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

SAUTERIA 1 1986 233 - 237

ZUR BEURTEILUNG DES FORMENSCHWARMES UM *DACTYLORHIZA TRAUNSTEINERI* (SAUT. ex RCHB.) SOÓ IN DEN OSTALPEN IN MORPHOLOGISCHER UND EVOLUTIONSDYNAMISCHER HINSICHT

Review on morphological and evolutionary dynamics of *Dactylorhiza traunsteineri* (SAUT. ex RCHB.) SOÓ-forms in the Eastern Alps

von
ENGLMAIER, Peter

Keywords: *Dactylorhiza traunsteineri*, *Dactylorhiza majalis*, Hybridisierung, morphologische Kriterien, Evolutionsdynamik
Dactylorhiza traunsteineri, *Dactylorhiza majalis*, hybridisation, morphological criteria, evolutionary dynamics

Zusammenfassung: *Dactylorhiza traunsteineri* ist aus dem Alpenraum als sehr formenreich bekannt. Die Ursache hiefür sind Hybridisierungsvorgänge, vorwiegend mit *D. majalis*. Die Ausgangssippen *D. traunsteineri*, *D. majalis*, *D. incarnata* und *D. maculata)* werden anhand morphologischer Merkmale charakterisiert und ihr Einfluß in Hybriden und hybridogenen Formenschwärmen dargestellt. Die evolutionäre Dynamik der behandelten Arten und die Rolle der Hybridpopulationen bei der Sippenentstehung werden diskutiert. Weiters wird das ökologische Verhalten von *D. traunsteineri* und der hybridogenen Population kurz behandelt.

Einleitung

Die auffällige, schlanke und schmalblättrige *Dactylorhiza*-Sippe feuchter und mineralstoffärmerer Niedermoore wurde schon von SAUTER (ex RCHB. 1830) als eigene Art, *"Orchis traunsteineri"* erkannt. Die 1837 veröffentlichte Charakterisierung beruht auf der Kenntnis der (damals noch sehr reichen) Populationen am Kitzbühler Schwarzsee (Typuslokalität) und im Zeller Moos sowie einiger Vorkommen im Bregenzer Wald. Die diagnostischen Kriterien waren vor allem die schmallanzettlichen Laubblätter und die relativ große, dunkle, 3-spaltige Lippe mit zurückgeschlagenen Seitenlappen. Gute Beschreibungen finden sich bei VERMEULEN (1947) und SENGHAS (1968).

Die zunächst nur aus dem Alpenraum bekannte Sippe wurde als sehr formenreich erkannt und war daher Gegenstand heftiger Diskussion. Bemerkenswert ist der Ansatz KLINGES (1899), der die zahlreichen Varietäten in "polyphyletische" Formen (Hybriden) und "homophyletische" Formen (Merkmalskombinationen innerhalb der Sippenvariabilität) auftrennt. FUCHS & ZIEGENSPECK (1924) bestreiten

© Verlag Alexander Just: Dorfbeuern - Salzburg - Brüssel; download unter www.biologiezentrum.at
schließlich den Artrang mit dem Argument, *"Orchis traunsteineri"* bestünde aus sehr variablen, bastardbürtigen Formenschwärmen.

In Großbritannien wurden schließlich ähnliche *Dactylorhiza*-Populationen entdeckt (PUGSLEY 1936) und als *"Orchis traunsteinerioides"* bezeichnet (PUGSLEY 1940). HESLOP-HARRISON (1953a) erhärtete die Zugehörigkeit zu *"Orchis traunsteineri"* trotz einiger morphologischer Abweichungen und stellte eine tetraploide Chromosomenzahl (2n = 80) fest, die mit Befunden VERMEULENS (1947), unter anderem an Material der Typuslokalität übereinstimmt. Die Art wurde in der Folge auch in Skandinavien nachgewiesen und die tetraploide Chromosomenzahl bestätigt.

Die nordischen Populationen sind viel reicher als die alpinen und das Erscheinungsbild der Sippe ist hier etwas einheitlicher (vgl. die biometrischen Auswertungen bei HESLOP-HARRISON 1953a und HOLMEN & KAAD 1956), sodaß die Auffassung von FUCHS & ZIEGENSPECK (1924), denen die Kenntnis dieser Vorkommen fehlte, nicht mehr aufrechterhalten werden kann. *Dactylorhiza traunsteineri* ist somit, ähnlich wie *D. cruenta*, eine Art von europäisch-boreomontanem Arealtyp.

Die Erkenntnisse der Evolutionsdynamik (vgl. EHRENDORFER 1980) zeigen nun die Formenvielfalt der *D. traunsteineri* in einem neuen Licht: Durch Hybridisierungsprozesse wird demnach ein ständiger Genfluß zwischen nahe verwandten Sippen aufrechterhalten. Begünstigend wirken das Zurücktreten der Sterilitätsbarrieren und das Vorliegen gleicher Chromosomenzahlen (so sind Kreuzungen zwischen tetra- und diploiden Elternsippen zu triploiden F_1- Hybriden eher die Ausnahme). Es bildet sich zunächst ein breites Übergangsfeld zwischen den beteiligten Arten, aus dem die konkurrenzkräftigsten Kombinationen gefördert werden, sich konsolidieren und schließlich eine neue, hybridogene Sippe bilden können.

Morphologie

1. Merkmalscharakteristik von *D. traunsteineri* und den möglichen Kreuzungspartnern:

Im Alpenraum kommen als Kreuzungspartner fast ausschließlich *D. majalis*, *D. incarnata* und *D. maculata* in Frage. Da die Diskussion einer Hybridisierung ohne Kenntnis der dabei beeinflußten morphologischen Kriterien nicht möglich ist, sollen diese den weiteren Ausführungen vorangestellt werden:

D. traunsteineri (2n = 80)
Stengel: dünn, 2-5mm Durchmesser, im oberen Teil hohl.
Laubblätter: 2-4, schmallanzettlich (etwa 10 mal so lang wie breit), spitz, am Grund am breitesten, deutlich gekielt, leicht abstehend, ungefleckt oder selten an der Spitze fein gepunktet. Das obere erreicht meist den Blütenstand.
Blütenstand: schmal, lockerblütig mit 5-10 (-15) Blüten.
Lippe: bis 10mm lang, dunkel purpurn, 3-zipfelig mit verlängertem Mittellappen, Seitenlappen leicht zurückgeschlagen. Einfache Schleifenzeichnung, oft mit Punkten.

D. majalis (2n = 80)
Stengel: kräftig, 5-10mm Durchmesser, mit weiter Markhöhle
Laubblätter: 4-6, länglich-eiförmig (etwa 3-4x so lang wie breit), kurz zugespitzt, in der Mitte am breitesten, flach, abstehend, kräftig gefleckt. Das oberste ragt nicht in den Blütenstand.

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

Blütenstand: dicht, meist reichblütig mit 10-30 Blüten.
Lippe: bis 12mm lang, purpurn, 3-zipfelig mit undeutlich verlängertem Mittellappen. Seitenlappen zurückgeschlagen. Zeichnung variabel mit meist einer Schleife.

D. incarnata (2n = 40)
Stengel: kräftig, 4-10mm Durchmesser, mit weiter Markhöhle
Laubblätter: 5-7, lanzettlich (4-6 mal so lang wie breit), spitz, am Grund am breitesten, gekielt, an der Spitze zusammengezogen, am Stengel anliegend, ungefleckt. Die obersten ragen in den Blütenstand.
Blütenstand: dicht-reichblütig mit 10-40 Blüten.
Lippe: klein, bis 7mm lang, fleischfarben, meist ganzrandig- spitz, flach, einfaches Schleifenmal.

D. maculata (2n = 80, 40. Die Niedermoorformen sind überwiegend tetraploid, vgl. GROLL 1965).
Stengel: dünn, 3-6mm Durchmesser, markerfüllt.
Laubblätter: 5-8, nach oben in die Hochblätter übergehend, lanzettlich (4-6 mal so lang wie breit), unterstes stumpf, obere spitz, in der Mitte am breitesten, flach, abstehend, meist kräftig gefleckt.
Blütenstand: dicht mit 10-30 Blüten.
Lippe: bis 10mm lang, dunkelrosa, fast ganzrandig bis seicht 3-lappig, flach, meist reiches Doppelschleifenmal.

2. Abgrenzbarkeit der hybridogenen Populationen:

Zwischen *D. traunsteineri* und *D. maculata* sind mehrfach Primärbastarde und kleinere Hybridpopulationen bekannt geworden (HOLMEN & KAAD 1956, DANESCH 1973, vgl. auch HESLOP-HARRISON 1968). Für *D. traunsteineri* typisch sind der schlanke Wuchs, die gekielten Blätter und der lockere Blütenstand, für *D. maculata* die Blattfleckung, der völlig markerfüllte Stengel, der nahtlose Übergang zwischen Laub- und Hochblättern und die reiche Doppelschleifenzeichnung der Lippe.

Das Auftreten triploider Bastarde zwischen *D. traunsteineri* und *D. incarnata* wird bereits von HESLOP-HARRISON (1953b) genannt und auch von HOLMEN & KAAD (1956) nachgewiesen. Sie sind durch schlanken Wuchs, Armblütigkeit und dunkle Blütenfarbe (von *D. traunsteineri*) sowie durch den völlig hohlen Stengel, steif aufrechte, ungefleckte, in den Blütenstand hineinragende Blätter und eine kleinere Lippe (von *D. incarnata*) gekennzeichnet. Da ihre Fertilität äußerst gering ist (max. 4% nach HESLOP-HARRISON 1953c und GROLL 1965), unterbleibt die Ausbildung von Hybridpopulationen. Durch Rückkreuzungen ist in sehr seltenen Fällen ein Genaustausch zwischen den beiden Arten möglich (vgl. HESLOP-HARRISON 1959). Die von DANESCH (1973) der genannten Kombination zugeordneten Exemplare sind bis auf wenige Ausnahmen zu *D. traunsteineri* zu stellen. Das Vorliegen triploider Bastarde wurde in keinem Fall zytologisch bestätigt.

Auf tetraploidem Niveau ist eine fast unbeschränkte Hybridisierung im Alpenraum nur mit *D. majalis* möglich. Der *D. traunsteineri*-Einfluß manifestiert sich in solchen Kombinationen vor allem durch den schlanken Wuchs, die schmalen, gekielten, aufrecht-abstehenden Blätter und den lockeren Blütenstand. *D. majalis*-Merkmale sind im durchwegs hohlen Stengel, der deutlichen Blattfleckung und den scharf zurückgeschlagenen Seitenlappen der Lippe zu finden. Derartige Hybridpopulationen waren schon KLINGE (1899) bekannt, der sie als var. *mielichhoferi* bezeichnet hat. Über die Salzburger Vorkommen vgl. ABEL (1900).

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

Eine Deutung dieser Hybridschwärme als Jugendstadien, wie FUCHS & ZIEGENSPECK (1924) versuchen, muß jedoch verworfen werden: Erstmals blühende *D. majalis*-Jungpflanzen zeigen flache, breitere, nur kurz zugespitzte und abstehende, niemals aber gekielte, schmale und steif aufrechte Blätter. Außerdem ist ihr Blütenstand meist kurz-gedrungen (nicht locker-gestreckt). Die Lippe zeigt auch niemals einen deutlich verlängerten Mittellappen.

Diskussion

1. Zur Entwicklung und Dynamik der hybridogenen Formenschwärme.

Jede Hybridisierung ist bekanntermaßen mit einem gewissen Fertilitätsverlust verbunden. Während reine *Dactylorhiza*-Arten zu etwa 90% fertil sind (HESLOP-HARRISON 1953a an *D. traunsteineri*, ähnlich hoch auch an *D. fuchsii*), weisen FUCHS & ZIEGENSPECK (1924) an *D. traunsteineri*-Populationen im Alpenraum nur etwa 40% Fertilität nach, somit ein sicherer Hinweis auf Hybridisierungsvorgänge. Dies ist wenig verwunderlich, da die heimischen Bestände recht individuenarm und kleinräumig sind. Somit kann eine hybridogene Population wesentlich schneller entstehen als in den ausgedehnten, individuenreichen nordischen Vorkommen, wo dies durch ständige Rückkreuzung mit den Eltern verhindert wird. Aufgrund der einheitlichen Chromosomenzahl von 2n = 80 muß homoploide Hybridisierung angenommen werden, als Kreuzungspartner hiefür kommt nur *D. majalis* in Frage. Sind die Eltern konkurrenzschwach, so können sie langsam zurückgedrängt und assimiliert werden, ein Vorgang, der sich bei *D. traunsteineri* abzuzeichnen beginnt. Letztendlich werden deren charakteristische Merkmale nur noch in einer hybridogenen Sippe feststellbar sein.

Ansätze einer Parallelentwicklung sind in Großbritannien festzustellen: Kreuzungen von *D. traunsteineri* mit der ebenfalls tetraploiden *D. praetermissa* verlaufen nach HESLOP- HARRISON (1953a) ohne wesentliche Fertilitätseinbußen und können daher Hybridschwärme bilden. Eine hybridogene Entstehung von *D. sphagnicola* (HÖPPN.) SOÓ unter Beteiligung von *D. traunsteineri* ist ebenfalls in Betracht zu ziehen.

2. Aspekte zur Ökologie und Verbreitung von *D. traunsteineri* und ihrer Hybriden

Gegenüber den geschlossenen nordischen Vorkommen tritt *D. traunsteineri* in den Ostalpen als Glazialrelikt in kleineren Populationen auf, die punktuell vom Bregenzer Wald bis in die Niederen Tauern reichen. Die konkurrenzschwache Art ist auf stark durchfeuchtete, nährstoffärmere Niedermoore beschränkt und tritt dort meist gemeinsam mit *D. majalis* und *D. incarnata* auf, die beide aber viel weiter verbreitet sind und ihr Optimum vor allem in kalkreichen Quell- und Niedermooren haben.

Die Hybridpopulationen, die immer gemeinsam mit *D. traunsteineri* zu finden sind, ähneln in ihrem ökologischen Verhalten eher *D. majalis*, obwohl stark durchfeuchtete Biotope bevorzugt werden. Auffällig ist auch das mehrfache Vorkommen hybridogener Populationen, z.B. im oberösterreichischen Almtal oder im Gurktal oberhalb Ebene Reichenau, wo *D. traunsteineri* fehlt und auch früher nicht bekannt war. Aus der stenotopen und im Alpenraum vom Aussterben bedrohten

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

D. traunsteineri könnte sich so durch den hybridogenen Einfluß der vitaleren *D. majalis* eine kräftigere, ausbreitungs- und konkurrenzstärkere Sippe der stark durchnäßten Niedermoore zu differenzieren beginnen.

Literatur

ABEL, O., 1900: Mittheilungen über Studien an Orchis angustifolia RCHBCH. (O. Traunsteineri SAUT.) von Zell am See in Salzburg und über einige andere Orchideen aus dem Pinzgau. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 50: 57-58.

DANESCH, O. & E., 1973: Über die Hybridisierung einiger Dactylorhiza-Sippen in Tirol. Veröff. Mus. Ferdinandeum 53: 95-124.

EHRENDORFER, F., 1980: Hybridisierung, Polyploidie und Evolution bei europäisch-mediterranen Orchideen. Jber. Naturwiss. Ver. Wuppertal 33: 15-34.

ENGLMAIER, P., 1984: Bestimmungstabellen der mittel- und südeuropäischen Orchideen. Abh. Zool. Bot. Ges. Österreich 22: 83-153.

FUCHS, A., 1917: Orchis Traunsteineri SAUT. Monographie I. Ber. Naturwiss. Ver. Schwaben u. Neuburg 42: 7-174.

FUCHS, A. & ZIEGENSPECK, H., 1924: Orchis Traunsteineri SAUT. Monographie II. Ber. Naturwiss. Ver. Schwaben u. Neuburg 43: 1-118.

GROLL, M., 1968: Fruchtansatz, Bestäubung und Merkmalsanalyse bei diploiden und polyploiden Sippen von Dactylorchis (Orchis) maculata und Gymnadenia conopea. Öst. Bot. Z. 112: 657-700.

HESLOP-HARRISON, J., 1953a: Studies in Orchis L. II. Orchis traunsteineri SAUT. in the British Isles. Watsonia 2: 371-391.

- 1953b: A Synopsis of the Dactylorchids of the British Isles. Ber. Geobot. Inst. Rübel für 1953: 53-82.

- 1953c: Microsporogenesis in some Triploid Dactylorchid Hybrids. Ann. Bot. 17/68: 539-549.

- 1957: Apomictic Potentialities in Dactylorchis. Proc. Linn. Soc. London 170: 174-178.

- 1968: Genetic System and Ecological Habit as Factors in Dactylorchid Variation. Jber. Naturwiss. Ver. Wuppertal 21/22: 20-31.

HOLMEN, K. & KAAD, P., 1956: Über Dactylorchis traunsteineri auf der Insel Läsö. Bot. Tidsskr. 53: 35-48.

KLINGE, J., 1899: Die homo- und polyphyletischen Formenkreise der Dactylorchis-Arten. Acta Hort. Petropolit. 17: 69-145.

PUGSLEY, H. W., 1936: New British Marsh Orchids. Proc. Linn. Soc. 148, 121-125.

- 1940: Further notes on British dactylorchids. J. Bot. 78: 177-181.

REICHENBACH, H. G. L., 1830: Flora Germanica Excursoria. Leipzig.

SAUTER, R., 1837: Orchis traunsteineri SAUTER. Flora d. allg. bot. Z. 20: Beibl. 3: 36.

SENGHAS, K., 1968: Taxonomische Übersicht der Gattung Dactylorhiza NECKER ex NEVSKI. Jber. Naturwiss. Ver. Wuppertal 21/22: 32-67.

VERMEULEN, P., 1947: Studies on Dactylorchids. Diss. Utrecht.

Anschrift des Verfassers:
Dr. Peter Englmaier
Institut für Pflanzenphysiologie
der Universität Wien
A-1090 Wien, Althanstr. 14

Außerhalb der Tagung eingelangt Juni 1985

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1986

Band/Volume: 1

Autor(en)/Author(s): Englmaier Peter

Artikel/Article: Zur Beurteilung des Formenschwarmes um Dactylorhiza traunsteinerii (SAUT- ex RCHB.) SOÓ in den Ostalpen in morphologischer und evolutionsdynamischer Hinsicht 233-237