D. incarnata ssp. *incarnata* × *Gymnadenia conopsea* = × *Dactylodenia vollmannii*

Abb. 22: Linke Pflanze: *Gymnadenia conopsea*

Mittlere Pflanze: *D. incarnata* ssp. *incarnata*, junges Exemplar

Rechte Pflanze: × *Dactylodenia vollmannii*

Wuchs schlank, besonders von *G. conopsea* beeinflusst. Blätter frischgrün, lang, schlank (beide Eltern); aufrecht stehend und die obersten mit kapuzenähnlichen Spitzen (*D. incarnata*). Tragblätter leicht einwärts gebogen (*D. incarnata*). Infloreszenz lockerblütig und gestreckt (*G. conopsea*).

Abb. 23 und 26: *D. incarnata*

Abb. 25 und 28: *G. conopsea*

nen: Durch den *incarnata*-Einfluß sind die Petala gestreckter, das unpaare Sepal neigt sich über sie und die beiden seitlichen Sepala sind entsprechend leicht umgeformt und in der Stellung mehr hinaufgerückt. Die Lippe ist wohl gebreitet wie bei *G. conopea* und weist deren leichte Dreilappigkeit auf, doch sind die Seitenlappen mehr nach oben gezogen. Deutlich, wenn auch abgeschwächt, zeigt sich die zarte, gestrichelte, umrahmte *incarnata*-Zeichnung.

Juni 1970 fanden wir die beschriebenen Pflanzen erstmals. 1971 war hier ein extrem trockenes Frühjahr, auch in der Population Wörgl kamen damals nur wenige Pflanzen zum Blühen und die meisten davon gerieten nur kümmerlich. Von $\times$ *Dactylodenia vollmannii* waren nur einige Laubblätter zu sehen. 1972 blühten sie jedoch ebenso kräftig und in drei Exemplaren wie 1970.

POPULATION LAUCHTEICH

Lage: südöstlich von Fieberbrunn

Biotopcharakter: feuchter Hang mit *Caricetum fuscae*, *Trichophorum alpinum*, *Equisetum palustre*, *Menyanthes trifoliata*. . . Orchideen: *Listera ovata* (größte Pflanze 76 cm hoch mit 58 Blüten), *Gymnadenia conopea*.

Dactylorhiza-Pflanzen, gezählt 1972

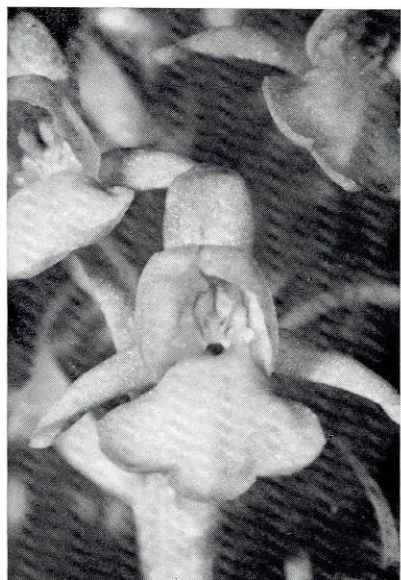
<i>D. majalis</i> ssp. <i>majalis</i>	29
<i>D. traunsteineri</i> s.str.	16
<i>D. maculata</i> s.l.	9
<i>D. maculata</i> s.l. $\times$ <i>D. traunsteineri</i>	78

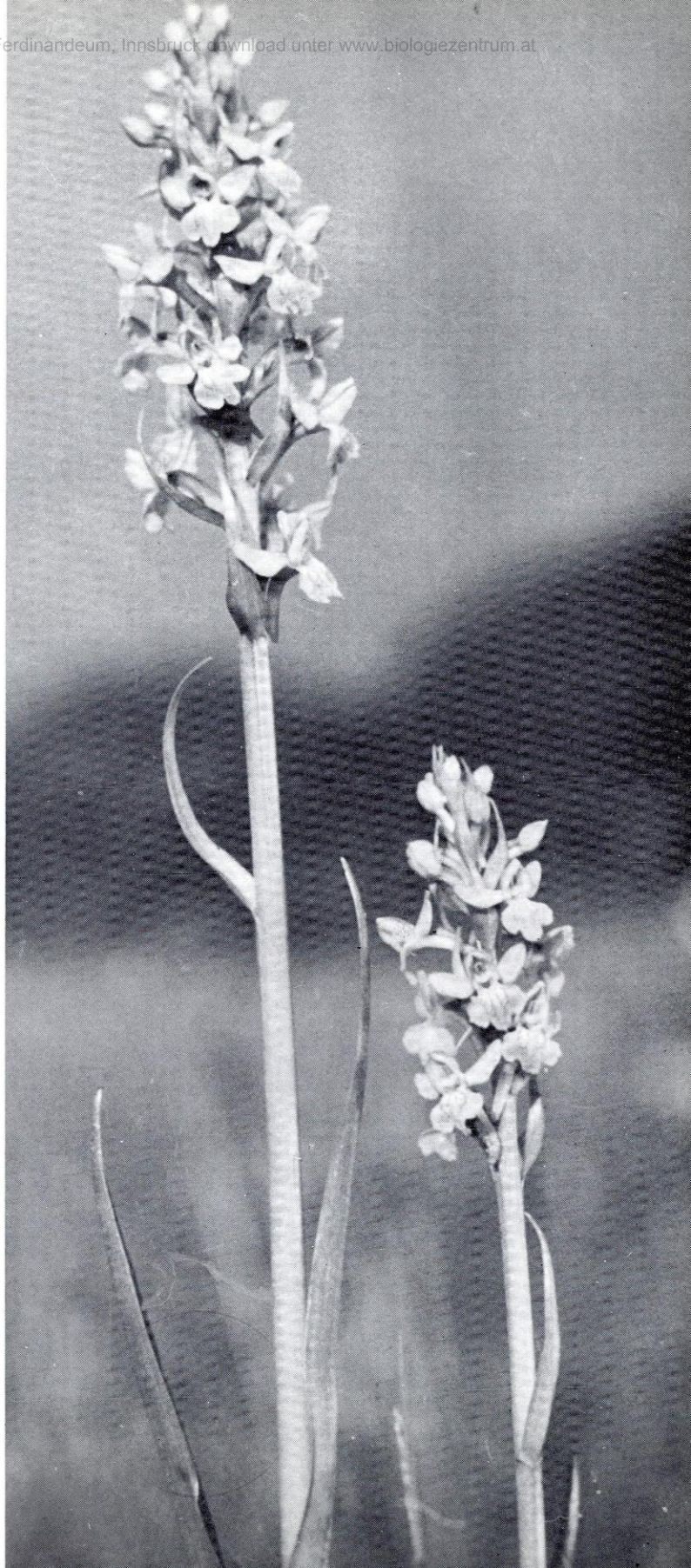
Abb. 24 und 27: $\times$ *Dactylodenia vollmannii*

Blüten gesamthaft intermediär. Durch *D. incarnata* Petala etwas gestreckter und das unpaare Sepal wölbt sich mehr über sie, die paarigen Sepala sind in Form und Stellung intermediär. Lippe schwach 3-gelappt (beide Eltern), sehr *G. conopea*-ähnlich, jedoch durch *D. incarnata* gestreckter. Deutliche, wenn auch abgeschwächte *incarnata*-Zeichnung. Sporn deutlich intermediär in Länge und Dicke. Auffallend ist ferner die deutlich intermediäre Ausbildung der Narbenhöhle sowie des Säulchenbezirkes.

Abb. 29: Zwei weitere, nebeneinander stehende Bastardpflanzen *D. incarnata* $\times$ *G. conopea*.

<i>D. incarnata</i>	$\times$ <i>Dactylodenia vollmannii</i>	<i>G. conopea</i>
Narbe einheitlich, groß Klebscheibe umhüllt und Auriculae (seitl. „Öhrchen“) schwach ausgebildet	Narbe intermediär, d. h. mittlerer Narbenlappen größer als bei <i>G. conopea</i> Klebscheibenumhüllung schwächer als bei <i>D. incarnata</i> ; Auriculae schwächer als bei <i>G. conopea</i>	Narbe dreilappig, mittlerer Lappen klein Klebscheiben nackt und Auriculae auffallend kräftig





D. traunsteineri (SAUT.) SOÓ s.str. $\times$ *D. maculata* (L.) SOÓ s.l.

D. $\times$ jenensis (BRAND) SOÓ

HESLOP-HARRISON gibt an, *D. maculata* hybridisiere, ausgenommen mit *D. incarnata*, mit den übrigen tetraploiden Sumpfknaabenkräutern unbegrenzt, und die vermuteten F₁-Hybriden bildeten fertile Samen. Nach REINHARD⁴ ist *D. $\times$ jenensis* für Deutschland und die Schweiz (Graubünden, Tessin, Zug und Zürich) nachgewiesen.

Zur Zeit der Hybridenhochblüte ist *D. majalis* hier gänzlich abgeblüht, doch *D. traunsteineri* und *D. maculata* s.l. stehen ebenfalls in schöner Blüte. Allgemein fallen hier die Hybriden durch ihren hohen, schlanken Wuchs und die kräftig rosa-rot gefärbten Blüten auf. Dadurch sind sie deutlich von den beiden Elternsippen abgesetzt; *D. traunsteineri* besitzt wohl auch dunkle Blüten — wenn auch nicht von jener intensiven Rotfärbung —, doch ist sie kleinwüchsig und zierlich, und *D. maculata* s.l. ist hier schlank und gestreckt und wesentlich hellerblütig.

Allgemein weisen die Pflanzen der *D. $\times$ jenensis* folgende Einflüsse von *D. maculata* s.l. auf, allerdings in unterschiedlichem Ausbildungsgrad: höherer Wuchs als *D. traunsteineri*, die gefleckten Blätter begleiten den Stengel höher hinauf und die Infloreszenz ist mehrblütig. Bei den Blüten wird die Farbe heller und erhält den deutlichen dunklen Rosaton, der Mittellappen ist größer und die Zeichnung wirkt abgesetzter.

Der *traunsteineri*-Anteil zeigt sich im zierlichen Wuchs, in der Form der Blätter, etwas unterhalb der Infloreszenz wird der Stengel purpurn überlaufen und die Ähre ist wesentlich wenigerblütig. Die Blütenfärbung wird durch *traunsteineri*-Einfluß dunkler getönt. Die Lippenform zeigt den Einfluß dieses Elters besonders deutlich. Auch in den ökologischen Ansprüchen zeigen die Hybriden hier eine deutliche Mittelstellung: *D. traunsteineri* steht im Nassen, *D. maculata* s.l. im Feuchten, die Bastarde bevölkern die Zone dazwischen. Dabei läßt sich unschwer feststellen, daß die Hybriden mit einem starken *traunsteineri*-Anteil im Phänotypus mehr gegen den nassen Bereich dieses Elters rücken, während die *maculata*-ähnlichen die Übergangszone gegen den trockeneren *maculata*-Bereich besetzen. Ähnliche Verhältnisse zeigen auch andere Bastardkombinationen zwischen *Dactylorhiza*-Sippen mit deutlich unterschiedlichen ökologischen Ansprüchen. Es scheint also doch in diesen Fällen eine Koppelung von phänotypischen Merkmalen und physiologischen Eigenschaften vorzuliegen.

Einige der *$\times$ jenensis*-Pflanzen wiesen eine leichte Introgression von seiten der *D. incarnata* auf, die sich vorzugsweise in der reduzierten Fleckung der Blätter und in leicht kapuzenartigen Blattspitzen äußerte. Der beschriebene feuchte Hang wies keine *D. incarnata* auf, doch einige Pflanzen standen am etwas entfernten Teichufer.

POPULATION SCHWARZSEE

Lage: am Schwarzsee bei Kitzbühel

Biotopcharakter: Schwingrasen mit *Valeriana dieuca*, *Menyanthes trifoliata*, *Sphagnum* sp., *Trichophorum alpinum*, *Andromeda polifolia*, *Oxycoccus microcarpus*, *Comarum palustre* . . . Biotopbegrenzung: Schilfgürtel, Wald, Kulturwiese.

Dactylorhiza-Pflanzen, gezählt 1972

<i>D. majalis</i> ssp. <i>majalis</i>	23
<i>D. traunsteineri</i> s.str.	5
<i>D. maculata</i> s.l.	1
<i>D. incarnata</i> × <i>D. traunsteineri</i>	467
<i>D. majalis</i> × <i>D. traunsteineri</i>	4
<i>D. incarnata</i> × <i>D. majalis</i> × <i>D. traunsteineri</i>	2

D. incarnata (L.) SOÓ ssp. *incarnata* × *D. traunsteineri* (SAUT.) SOÓ s.str.

D. × thellungiana (BR. BL.) SOÓ Abbildungen 30 bis 34

Allgemeines siehe unter *D. × thellungiana* der Population Wörgl. Die Population Schwarzsee wird von *D. × thellungiana* geradezu geprägt; überall leuchten die

D. incarnata ssp. *incarnata* × *D. traunsteineri* = *D. × thellungiana* Abbildungen 30 bis 34

Abb. 30: Wuchs intermediär (= zierlicher als *D. incarnata* und kräftiger als *D. traunsteineri*). Blätter in der Form stark *traunsteineri*-ähnlich, jedoch ungefleckt (*D. incarnata*). Stengel zart und in der oberen Hälfte purpurn überlaufen. Infloreszenz wenigerblütig (*D. traunsteineri*) als bei *D. incarnata*. Blüten groß (*D. traunsteineri*). Farbe kräftig rosarot (intermediär). Lippe schwach (*D. incarnata*) 3-gelappt, große Seiten- und kleiner, aber deutlicher Mittellappen (*D. traunsteineri*); an der Lippenbasis schmal, unten breiter (*D. incarnata*); Zeichnung hebt sich deutlich ab, Striche und Schleifen (beide Eltern), ausgedehnt (*D. traunsteineri*).

Abb. 31: Wuchs intermediär. Blätter lang, Tendenz aufrecht zu stehen, ungefleckt, oberstes Andeutung der kapuzenartigen Spitze, aber zierlicher (*D. traunsteineri*) als bei *D. incarnata*. Stengel: die obere Hälfte leicht purpurn überlaufen (*D. traunsteineri*). Blüten groß (*D. traunsteineri*), kräftig rosarot (intermediär). Lippe gebreitet, schwach (*D. incarnata*) 3-gelappt; großer Seiten- und kleiner, aber deutlicher Mittellappen (*D. traunsteineri*). Zeichnung mit deutlicher *incarnata*-Begrenzung, jedoch etwas breiter verlaufend.

Abb. 32: Wuchs grazil wie *D. traunsteineri*, jedoch höher durch *D. incarnata*. Blätter *traunsteineri*-ähnlich, doch aufrechter, nur schwach gefleckt und Spitzen schwach kapuzenähnlich (*D. incarnata*). Blüten groß (*D. traunsteineri*), gebreitet, rosarot ($\pm$ intermediär), schwach (*D. incarnata*) 3-gelappt, große Seiten- und kleiner, aber deutlicher Mittellappen (*D. traunsteineri*). Etwas breitgezogene *incarnata*-Zeichnung.

Abb. 33: Wuchs durch *D. incarnata* wesentlich kräftiger als bei *D. traunsteineri*. Stengel kräftiger (*D. incarnata*), aber obere Hälfte purpurn überlaufen (*D. traunsteineri*). Blätter durch *D. traunsteineri* kürzer als bei *D. incarnata*, jedoch aufrechter stehend, ungefleckt, schwach kapuzenähnliche Spitzen (*D. incarnata*). Blüten groß (*D. traunsteineri*), in der Färbung starke aufhellende Wirkung durch *D. incarnata*. Lippe gebreitet, schwach! (*D. incarnata*) 3-gelappt; begrenzte, wenn auch verbreiterte *incarnata*-Zeichnung, mitunter über die Begrenzung hinausreichend.



30

32



31

33





kräftig rosarot gefärbten Infloreszenzen ihrer Pflanzen aus dem Grün. Sie stehen in kleineren und größeren lockeren Gruppen beisammen; ab und zu ist auch an ihnen verstärkte vegetative Vermehrung zu beobachten.

Ihre Hochblütezeit ist hier um das Juniende. Um diese Zeit ist *D. majalis*, die ausschließlich eine recht trockene Randzone besetzt, ganz abgeblüht. *D. traunsteineri* s.str. tritt in dieser Population nur sehr selten auf, sie steht um diese Zeit am Ende ihrer Blütezeit. *D. incarnata*, die hier dann in erster Blüte stehen müßte, wurde von uns nicht angetroffen.

Bereits im Wuchs zeigt sich die Bastardnatur der *D. × thellungiana*. Die Pflanzen sind hier 20 bis 25 (bis 35) cm hoch, also wesentlich gestreckter als *D. traunsteineri*, und zierlich. Die 2 bis 3 (bis 4) hellgrünen, langen und schmalen, stark gekielten Blätter laufen spitz aus, weisen mitunter schwach kapuzenähnlich zusammengezogene Blattspitzen auf und sind nur äußerst selten schwach bis angedeutet gefleckt. Die hellgrüne Färbung und die kapuzenähnlichen Spitzen verweisen auf den *incarnata*-Einfluß, ebenso ihre Länge und die Tendenz, aufrecht zu stehen. Der Stengel ist unten hellgrün (*D. incarnata*), nach $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{2}$ seiner Länge wird er $\pm$ stark purpurn überlaufen (*D. traunsteineri*). In dieser Übergangszone setzt häufig das oberste, sehr viel kürzere und schmalere, stark zugespitzte Blatt an, das purpurn gerandet oder $\pm$ purpurn überlaufen ist. Die Infloreszenz ist im allgemeinen reicherblütig als bei *D. traunsteineri*, weist aber doch wesentlich weniger Blüten auf, als es allgemein bei *D. incarnata* üblich ist. Die Blüten sind groß (*D. traunsteineri*) und ihre Farbe liegt zwischen der kräftigen *traunsteineri*-Färbung und der hellen der *D. incarnata*. Durch die Mischung kommt hier ein sehr auffälliger „leuchtender“ kräftiger Rosaton zustande, der recht einheitlich ist. Die Lippen sind wohl schwach 3-lappig (beide Eltern), doch die Seitenlappen sind recht groß und breit und der Mittellappen ist klein (beide Eltern) und spitz; er wirkt fast wie ein Anhängsel einer ganzrandigen Lippe. Manche Lippen sind ein wenig zurückgeschlagen, andere nahezu gebreitet. Die Zeichnung ist deutlich (durch die hellere Blütenfarbe), kräftig gefärbt (beide Eltern) und besteht aus Flecken und Schleifen (beide Eltern). Der dicke Sporn (*D. incarnata*) ist am Ende verjüngt, $\pm$ so lang wie die Lippe und steht waagrecht bis nach unten geneigt.

Abb. 34: Rechte Pflanze: Durch *D. traunsteineri* kleiner wüchsig wie *D. incarnata*, jedoch sehr *incarnata*-ähnliche Blätter (lang und schmal, aufrecht, ungefleckt, kapuzenähnliche Spitzen). Stengel kräftiger als *D. traunsteineri*, jedoch im oberen Teil purpurn überlaufen. Blüten groß (*D. traunsteineri*), Färbung intermediär kräftig rosarot wie fast alle Pflanzen dieses Bastard-schwarmes. Lippe gebreitet, schwach 3-gelappt (*D. traunsteineri*), große Seiten- und kleiner, aber deutlicher Mittellappen (*D. traunsteineri*). In die Breite gezogene *incarnata*-Zeichnung. Linke Pflanze: Wuchs intermediär. *Traunsteineri*-ähnliche Blätter, jedoch durch *D. incarnata* ungefleckt, Tendenz zum Aufrechtstehen und schwach kapuzenähnliche Spitzen. Stengel in der oberen Hälfte nur schwach purpurn (*D. traunsteineri*) überlaufen. Blüten groß (*D. traunsteineri*), in der Färbung dominiert hier die helle Färbung der *D. incarnata* (einzige Pflanze dieser Population), nur in der Lippe setzt sich *D. traunsteineri* in den Randzonen mit einer kräftigen Tönung etwas durch. Schwach (*D. incarnata*) 3-gelappt, ein wenig gefaltet. In der Zeichnung zeigt sich neben der umrandeten *incarnata*-Zeichnung durch *D. traunsteineri* Strichelung bis in die Lippen-Randzonen.

D. × thellungiana tritt hier als großer, recht einheitlicher $\pm$ intermediärer Bastardschwarm auf, der natürlich infolge seiner Abstammung von zwei doch recht differenten Sippen in gewissen Grenzen etwas variiert, vor allem im jeweiligen Grad der angeführten Merkmalsausbildung.

D. majalis (RCHB.) HUNT et SUMMERH. ssp. *majalis* $\times$

D. traunsteineri (SAUT.) SOÓ

D. × dufftiana (M. SCHULZE) SOÓ

Die Pflanzen dieser Population gleichen jenen von Wörgl. Zur Zeit der Hochblüte von *D. incarnata* $\times$ *D. traunsteineri*, während der *D. majalis* abgeblüht ist, weisen sie eben noch gut erkennbare Blüten auf. Auch sie stehen demnach bezüglich der Blütezeit zwischen den Eltern.

D. incarnata (L.) SOÓ ssp. *incarnata* $\times$

D. majalis (RCHB.) HUNT et SUMMERH. ssp. *majalis* $\times$

D. traunsteineri (SAUT.) SOÓ s.str.

Siehe auch die Ausführungen unter „Population Wörgl“. In der Population Schwarzsee tritt, anders als in der Population Wörgl, der Bastard *D. incarnata* $\times$ *D. traunsteineri* in der absoluten Überzahl auf. Der Tripelbastard *D. incarnata* $\times$ *D. majalis* $\times$ *D. traunsteineri* ist vermutlich hier dadurch entstanden, daß in die Kombination *D. incarnata* $\times$ *D. traunsteineri* die *D. majalis* eingekreuzt hat. (Die beiden Pflanzen standen an der Grenze zum trockeneren *majalis*-Bereich.) Die Formel müßte in diesen Fällen demnach mit ziemlich großer Sicherheit lauten: (*D. incarnata* $\times$ *D. traunsteineri*) $\times$ *D. majalis*. Wir haben die beiden Pflanzen bisher nur in einem Jahr beobachtet; sie wiesen gegenüber den Pflanzen der gleichen Kombination von Wörgl deutlich einen stärkeren *traunsteineri*-Einfluß auf.

ZUSAMMENFASSUNG

Bei zahlreichen *Dactylorhiza*-Populationen fällt ein großer Formenreichtum auf. Bei den untersuchten Tiroler und weiteren Populationen entsteht er offensichtlich dadurch, daß nicht nur einige, in engen Grenzen variiierende Arten bzw. Unterarten auf engem Raume nebeneinanderstehen, sondern daß auch zwischen ihnen ein Gen-Austausch stattfindet, sie also hybridisieren. Diese Tatsache wird durch die Standorte, die verschiedene ökologische Nischen aufweisen, gefördert. Dadurch können sich ökologisch getrennte Sippen begegnen und entsprechende Hybriden festigen und ausbreiten. Fördernd ist ebenso die Bestäubung durch offenbar nicht streng artgebundene Insekten und die fehlende Sterilitätsbarriere. Bei manchen Hybriden ist verstärkte vegetative Vermehrung zu beobachten. In einer der untersuchten Populationen treten die Hybriden *D. incarnata* $\times$ *D. majalis* in überwiegender

Mehrzahl und in großer Variabilität auf. Eine weitere besteht größtenteils aus einem sehr einheitlichen Bastardschwarm der Kombination *D. incarnata* × *D. traunsteineri*.

Herrn Prof. Dr. F. Ehrendorfer danken wir herzlich für klärende Gespräche und kritische Hinweise. Auch Herrn Hegendorf (Lüdenscheid, BRD), der uns persönlich die Standorte um den Lauchteich zeigte, möchten wir hiermit unseren Dank aussprechen.

Literatur

- ¹ Danesch, O. und E.: Orchideen Europas, Ophrys-Hybriden; Hallwag Verlag (Bern und Stuttgart) 1972
- ² Groll, M.: Fruchtsatz, Bestäubung und Merkmalanalyse bei diploiden und polyploiden Sippen von *Dactylorhiza* (*Orchis*) *maculata* und *Gymnadenia conopsea*; Österr. Bot. Zeitschr. 112, 5, 1965
- ³ Heslop-Harrison, J.: Genetic System and Ecological Habit as Factors in *Dactylorhiza* Variation; Jahresb. d. Nat. Ver. in Wuppertal, 12/22, 20–27, 1968
- ⁴ Reinhard, H. R.: Übersicht über die Bastarde schweizerischer Orchideen mit Berücksichtigung der möglichen Kombinationen; Ber. d. Schweiz. Bot. Ges., Bd. 77, 103–127, 1967
- ⁵ Sauter, R.: *Orchis traunsteineri* Sauter; Flora d. allg. bot. Zeitung, Beiblätter 20.1:36, 1837
- ⁶ Senghas, K.: Taxonomische Übersicht der Gattung *Dactylorhiza* Necker ex Nevski; Jahresber. d. Nat. Ver. in Wuppertal, 21/22, 32–67, 1968
- ⁷ Senghas, K.: Bestimmungsschlüssel der mitteleuropäischen *Dactylorhiza*-Sippen; Jahresb. d. Nat. Ver. in Wuppertal, 21/22, 123–126, 1968
- ⁸ Vermeulen, P.: *Dactylorhiza maculata* und ihre Formen; Jahresb. d. Nat. Ver. in Wuppertal, 21/22, 68–76, 1968

Anschrift der Verfasser:

Othmar und Edeltraud Danesch, A-6134 Vomp, Vomperberg 3

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Veröffentlichungen des Tiroler Landesmuseums Ferdinandeum](#)

Jahr/Year: 1973

Band/Volume: [53](#)

Autor(en)/Author(s): Danesch Edeltraud und Othmar

Artikel/Article: [Über die Hybridisierung einiger Dactylorhiza-Sippen in Tirol. 95-124](#)