Jour. Eur. Orch.
38 (1): 3 – 28. 2006.

Jean Claessens & Jacques Kleynen

Anmerkungen zur Hybridbildung bei *Platanthera bifolia* und *P. chlorantha*

Keywords
Orchidaceae; *Platanthera bifolia*, *P. chlorantha*, *P.* ×*hybrida*, hybridisation.

Summary
Claessens, J. & J. Kleynen (2006): Notes on the hybridisation of *Platanthera bifolia* and *P. chlorantha*.- Jour. Eur. Orch. 38 (1): 3-28.
P. bifolia and *P. chlorantha* grow sympatrically in many areas in Europe, but yet they are able to maintain species boundaries. Various isolating mechanisms (ecological, phenological, mechanical and ethological) are discussed. Hybrids are rare, and are mostly found among the parents. But in two nature reserves in the south of Holland grow several thousands of plants of the hybrid *P. bifolia* × *P. chlorantha*. After discussing the distinguishing features of the parents, the results of the measurements of several characteristics of the hybrids that were made in the nature reserves Wrakelberg and Wylre-akkers, are presented and analysed. Measurements revealed that in both areas only the hybrids grow. To identify the hybrid, the following characteristics are important: distance between the viscidia, length of the caudicles, spur length and shape of the stigma. Surprisingly the spur of the hybrids proved to be longer than that of both parents. This allows pollen import of both parents, which might explain the great vigour of both hybrid populations. Further investigations on pollinator and the relation between pollinator and hybrid are needed.

Zusammenfassung
Claessens, J. & J. Kleynen (2006): Anmerkungen zur Hybridbildung bei *Platanthera bifolia* und *P. chlorantha*.- Jour. Eur. Orch. 38 (1): 3-28.
Platanthera bifolia und *P. chlorantha* kommen in vielen europäischen Gebieten sympatrisch vor, können aber dennoch ihre Artgrenzen durch

verschiedene Isolationsmechanismen (ökologische, phänologische, mechanische und ethologische) beibehalten. Hybriden sind selten und werden in den meisten Fällen als Einzelexemplare inmitten der Eltern gefunden. In dieser Studie werden zwei Naturschutzgebiete in Süd-Limburg (Niederlande) mit Massenvorkommen (mehrere tausend Exemplare) der Hybride *P. bifolia* × *P. chlorantha* vorgestellt.
Die Merkmale der Eltern werden besprochen, wonach die Resultate der Vermessungen der Hybriden von den Naturschutzgebieten Wrakelberg und Wylre-akkers präsentiert und analysiert werden.
Es stellte sich heraus, dass in diesen zwei Gebieten nur Hybriden wachsen. Die Hybriden sind eindeutig zu erkennen; vor allem die Distanz zwischen den Klebscheibchen, Länge der Pollenstielchen, Spornlänge und Form der Narbe erweisen sich als gute Hilfsmittel zur Bestimmung der Hybriden. Auffallend ist, dass in Süd-Limburg die Hybriden einen Sporn haben, der länger ist als derjenige der beiden Eltern. Dadurch ist Pollenimport von beiden Eltern möglich. Dies könnte eine mögliche Erklärung für die große Vitalität beider Hybridvorkommen sein. Weitere Untersuchungen nach Bestäuber und Beziehung zwischen Bestäuber und Hybride sind notwendig.

* * *

1. Einleitung

Obwohl *Platanthera bifolia* und *P. chlorantha* in vielen Gebieten Europas gemeinsam vorkommen, sind Hybriden zwischen beiden Arten doch eher selten. Wenn sie gefunden werden, ist das fast immer inmitten der beiden Eltern. Merkwürdigerweise gibt es in Süd-Limburg (Niederlande) zwei Massenvorkommen dieser eigentlich seltenen Hybriden, wo zudem keine Elternpflanzen vorhanden sind. Die Bestimmung von Hybriden zwischen *Platanthera bifolia* und *P. chlorantha* bereitet oft Schwierigkeiten. Deshalb werden zuerst die Merkmale beider Eltern besprochen. *P. bifolia* und *P. chlorantha* unterscheiden sich vor allem im Blütenbereich, wobei insbesondere der Bau des Säulchens besonders hilfreich bei der Identifizierung sein kann. Als nächstes werden kurz die beiden oben genannten Naturschutzgebiete vorgestellt. Die Vermessungen der Hybriden als auch der Eltern zeigten, dass es einige deutliche Unterschiede gibt, die eine Identifikation der Hybriden ermöglichen. Ziel dieser Studie ist es, die Unterscheidungsmerkmale des Hybriden *P. bifolia* × *chlorantha* zu verdeutlichen und zu untersuchen, ob in beiden genannten Naturschutzgebieten tatsächlich nur Hybriden vorkommen. Auch werden mögliche Ursachen für das ungewöhnliche isolierte Vorkommen der Hybriden in Süd-Limburg diskutiert.

2. Merkmale von *Platanthera chlorantha* und *P. bifolia*

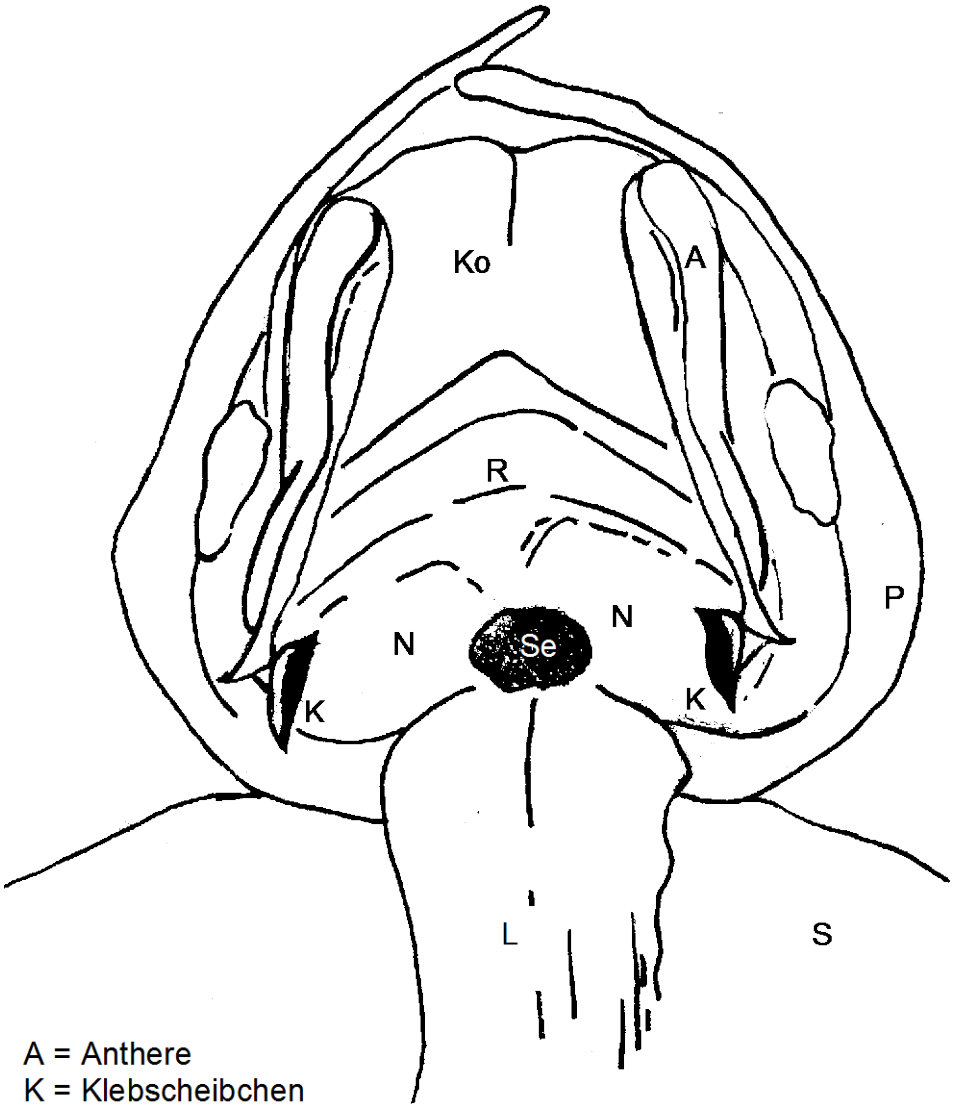
Platanthera bifolia und *P. chlorantha* sind zwei *Platanthera*-Arten, die in weiten Teilen Europas vorkommen und deren Areale sich zu einem großen Teil decken (AHO THÜRINGEN 1997). In der Literatur finden sich viele ausführliche Beschreibungen von *Platanthera bifolia* und *P. chlorantha*, z.B. GODFERY 1933, SUMMERHAYES 1951, VERMEULEN 1958, BAUMANN & KÜNKELE 1982, BUTTLER 1986, DELFORGE 1994, KÜNKELE & BAUMANN 1998, VÖTH 1999. Tabelle 1 zeigt eine Auflistung der wichtigsten Merkmale.

	Platanthera bifolia	***Platanthera chlorantha***
Höhe	23 - 50 cm	30 - 52 cm
Blütenstand	5 - 17 cm	10 - 25 cm
Blüten	weiß bis leicht gelblich	grünlich weiß
Mittleres Sepalum	schmal herzförmig	breit herzförmig
Petalen	aufrecht, am Ende zugespitzt, zusammenneigend	helmförmig zusammengeneigt
Sporn	fadenförmig, waagrecht bis abwärts gerichtet, 16 - 31 mm lang	waagrecht, fadenförmig, doppelt so lang wie der Fruchtknoten, seitlich flachgedrückt und verbreitet, 25 - 36 mm lang
Pollenfächer	eng beieinander liegend , parallel	nach unten weit auseinander spreizend
Pollenstielchen	0,3 mm	3,5 mm
Pollenmasse	lose, in zwei Hälften auseinander gehend	beide Hälften fest zusammen
Abstand Klebscheibchen	0,5 – 0,7 mm	1,4 - 2 mm
Fortsatz Pollenstiel-chenbasis	nicht vorhanden	deutlich, gut entwickelt
Stipes	nicht vorhanden	deutlich, rundlich
Klebscheibchen	länger als breit	± rund

Tabelle 1: Merkmale von *P. bifolia* und *P. chlorantha*

Platanthera bifolia und *P. chlorantha* besiedeln die unterschiedlichsten Standorte, wobei *P. chlorantha* mehr eine Vorliebe für kalkhaltige Böden hat (PRESSER 2000). Vom Habitus her gleichen beide Arten sich sehr; *Platanthera chlorantha* ist in der Regel etwas robuster als *P. bifolia*.

Die Unterschiede zwischen beiden Arten zeigen sich vor allem im Blütenbereich. *P. chlorantha* hat ein breites, dreieckiges bis herzförmiges mittleres Sepalum; beide Petalen stehen bogig, ihre Spitzen sich (fast) berührend oder etwas überlappend (Abbildung 1 und Figur 1).



A = Anthere
K = Klebscheibchen
Ko= Konnektivum
L = Lippe
N = Narbe
P = Petal
R = Rostellumfalte
S = Sepal
Se= Sporneingang

Fig.1 : *P. chlorantha*, Säulchen

Die Lippe ist grünlicher als *P. bifolia*. Der Sporn ist waagerecht oder etwas abwärts gerichtet, in der hinteren Hälfte flachgedrückt und verbreitert. Die

Staubbeutelfächer sind an der Basis weit spreizend, aber auch an der Spitze stehen sie durch ein breites, gebuchtetes Konnektivum relativ weit auseinander. Ein Pollinarium setzt sich aus einem kompaktem Pollinium, einem langem Pollenstielchen und einem rundlichem Klebscheibchen zusammen. Die beiden Klebscheibchen stehen sich senkrecht gegenüber. An der Basis des Pollenstielchens befindet sich einen dornartigen Fortsatz, der mit einem weißlichen, rundlichen Gebilde verbunden ist, der Stipes (Abbildung 4). Der Stipes sorgt für die Ein- und Vorwärtsbewegung der Pollinarien (DARWIN 1877), und ist als eine weißliche Gewebeschicht zwischen Klebscheibchen und Pollenstielchen zu erkennen. Stipes und dornartiger Fortsatz sind charakteristische Gebilde, die bei *P. chlorantha* ganz deutlich ausgeprägt sind, nicht aber bei *P. bifolia*. Die Narbe ist bei *P. chlorantha* breit, dreilappig. Das Rostellum ist als ein schmales Band oberhalb der Narbenfläche sichtbar und geht bis zu den beiden vorgeschobenen Klebscheibchen. Es sind sowohl ein großer mittlerer Narbenlappen als auch zwei seitliche große Seitenlappen ausgebildet (Abbildung 10).

P. bifolia ist schlanker und in allen Dimensionen kleiner als *P. chlorantha* (siehe Tab.1). Die Blüten sind weißlich oder gelblichgrün (Abbildung 2). Das mittlere Sepalum ist eiförmig-dreieckig und schmaler als bei *P. chlorantha*. Die beiden Petalen sind schmal, sichelförmig, ihre Enden aneinander liegend und mit dem mittleren Sepalum zusammengeneigt. Der Sporn ist fadenförmig, nicht verdickt. Die beiden Antherenfächer stehen parallel, eng beieinander; das Konnektivum ist kurz, bogenförmig. Das Pollinarium ist im Vergleich zu *P. chlorantha* kurz; ein Pollinium besteht aus zwei lose zusammenhängenden Hälften, einem sehr kurzen Pollenstielchen und einem mehr ovalen Klebscheibchen. Das Pollenstielchen hat an der Basis keinen Fortsatz und auch keinen Stipes. Die beiden Klebscheibchen stehen schräg, zur Spornöffnung geneigt. Die Narbe besteht aus einem sehr kleinen Mittellappen und zwei größeren Seitenlappen, die aber nicht so weit vorstehen wie bei *P. chlorantha* (Abbildung 5). Dadurch ist der Durchgang zum Sporneingang schmal.

3. Zwei bedeutende Hybrid-Vorkommen in Süd-Limburg

Der Südteil der Provinz Limburg (Niederlande) ist für seine Orchideenvorkommen bekannt (KREUTZ 1992). Hier tritt der obere Muschelkalk an die Oberfläche. Weil der Boden sehr fruchtbar ist, wurden schon in frühen Zeiten viele Flächen kultiviert, deshalb gibt es relativ wenig naturbelassene Gebiete. Zum Glück hat man den Wert dieser Gebiete erkannt

und hat vor allem seit den fünfziger Jahren des vorigen Jahrhunderts angefangen einen Teil der Flächen zu kaufen und unter Schutz zu stellen.
So wurden auch zwei Gebiete von einer Naturschutzorganisation angekauft, die heute als die schönsten Orchideenbiotope in Süd-Limburg bekannt sind. Das Gebiet Wylre-akkers wurde 1957 gekauft, Wrakelberg 1961. Beide Gebiete waren extensiv genutzte Äcker, die sich nach Ankauf durch gezielte Pflege in Richtung eines Kalkmagerrasens entwickelten. Am Wrakelberg ist diese Entwicklung deutlich weiter vorangekommen; Wylre-akkers befindet sich noch in einer Zwischenphase der Entwicklung zu einem Kalkmagerrasen (HENNEKENS ET AL 1983, SCHAMINÉE & HENNEKENS 1985, 1986). Beim Studium der Orchideen dieser beiden Gebiete fiel auf, dass es keine „sauberen“ *Platanthera bifolia* oder *P. chlorantha* gab. Dies war der Anlass, diese beiden Populationen eingehend zu untersuchen und zu ermitteln, ob hier tatsächlich nur Hybriden vorkommen.

4. Merkmale von *Platanthera ×hybrida (P. bifolia × P. chlorantha*)

Zur Zeit von Darwin war man sich noch nicht über den Status von *P. chlorantha* und *bifolia* einig. DARWIN (1877) studierte beide Arten und gelangte zu der Schlussfolgerung, dass beide Arten sich genügend unterscheiden um als eigene Art aufgefasst zu werden (“…these two forms certainly differ from another more than do most species belonging to the same genus“). MÜLLER (1868), angeregt durch die Untersuchungen Darwins, studierte beide Arten in der Umgebung von Lippstadt und folgerte, dass es viele Übergänge zwischen *P. chlorantha* und *P. bifolia* gab und dass es sich bei *P. bifolia* um das ihm unter den Namen „*Platanthera solstitialis*“ bekannte Taxon handelte. Aus seinen Beschreibungen und Vermessungen geht deutlich hervor, dass er auch Hybriden zwischen *P. bifolia* und *chlorantha* fand, ohne sie aber als solche zu erwähnen. Studien von NILSSON (1978, 1983, 1985) geben detaillierte Beschreibungen der Merkmale sowohl von *P. chlorantha* und *P. bifolia* als auch von deren Hybride.

Sowohl im Habitus als auch im Blütenbau sind die Hybriden weitgehend intermediär. Es ist sehr schwierig an Hand vom Habitus zu entscheiden ob man es mit einer Hybride zu tun hat. Entscheidend für die richtige Einstufung sind Merkmale der Blüte und des Säulchens. Bei der Hybride ist die Blütengröße variabel, ebenso wie die Farbe des Perianths, die Form des mittleren Sepalums, die Form und Stellung der Petalen sowie die Merkmale des Sporns. Auch der Bau des Säulchens (Abstand zwischen den Klebscheibchen, Merkmale der Pollenstielchen, Konsistenz der Pollinia) ist

intermediär zu dem der Eltern.

5. Vermessungen

In den oben genannten Gebieten Wrakelberg und Wylre-akkers kommen nach unseren Beobachtungen nur Hybriden zwischen *P. chlorantha* und *P. bifolia* vor. Um dies zu bestätigen, wurden aus beiden Gebieten 26 bzw. 34 Pflanzen willkürlich ausgewählt und je eine Blüte pro Pflanze entnommen. Es wurde immer die fünfte Blüte des Blütenstandes von unten abgepflückt. Es wurden nie die untersten oder obersten Blüten genommen, um pflanzenspezifische Divergenzen möglichst auszuschließen (die untersten Blüten eines Blütenstandes sind meist kräftiger, die obersten meist kleiner und bleiben oft unbestäubt). Es wurden nach gleicher Methode Blüten von *P. chlorantha* und *P. bifolia* gesammelt und vermessen. Tabelle 2 zeigt, aus welchen Gebieten wieviel Pflanzen untersucht wurden.

Art	Gebiet	Datum	Anzahl der untersuchten Pflanzen
P. chlorantha	Gerendal/Valkenburg (NL)	30-5-1994	5
	Strooberg/Bemelen (NL)	30-5-1994	2
	Winckelberg/Bemelen (NL)	1-6-1994	5
	Hoefijzer/Bemelen (NL)	1-6-1994	8
	Bahndamm/Nuth (NL)	2-6-1994	2
	Wylre-akkers/Wylre (NL)	6-6-1994	1
	Eben-Emael (B)	9-6-1996	5
	Berghofweide/Wylre (NL)	4-6-1998	3
	Heyoul/Eben-Emael (B)	8-6-1999	5
	Thier a la Tombe/Eben-Emael (B)	8-6-1999	3
P. bifolia	Hoefijzer/Bemelen (NL)	16-6-1994	6
	Thier à la Tombe/Eben-Emael (B)	19-6-1994	10
	Quillan (F)	15-5-1995	15
	Die (F)	23-5-1996	19
P. ×hybrida	Wylre-akkers/Wylre (NL)	6-6-1994	34
	WrakelbergVoerendaalNL)	25-5-1996	26

Tabelle 2: Herkunft der untersuchten Blüten

Mit Hilfe der Analysen-Methode ANOVA (analysis of variance) wurde bestätigt, dass die drei Gruppen *P. bifolia*, *P. chlorantha* und *P. ×hybrida* sich voneinander unterscheiden. Die Unterschiede zwischen den Gruppen wurden danach mittels der multiple comparisons analysis (Student t-test mit Bonferonni Korrektur) geprüft. Nach paarweiser Prüfung stellte sich heraus, dass in allen Fällen die Hybride sich signifikant von den Eltern unterscheidet ($p<0.05$), außer bei der Länge des Polliniums. Diese weicht nicht signifikant von beiden Eltern ab ($p=0.20$ für *P. bifolia* und $p=0.99$ für *P. chlorantha*).

Die Ergebnisse der Untersuchungen sind in Tabelle 3 zusammengefasst.

	P. bifolia (n=50)		*P. ×hybrida* (n=60)		*P. chlorantha* (n=39)	
	$\overline{X}$	SD	$\overline{X}$	SD	$\overline{X}$	SD
1. Abstand zwischen Klebscheibchen	0,48	0,08	1,34	0,49	3,7	0,59
2. Länge eines Polliniums	1,74	0,22	1,83	0,29	1,88	0,23
3. Länge Pollenstielchen	0,35	0,1	0,7	0,14	2,1	0,32
4. Spornlänge	22,54	2,58	31,52	4,34	25,64	3,25
5. Dornartiger Fortsatz an Pollenstielchenbasis	nicht vorhanden		schwach entwickelt oder nicht vorhanden		deutlich entwickelt	
6. Stipes	nicht vorhanden		schwach entwickelt oder nicht vorhanden		deutlich entwickelt	

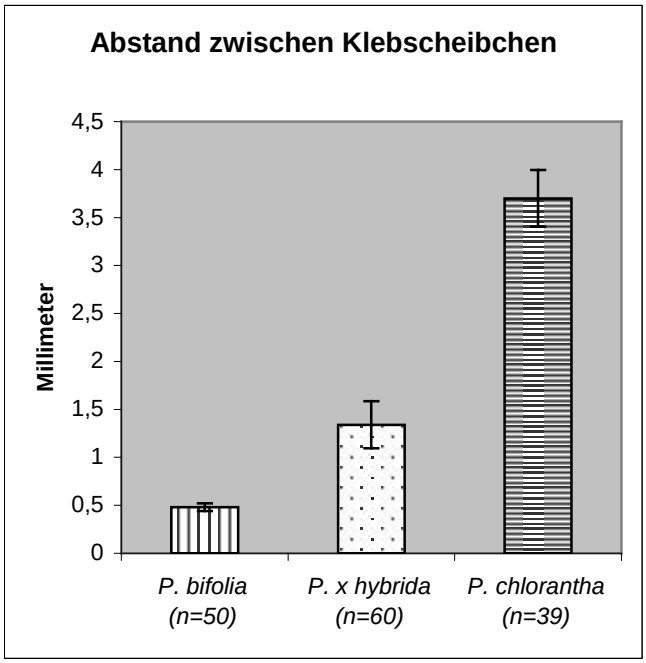
Tabelle 3: Ergebnisse der Vermessungen (Alle Maße in Millimeter)

($\overline{X}$ = arithmetischer Mittelwert; SD = Standardabweichung)

6. Ergebnisse

Die Untersuchungen ergaben, dass vor allem die Merkmale 1, 3, 4, 5, und 6 zur Unterscheidung eines Hybriden von artreinen Pflanzen relevant sind.
Der Abstand zwischen beiden Klebscheibchen ist ein wichtiges Merkmal, das allgemein bekannt ist und zur Unterscheidung des Hybriden herangezogen wird. Aus den Vermessungen geht hervor, dass der oben genannte Abstand bei den untersuchten Pflanzen intermediär ist (Diagramm 1), allerdings fällt auf, dass die Hybriden näher bei *P. bifolia* als bei *P. chlorantha* stehen.

Das heißt, dass die Klebscheibchen meistens mehr oder weniger eng zusammen stehen, so dass sie in diesem Merkmal mehr *P. bifolia* gleichen (Abbildung 6). Dieses Merkmal ist aber nicht konstant und kann stark variieren, was die Determination erschwert (Abbildung 8,12, 13 und 14).
Das Konnektivum (Gewebeteil, der die beiden Spitzen der Antherenfächer verbindet) ist bei den Hybriden immer breiter als bei *P. bifolia*. Auch in der Stellung der Klebscheibchen unterscheidet die Hybride sich: bei *P. chlorantha* stehen die Klebscheibchen immer senkrecht, einander zugewandt. Bei der Hybride haben sie immer eine schiefe Stellung (Abbildung 6), wie das bei *P. bifolia* üblich ist.



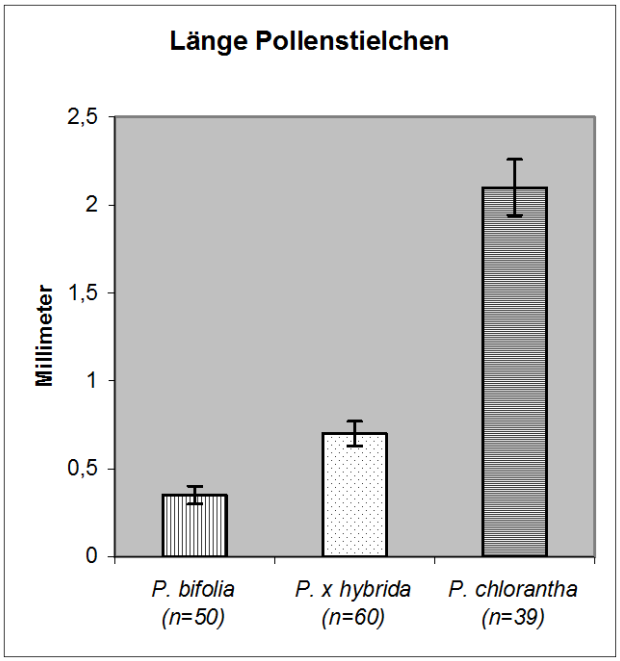


Diagramm 1: Abstand zwischen Klebscheibchen. Diagramm 2: Länge Pollenstielchen.

Deutlich zu erkennen ist, dass die Pollenstielchen von *P. chlorantha* viel länger sind als die der beiden anderen Taxa (Diagramm 2).

Die Pollenstielchen von *P. bifolia* sind sehr kurz (Abbildung 3), diejenigen der Hybride nehmen eine Mittelstellung ein, allerdings liegen die Werte nah bei den Werten von *P. bifolia*. Die Pollenstielchen von *P. ×hybrida* sind folglich etwas länger als die Pollenstielchen von *P. bifolia*, aber deutlich kürzer als bei *P. chlorantha* (Abbildung 15). Wenn also ein kurzes aber deutlich sichtbares Pollenstielchen wahrnehmbar ist, ist das meistens ein Indiz für eine Hybridisierung (Abbildung 8). Ein Pollenstielchen von *P. chlorantha* besitzt ferner einen dornartigen Fortsatz am apikalen Ende des Stielchens und einen Stipes. Diese beiden für *P. chlorantha* typischen Gebilde können auch bei der Hybride vorkommen, allerdings in unterschiedlicher Ausprägung. Es gibt Hybriden mit deutlichem Stipes und erkennbarem Fortsatz, meistens aber sind beide Teile weniger ausgeprägt oder nicht vorhanden.

Die Vermessungen der Hybriden aus den beiden Gebieten Wylre-akkers und Wrakelberg brachten in Bezug auf die Länge der Sporne ein nicht zu erwartendes Ergebnis:
Die Spornlänge (Diagramm 3) ist dort viel länger als die der beiden Eltern.

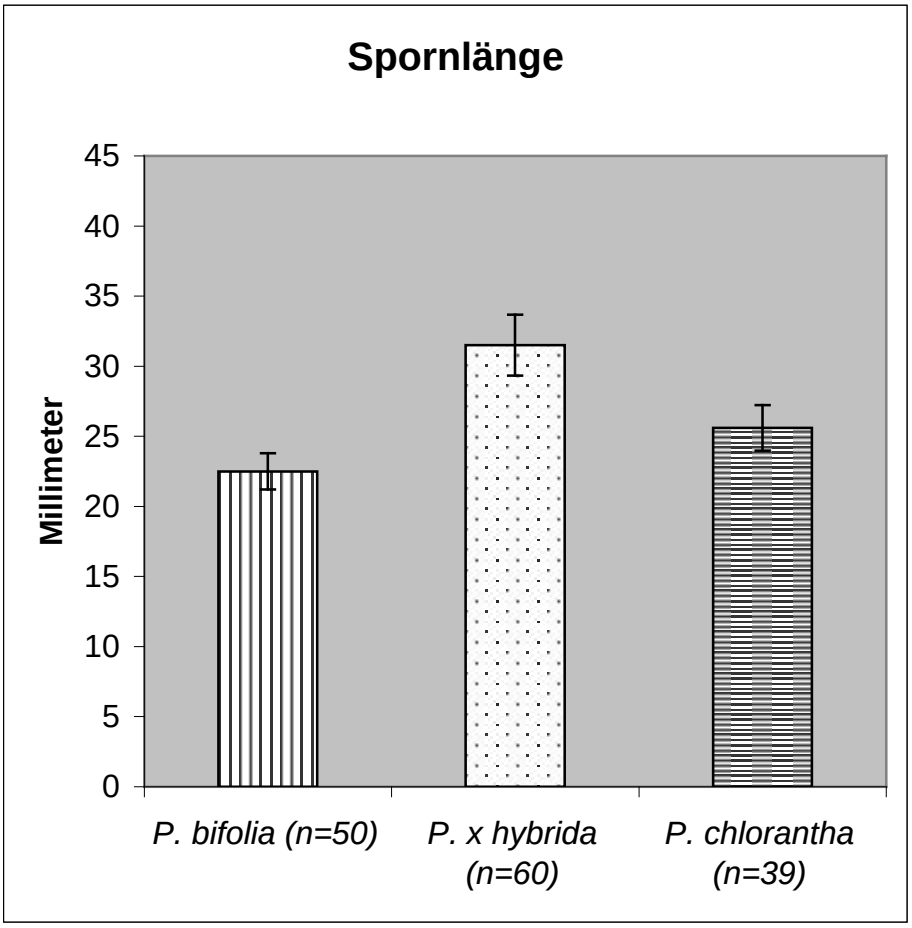


Diagramm 3: Spornlänge

Bei den Messungen von NILSSON (1983) war die Spornlänge intermediär, wie zu erwarten ist, wenn sich eine kurzspornige mit einer langspornigen Art kreuzen.

Die Länge des Polliniums differiert nur geringfügig zwischen Eltern und Hybriden (Tabelle 3). Die Konsistenz des Polliniums aber kann einen Hinweis auf die Hybrid-Natur geben: bei *P. chlorantha* ist das Pollinium fest zusammenhängend, bei *P. bifolia* hängen beide Polliniumhälften nur lose zusammen, was oft auch bei Hybriden zu beobachten ist.

Die hier gewonnenen und mit anderen Autoren vergleichbaren Daten sind in Tabelle 4 zusammengefaßt.

		Müller 1868	Nilsson 1983	Künkele & Baumann 1998	Claessens & Kleynen
Spornlänge					
	P. bifolia	37	38,3	16-31	22,5
	P. ×hybrida	31	30,8	unbekannt	31,5
	P. chlorantha	29,5	24,6	25-36	26,6
Abstand zwischen Klebscheibchen					
	P. bifolia	1,45	0,7	1,05	0,48
	P.×hybrida	3,8	1,41	1,25	1,34
	P. chlorantha	4,1	3,5	4,3	3,7
Länge Pollenstielchen					
	P. bifolia	1	0,29-0,33	0,40	0,35
	P. ×hybrida	1,6	0,55-0,80	1	0,7
	P. chlorantha	1,8	1,38-1,70	2,5	2,1

Tabelle 4: Maße der wichtigsten Merkmale bei verschiedenen Autoren (in Millimeter).

7. Diskussion

Obwohl beide Eltern sympatrisch vorkommen und interfertil sind (NILSSON 1983), werden doch nur wenig Hybriden gefunden, und beide Arten bleiben stabil. Es gibt anscheinend effektiv funktionierende Isolationsmechanismen. Es stellt sich deshalb die Frage wie Hybriden zwischen beiden *Platanthera*-Arten entstehen können. Dazu ist es zunächst wichtig der Bestäubungsvorgang bei den beiden Elternteilen zu kennen und die wirksamen Isolationsmechanismen zu verdeutlichen.

P. chlorantha wird hauptsächlich von Nachtfaltern (Noctuidae) bestäubt. Weil die Klebscheibchen weit auseinander stehen, werden sie den Faltern auf den Augen geklebt. Der Abstand zwischen den Klebscheibchen ist genau an die Morphologie des Bestäubers angepasst: bei der Suche nach Nektar in dem langen Sporn berührt der Bestäuber die Klebscheibchen mit dem Kopf, und sie werden genau auf die Augen gehaftet (NILSSON 1978, 1983, 1985). Würden die Klebscheibchen enger zusammen stehen, so würden sie mit der Zone zwischen Augen und Rüssel in Kontakt kommen. Das wäre für den Transport der Pollinarien sehr ungünstig, denn diese Zone ist behaart und mit Schuppen

besetzt, so dass die Klebscheibchen hier nicht oder nur sehr schlecht haften würden.

P. bifolia wird vornehmlich von Schwärmern (Sphingidae) bestäubt. Dabei werden die Klebscheibchen auf Grund ihres geringen Abstandes und der Spornlänge auf den Rüssel geklebt, der glatt und unbehaart ist. Somit existiert bei beiden Arten ein gut funktionierender mechanischer Isolationsmechanismus.

Auch ethologische Isolation spielt eine Rolle: *P. chlorantha* und *P. bifolia* haben beide ein unterschiedliches Duftspektrum, wodurch sie verschiedene Bestäuber anlocken (NILSSON 1983). Damit wird die Artabgrenzung aufrecht erhalten.

P. bifolia und *P. chlorantha* haben verschobene Blühzeiten, die dazu auch noch regional unterschiedlich sind. In Nord-Europa blüht *P. bifolia* zuerst und dann *P. chlorantha*, in Dänemark und Nord-Deutschland ist die Blühsequenz umgekehrt; auch in Süd-Limburg blüht *P. chlorantha* zuerst. Die Blühperioden sind aber nicht strikt getrennt, sie überschneiden sich teilweise. In der Süd-Eifel ist ein Standort bekannt, wo beide Arten gleichzeitig blühen. In Südfrankreich und in Italien blühen beide Arten praktisch gleichzeitig, zusammen mit ihren Hybriden (mündl. Mitteilung P. GRÜNANGER und G. SCAPPATICCI)

Obwohl beide Arten am gleichen Standort vorkommen können, ist es im allgemeinen doch so, dass *P. bifolia* die mehr saueren Standorte bewohnt und bevorzugt in offenen Wiesen wächst , *P. chlorantha* aber mehr an kalkreichen Untergrund gebunden ist und auf starker überschattete Standorte vorkommt.

Es gibt also verschiedene Faktoren, die für ein Aufrecht halten der Artgrenzen sorgen: die Bestäuber sind (zum größten Teil) unterschiedlich und werden von anderen Duftstoffen angelockt. Die Klebscheibchen werden an verschiedenen Körperteilen der Bestäuber angeheftet, die Blühzeiten sind (teilweise) verschoben, und beide Arten haben (teilweise) andere Standortansprüche

Die Chance für das Entstehen von Hybriden scheint also recht klein zu sein. Hybriden können zwar entstehen, aber verschwinden normalerweise wieder, weil die Pollenübertragung in der Regel von den reinen Arten zu der Hybride geht (es handelt ja meist um eine oder wenige Hybriden inmitten der Eltern-Population). Durch Introgression (Rückkreuzung) verschwindet die Hybride dann wieder. Das erklärt auch das immer nur vereinzelte Vorkommen von Hybriden, wobei Rückkreuzungen zwischen Hybriden und Eltern noch viel

seltener sind als die F1-Hybriden. NILSSON (1983: 347): „… crossing between hybrid derivatives seems very unlikely. In spite of complete interfertility, no swarms originating from such pollen transfer have ever been recorded“. VERMEULEN (1958) zweifelte überhaupt am Vorkommen von *Platanthera*-Hybriden in Limburg. Wie jedoch schon erwähnt, befinden sich in Süd-Limburg sogar zwei dieser offensichtlich sehr seltenen Populationen. Es stellt sich also die Frage, wie diese Hybrid-Schwärme entstanden sind und wie sie sich behaupten konnten.

Das vermutliche Entstehen dieser großen Hybrid-Populationen hängt eng mit der Historie beider Naturschutzgebiete zusammen. Ursprünglich wurden Wrakelberg und Wylre-akkers sehr extensiv bewirtschaftet, höchstwahrscheinlich ist nie Kunstdünger eingebracht worden (WILLEMS 1987). Auf einem historischen Foto ist zu erkennen, dass der obere Rand vom Wrakelberg nicht bewirtschaftet wurde. Der Ertrag war wahrscheinlich zu gering. Diese Zone war schon immer als Kalkmagerrasen ausgebildet. Es ist anzunehmen, dass am oberen Rand *P. bifolia* und am unteren Rand *P. chlorantha* standen, denn eine vergleichbare Situation findet sich heute noch im Naturschutzgebiet Bemelerberg. Hier wachsen auch beide *Platanthera*-Arten, wobei *P. bifolia* am oberen, kalkärmeren Rand steht und *P. chlorantha* am unteren, kalkreichen Rand. *P. bifolia* fängt an zu blühen, wenn *P. chlorantha* schon fast komplett verblüht ist.

Obwohl beide Arten sehr nah beieinander in einem kleinen Gebiet stehen, wurde noch nie eine Hybride zwischen beiden hier gefunden. Anscheinend funktionieren in diesem Gebiet die isolierenden Faktoren zwischen beiden Arten gut. Bei Wrakelberg und Wylre-akkers gab es aber Umstände, wodurch möglicherweise günstige Voraussetzungen für das entstehen einer Hybrid-Population entstanden.

Bei beiden Gebieten liegt eine deutliche anthropogene Beeinflussung vor: 1956 wurde der Wrakelberg zum letzten Mal vom damaligen Pächter gepflügt und eingesäht. Das Gebiet wurde 1961 vom Staatsbosbeheer (niederländische Forstverwaltung) angekauft und einer anderen Nutzung zugeführt. Bei Wylre-akkers verlief die Entwicklung ähnlich. Die so entstandenen Wiesen- bzw. Weide-Flächen boten vielen Arten eine Chance zur Wiederbesiedlung. Bei anthropogener Beeinflussung, dort wo der Mensch durch Kultivierung die natürlichen Verhältnisse verändert, werden neue Chancen für die Ansiedlung der Pflanzen geschaffen. Die Arten, die schon in direkter Umgebung vorkamen (wie *P. bifolia* und *P. chlorantha*) hatten einen erheblichen Vorteil bei der Besiedlung dieses Biotops. Es gibt keine genauen Aufzeichnungen

über diese Wiederbesiedlung, aber die Hybride *Platanthera bifolia* × *chlorantha* blühte nach einiger Zeit wahrscheinlich in beiden Gebieten. Fragt sich, wodurch die Hybride sich so stark vermehren konnte.

Wenn eine Pflanze sich effektiv vermehren will, muss sie genügend Bestäuber anlocken, damit der Fruchtansatz hoch ist. Bestäuber werden zunächst einmal vom starken Duft angelockt, der für die Eltern spezifisch ist. Obwohl *P. bifolia* und *P. chlorantha* grundsätzlich andere Bestäuber anlocken, haben sie auch einige gemeinsame Besucher, vor allem *Deilephila porcellus, D. elpenor* und *Hyloicus pinastri*. Diese sind an erster Stelle für die Hybridisierung verantwortlich (NILSSON 1983).

Die Hybride hat von beiden Eltern einen Duftanteil, der aber viel weniger ausgeprägt ist, so dass normalerweise die Hybride viel weniger Bestäuber als die Eltern anlocken sollte. Wenn die Bestäuber jedoch auf den geringeren Anteil trotzdem normal reagieren würden, wäre dies ein Vorteil für die Hybride, denn dann würde sie mehr Bestäuber als jeweils die Eltern anlocken. In diesen Fall wäre die Hybride für die Bestäuber beider Arten gleich attraktiv.

Beim Vergleich der Spornlängen der Hybriden mit denen der Eltern fällt auf, dass die Hybriden in den beiden Untersuchungsgebieten die längsten Sporne haben. Das kann für die Hybriden sehr vorteilhaft sein, denn das bedeutet, dass sie von beiden Eltern Pollen empfangen können.

Dies wird deutlich, wenn man die Richtung des Pollentransportes betrachtet. Der Transport der Pollen immer von der Art mit dem kürzesten Sporn zur Art mit dem längeren Sporn NILSSON (1983). Ein Bestäuber muss viel tiefer in eine Blüte mit dem längeren Sporn eindringen um den Nektar zu erreichen. Hat er zuerst eine Blüte mit dem kürzeren Sporn besucht, werden die mitgebrachten Pollinarien mit großer Kraft auf die Narbe gedrückt. Umgekehrt funktioniert es nicht: wenn ein Bestäuber zuerst die Blüte mit dem längeren Sporn besucht, werden die Pollinarien auf den Augen bzw. an der Basis des Rüssels angeheftet. Wenn er danach eine kurzspornige Blüte besucht, braucht er nicht den kompletten Rüssel in den Sporn zu stecken um den Nektar zu erreichen. Die Pollinarien schweben vor der Narbe und kommen überhaupt nicht mit der Narbe in Berührung. Wenn die Hybride den längsten Sporn hat, kann sie sowohl von *P. bifolia* wie auch von *P. chlorantha* Pollen empfangen, was zu einen hohen Fruchtansatz und zur Ausbreitung der Hybridpopulation führen kann.

DARWIN (1877) fragte sich schon, wieso einige Arten solche lange Sporne entwickeln. Seiner Meinung nach gibt es eine deutliche Beziehung zwischen Länge des Rüssels des Bestäubers und Entwicklung eines langen Sporns. Bestäuber mit einer langen Zunge können den Nektar kurzsporniger Arten aufsaugen ohne dass sie in Kontakt mit den Klebscheibchen kommen, sodass die kurzspornige Art kaum bestäubt wird. Langspornige Arten sind deshalb begünstigt: es werden mehr Pollinarien transportiert, und die Narben werden besser mit Pollen belegt. Ein längerer Sporn führt so zu einer erhöhten Vitalität. Mittels dieser Theorie erklärte er die Evolution von *Angraecum sesquipedale*, einer Orchidee von Madagaskar mit einem extrem langen Sporn, wobei gegenseitige Beeinflussung (Bestäuber/Pflanze) zur Entwicklung des Sporns geführt haben könnte. NILSSON (1988, 1992) untersuchte die Hypothese von Darwin, indem er die Spornlänge von *P. bifolia* und *P. chlorantha* manipulierte. Es stellte sich heraus, dass es eine eindeutige Beziehung zwischen der Spornlänge und erfolgreicher Reproduktion gibt: bei kurzspornige Arten wurden viel weniger Pollinarien entfernt. Vor allem die männliche Funktion der Blüten (Entfernung von Pollinarien) und damit die Möglichkeit zur Reproduktion (Fruchtansatz) war stark eingeschränkt: bei (experimentell) kürzer gemachten Spornen von *P. bifolia* sank der Fruchtansatz von 86 % auf 40 %.

Ein langer Sporn, wie bei *P. ×hybrida*, ist deshalb sehr vorteilhaft. Weil es keine genauen Aufzeichnungen über die Entwicklung der Hybrid-Populationen in beiden hier genannten Gebieten gibt, kann man nur Vermutungen äußern. Hybriden entstehen vor allem wenn es relativ wenige Exemplare der Eltern gibt: die Chance, dass ein Bestäuber sich irrt ist dann größer. Unsere Hypothese ist, dass zufällig eine Hybride mit einem sehr langen Sporn entstanden ist, die ebenso attraktiv (oder attraktiver) als die Eltern war. Durch die größte Spornlänge hatte diese Hybride die beste Bestäubungsrate und damit den höchsten Fruchtansatz und konnte sich schneller ausbreiten als die Eltern. So konnte eine Hybrid-Population entstehen, die vitaler war als die Eltern und die letztendlich die Eltern völlig verdrängte, weil diese kaum noch Fruchtansatz hatten. Es ist noch vollkommen unbekannt warum bei diesen Populationen der Pollentransport so gut funktioniert, denn eigentlich müssten nur wenige Hybriden bestäubt werden, weil die Klebscheibchen nicht oder sehr schlecht auf den behaarten Teil des Kopfes des Bestäubers haften. Auch die Anlockung von möglichen Bestäubern ist noch nicht geklärt.

Eine mögliche Erklärung, wieso die Hybriden so attraktiv für potentielle Bestäuber wurden, wäre die Veränderung der Duftstoffe. Dadurch könnte ein

anderer, sehr effektiver (und vielleicht für die Hybriden exklusiver?) Bestäuber angelockt worden sein. Trotz mehrerer nächtlicher Beobachtungen konnte bis jetzt noch kein spezifischer Bestäuber nachgewiesen werden. Einige Male wurde der kleinen Weinschwärmer (*Deilephila porcellus*) als Besucher beobachtet, aber es kam nicht zu einer Entnahme der Pollinarien. Was genau das spektakuläre Wachstum der Hybrid-Population verursacht hat, wird noch weiter zu untersuchen sein.

Momentan ist kein einziges Exemplar der Ausgangsarten *P. bifolia* oder *P. chlorantha* in beiden Gebieten zu finden. Wie aus Tabelle 2 hervorgeht, wurde 1994 auf Wylre-akkers nur ein Exemplar von *P. chlorantha* gefunden. Dies deckt sich mit der floristischen Untersuchung im selben Jahr durch die Universität von Utrecht, bei denen auch nur ein Exemplar von *P. chlorantha* auf Wylre-akkers gefunden wurde. Es ist zu vermuten, dass es sich dabei um ein und dieselbe Pflanze handelte.

Art	Fruchtansatz (%)	Anzahl der Blüten / Kapseln	Datum	Region/Land	Beobachter/Referenz
P. bifolia	75			Jena (D)	Detto 1905
	59,4			Öland/Gotland (S)	Nilsson 1983
	61,9	244 / 151	29-7-1995	Wittendorf (D)	Künkele & Baumann 1998
	80,6	439 / 354	13-8-1996	Holzbronn (D)	Künkele & Baumann 1998
	78,9	725 / 572	19-7-2004	Bemelen (NL)	Claessens & Kleynen
	65,1	189 / 123	1997	Wylre (NL)	Tromp 1997-98
P. chlorantha	89,4	265 / 237		St. Gallen (CH)	Detto 1905
	30,8-78,3			Öland (S)	Nilsson 1978
	70,2	325 / 228	27-7-1995	Holzbronn (D)	Künkele & Baumann 1998
	91,2	339 / 309	3-10-1996	Hörschwag (D)	Künkele & Baumann 1998
	75	518 / 640	27-7-2003	Mittenwald (D)	Claessens & Kleynen
	78	180 / 231	21-8-2004	Biberwier (A)	Claessens & Kleynen
	69	316 / 456	28-6-2004	St. Pierre (F)	Démares
P. ×hybrida	63,4	413 / 262	15-8-1996	Taubergießen (D)	Künkele & Baumann 1998
	92,5	53 / 49	13-8-1996	Holzbronn (D)	Künkele & Baumann 1998
	44,1-67,2			Öland/Gotland (S)	Nilsson 1983
	48,6	887 / 431	18-7-2004	Wylre (NL)	Claessens & Kleynen
	8,9	886 / 726	18-7-2004	Wylre (NL)	Claessens & Kleynen

Tabelle 5: Fruchtansatz bei *P. chlorantha*, *P. bifolia* und *P. ×hybrida*

Tabelle 5 zeigt, dass der Fruchtansatz bei Hybrid-Pflanzen recht hoch ist. Auf Wrakelberg betrug er 48,6 %, auf Wylre-akkers 81,9%. KÜNKELE & BAUMANN (1998: 457) registrierten sogar 92,5 % (siehe Tabelle 4)! Ein solch hoher Fruchtansatz wurde bei den Eltern-Arten noch nie veröffentlicht. Man

könnte vermuten, dass die Hybride sich selbst bestäubt, aber bei allen hier untersuchten Blüten wurden keinerlei Zeichen von Autogamie gefunden. Sowohl die Eltern als auch die Hybriden sind auf Bestäuber angewiesen. NILSSON (1983) isolierte Pflanzen von *P. bifolia*, *P. chlorantha* und *P. ×hybrida* und registrierte, dass ohne Bestäubung keine Kapseln produziert wurden.
Es wurde während der Blütezeit auch der Pollentransport (Tabelle 6) untersucht.

Bestäubung von *Platanthera ×hybrida* Untersuchungen an Einzelblüten (N=701)							
	1 Pollinarium entfernt - bestäubt	1 Pollinarium entfernt - nicht bestäubt	2 Pollinarien entfernt - bestäubt	2 Pollinarien entfernt - nicht bestäubt	kein Pollinarium entfernt - bestäubt	kein Pollinarium entfernt - nicht bestäubt	Total
Wylre-akkers	55	51	50	59	17	52	284
Wrakelberg	105	81	56	80	33	62	417
Total	160	132	106	139	50	114	701
%	23	19	15	20	7	16	

Tabelle 6: Bestäubung von *P. ×hybrida* (aufgeschlüsselt)

Von allen untersuchten (offenen!) Blüten waren zu dieser Zeit 45 % bestäubt. Besonderes Interesse verdient die Spalte „kein Pollinarium entfernt - bestäubt“, denn es zeigte sich, dass schon 7 % der Blüten bestäubt waren, obwohl noch kein Pollinarium entfernt war. Das bedeutet, dass die Bestäuber die Blüten zwar gut besuchen aber die Klebscheibchen evtl. schlecht am Kopf des Bestäubers haften. Schon DARWIN (1877) bemerkte, dass man auf den Klebscheibchen häufiger Schuppenteile und Haare zu finden sind, ein Beweis dafür, dass nicht bei jedem Besuch Pollinarien entnommen werden. Während den hier dokumentierten Beobachtungen wurden auch regelmäßig Schuppenteile und Haare gefunden, die auf den Klebscheibchen zurück geblieben waren (Abbildung 9).
Die Erhebungen zeigen, dass in 77 % aller Fälle ein oder beide Pollinarien transportiert worden sind. Der große Unterschied zwischen Pollinarien entfernt (transportiert) und auch bestäubt hängt wahrscheinlich mit dem nicht ganz optimalen Pollentransport zusammen: die Klebscheibchen haften an irgendeiner Stelle, sind aber nicht gut genug befestigt und fallen während des Transports vom Bestäuber ab. Offensichtlich wird dieser Verlust durch

häufige, wiederholte Besuche ausgeglichen, denn die Zahlen des Fruchtansatzes sind doch recht hoch. *Platanthera* ×*hybrida* hat in Limburg anscheinend einen effektiven Bestäuber gefunden, der die Blüten ebenso gut bestäubt wie es die Bestäuber der Eltern tun.
Weitere Untersuchungen müssen ausweisen welche die Bestäuber von *P.* ×*hybrida* sind und ob eventuell Veränderungen im Duftspektrum zur raschen Ausbreitung der Hybridpopulation geführt haben könnte oder ob es andere Ursachen gibt.

Danksagung

Wir danken recht herzlich Angelika und Heinz Baum sowie Gwenn Wetzels und Gregorio Fazzi für die Durchsicht des Manuskripts. Ihre wertvollen Bemerkungen haben in hohem Maße zur endgültigen Form des Artikels beigetragen. Gwenn Wetzels übernahm für uns die statistische Bearbeitung der Daten. Ruud Wielinga digitalisierte unsere Fotos. Jo Willems gab Hinweise über die Historie der Gebiete. Bart van de Vijver und Henk ten Brinke verschafften uns wertvolle Dokumentationen. Professor Paolo Grünanger und Gil Scappaticci gaben Hinweise über die Phänologie der untersuchten Arten. Ihnen allen danken wir recht herzlich. Wir danken auch Staatsbosbeheer und Stichting: „Het Limburg Landschap“ für die Betretungserlaubnis zum Studium der Orchideen auf Wrakelberg, Wylreakkers und Bemelerberg.

Literatur

AHO THÜRINGEN [ed.] (1997): Orchideen in Thüringen.- Eisenach.

BAUMANN, H. & S. KÜNKELE (1982): Die wildwachsenden Orchideen Europas.- Kosmos Verlag, Stuttgart

BUTTLER, K.P. (1986) : Orchideen – Die wildwachsenden Arten und Unterarten Europas, Vorderasiens und Nordafrikas.- Mosaik Verlag, München.

DARWIN, C. (1877): The various contrivances by which orchids are fertilised by insects.- London, second edition.

DELFORGE, P. (1994): Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient.- Delachaux et Nestlé Paris.

GODFERY, M.J. (1933): Monograph and Iconograph of Native British *Orchidaceae*.- University Press Cambridge.

HENNEKENS, S., J. SCHAMINÉE & V. WESTHOFF (1983): De ontwikkeling van

krijthellinggraslanden op verlaten akkers in Zuid-Limburg.- Natuurhist. Maandblad 72 (8): 136-143

KREUTZ, C. (1992): Orchideeën in Zuid-Limburg. Stichting Uitgeverij KNNV.

KÜNKELE, S. & H. BAUMANN (1998): *Orchidaceae*. In: SEBALD et al: Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs.- Verlag Eugen Ulmer.

MÜLLER, H. (1868): Beobachtungen an westfälischen Orchideen.- Verh. Naturh. Verein des preuss. Rheinl. und Westfalen 25, p. 1-62.

NILSSON, L.A. (1978): Pollination ecology and adaptation in Platanthera chlorantha (*Orchidaceae*).- Bot. Notiser 131: 35-51.

NILSSON, L.A. (1983): Processes of isolation and introgressive interplay between *Platanthera bifolia* (L) Rich. and *P .chlorantha* (Custer) Reichb. (*Orchidaceae*).- Botanical Journal of Linnean Society, 325-350.

NILSSON, L. A. (1985): Characteristics and distribution of intermediates between *Platanthera bifolia* and *P. chlorantha* (*Orchidaceae*) in the Nordic countries.- Nord. J. Bot. 5 (5): 407-419.

NILSSON, L. A. (1988): The evolution of flowers with deep corolla tubes. Nature 334: 147-149

NILSSON, L. A. (1992): Orchid pollination Biology. TREE vol.7: 255-259

PRESSER, H. (2000): Die Orchideen Mitteleuropas und der Alpen. Variabilität-Biotope-Gefährdung.- Ecomed, Landsberg/Lech

SCHAMINÉE, J. & S. HENNEKENS (1985): Bodem en vegetatie van de Wylre-akkers (Zuid-Limburg): van bouwland naar krijthellinggrasland.- De Levende Natuur 86 (2): 53-60.

SCHAMINÉE, J. & S. HENNEKENS (1986): Het levensritme van de vegetatie op verlaten akkers in Zuid-Limburg. Natuurhist. Maandblad 75: 22-29.

SUMMERHAYES,V. (1951): Wild orchids of Britain.- Collins, London.

TROMP, K. (1997-98): Seed production of two rare orchid species: *Coeloglossum viride* & *Platanthera bifolia*.- University of Utrecht.

VERMEULEN, P. (1958): *Orchidaceae*.- In: Flora Neerlandica Bd. 1, Fasc. 5.- Amsterdam.

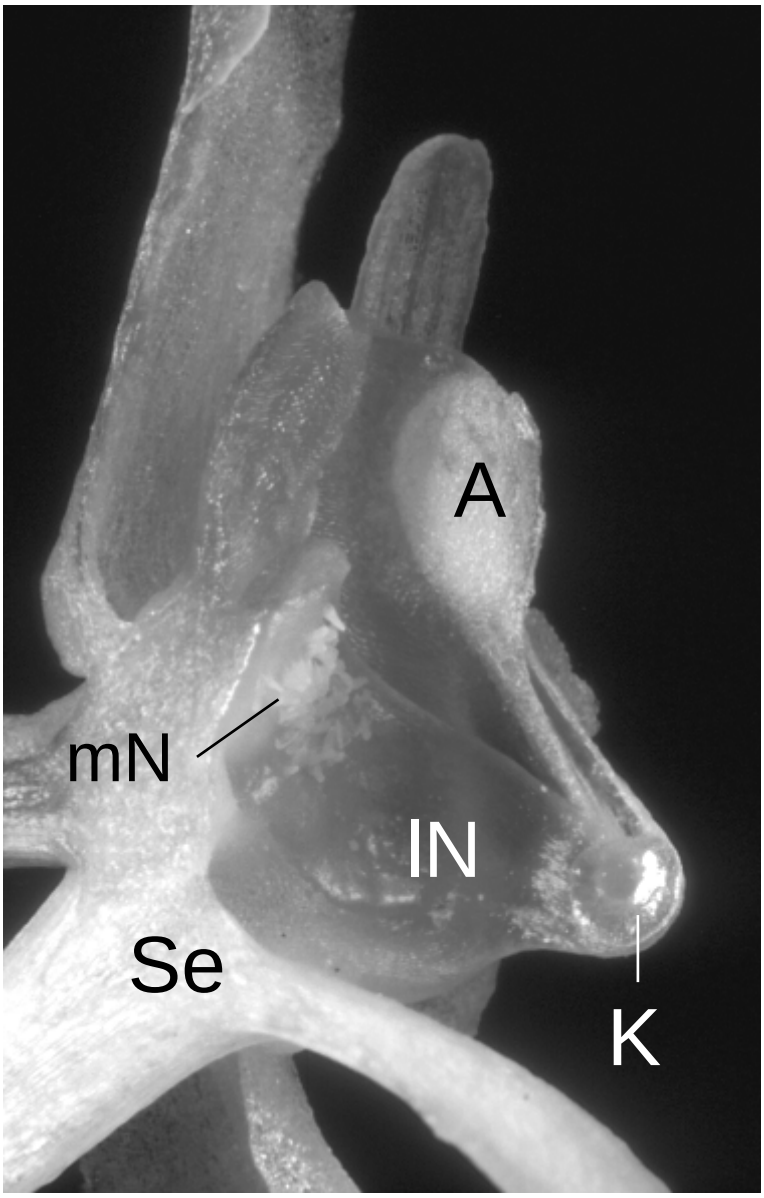
VÖTH, W. (1999): Lebensgeschichte und Bestäuber der Orchideen am Beispiel von Niederösterreich.- Stapfia 65: 1-257.

WILLEMS, J.H. (1987): Ons Krijtland Zuid-Limburg VI. Kalkgraslanden in Zuid-Limburg.- Wetenschap. Mededeling KNNV, Hoogwoud.

Anschrift der Autoren

Jean Claessens
Moorveldsberg 33
NL - 6243 AW Geulle
e-mail: jean.claessens@hetnet.nl

Jacques Kleynen
Kuiperstraat 7
NL - 6243 NH Geulle



Hinweise zu Abb. 10

Legenden Abb. 3, 4, 5, 7, 10:

- A = Anthere
- DF = dornartiger Fortsatz
- K = Klebscheibchen
- l N = lateraler Narbenlappen
- m N = medianer Narbenlappen
- P = Pollinium (die eigentliche Pollenmasse)
- Ps = Pollenstielchen
- S = Stipes
- Se = Sporneingang

Abb. 1: *P. chlorantha*, Blüte mit divergierenden Antherenfächern. Eben-Emael (B), 8-6-1999

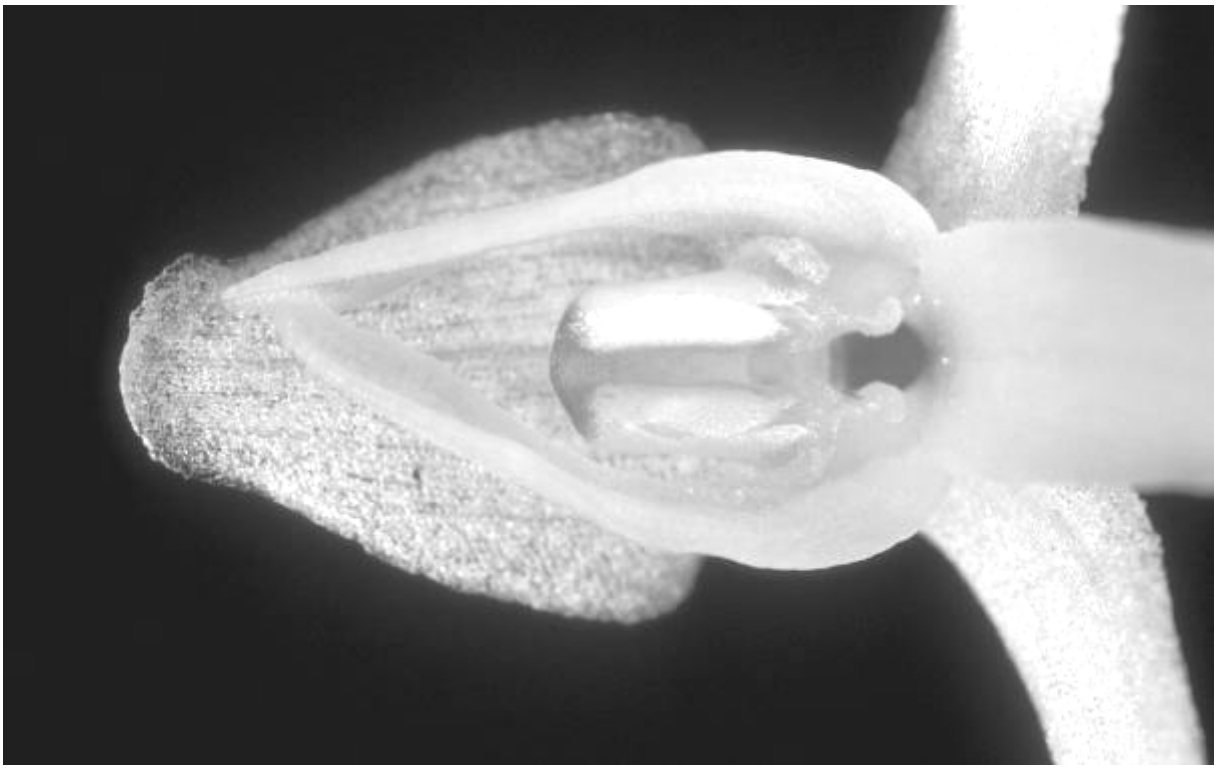


Abb. 2: *P. bifolia*, Blüte mit eng parallelen Antherenfächern. Bemelen (NL), 16-6-1994

Farbtafel 1, Seite 25

3	4	5
6	7	8
9	10	11

Abb. 3: *P. bifolia*, mikroskopischer Schnitt. Pollinarium mit sehr kurzem Pollenstielchen. Bemelen (NL), 16-6-1994

Abb. 4: *P. chlorantha*, Pollenstielchen mit Klebscheibchen. Der Stipes ist deutlich als weißes Gewebe zwischen Klebscheibchen und Pollenstielchen erkennbar. Eben-Emael (B), 8-6-1999

Abb. 5: *P. bifolia*, Längsschnitt. Bemelen (NL), 16-6-1994

Abb. 6: *P.* ×*hybrida*, Blüte. Voerendaal (NL), 25-5-1996

Abb. 7: *P.* ×*hybrida*, mikroskopischer Schnitt. Beim linken Pollinarium ist ein Stipes als dunklere Gewebeschicht erkennbar. Voerendaal (NL), 25-5-1996

Abb. 8: *P.* ×*hybrida*: Pollinarium außerhalb der Anthere aber nicht transportiert; Narbe mit Pollen belegt. Voerendaal (NL), 25-5-1996

Abb. 9: *P. chlorantha*, Klebscheibchen mit Haaren und Schuppen eines Schmetterlings belegt. Bemelen (NL) 1-6-1994

Abb. 10: *P. chlorantha*, Längsschnitt. Narbe mit Pollen belegt. Eben-Emael (B), 8-6-1999

Abb. 11: *P.* ×*hybrida*, Pollinarium. Voerendaal (NL), 25-5-1996

Farbtafel 2, Seite 27

12 13

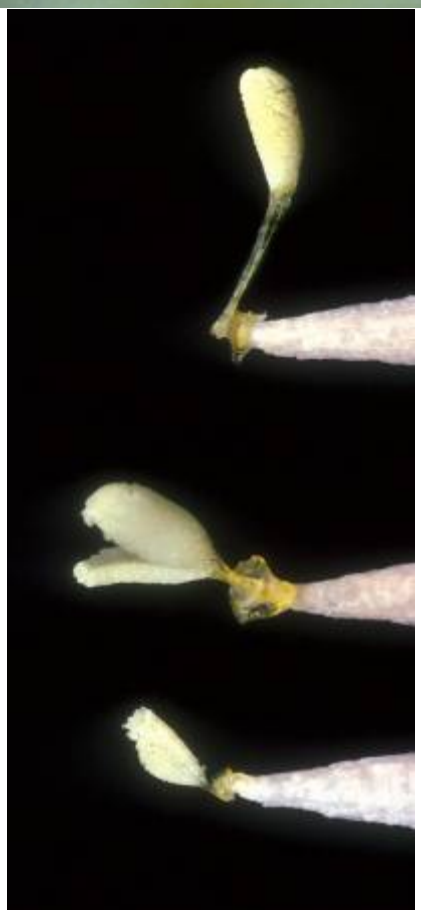
14 15

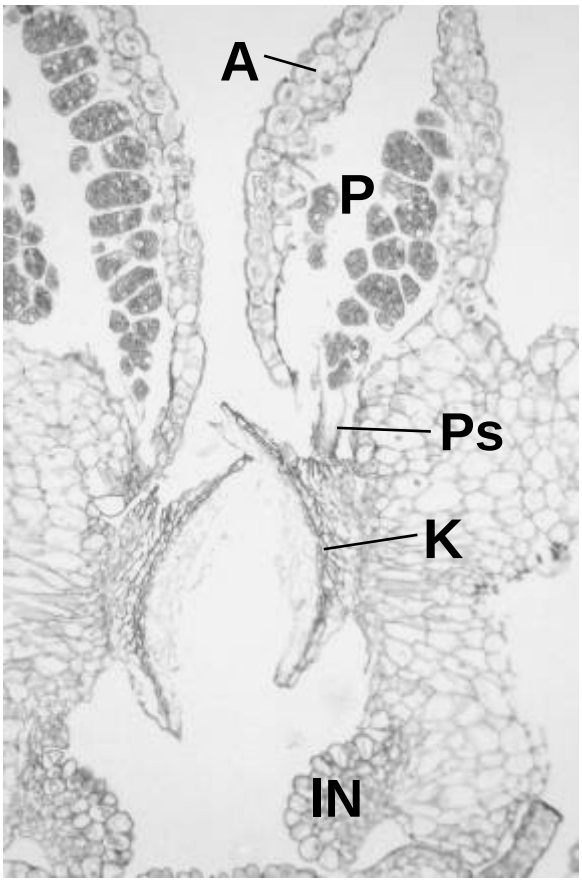
Abb. 12: *P.* ×*hybrida*, Blüte. Voerendaal (NL), 25-5-1996

Abb. 13: *P.* ×*hybrida*, Blüte. Voerendaal (NL), 25-5-1996

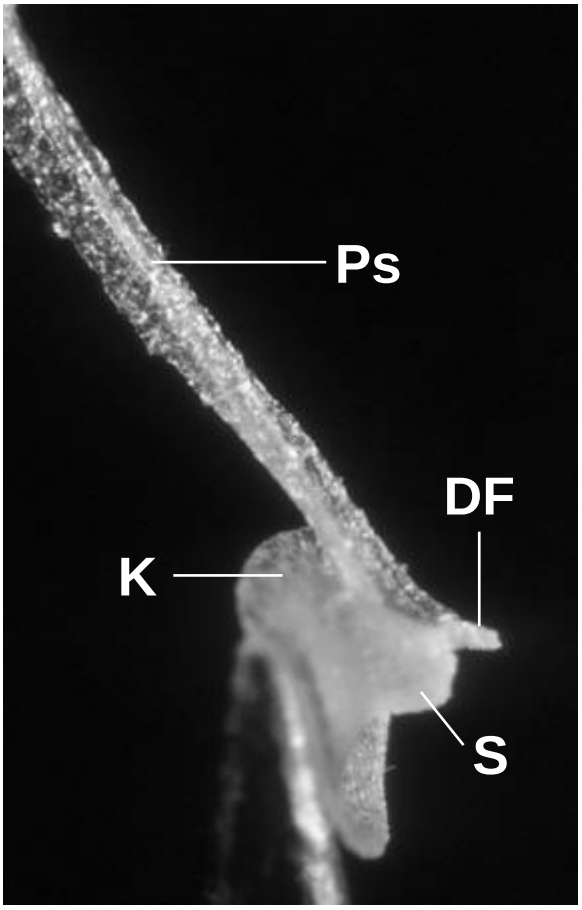
Abb. 14: *P.* ×*hybrida*, Blüte. Voerendaal (NL), 25-5-1996

Abb. 15: von oben nach unten: Pollinarium von *P. chlorantha*, *P.* ×*hybrida* und *P. bifolia*

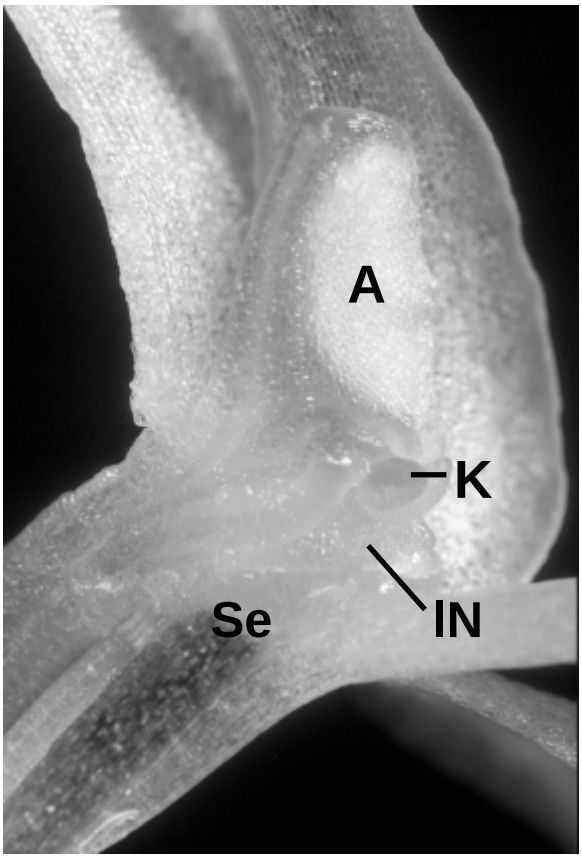




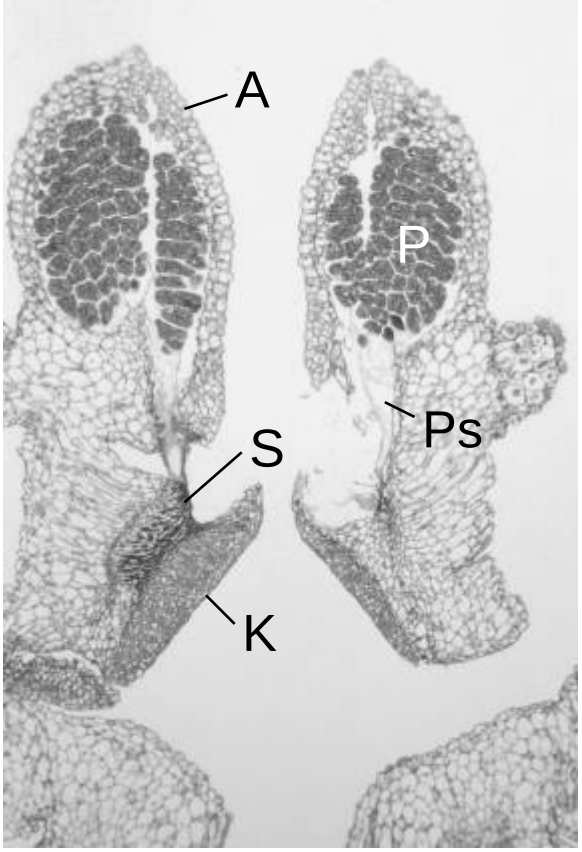
Hinweise zu Abb. 3



Hinweise zu Abb. 4



Hinweise zu Abb. 5



Hinweise zu Abb. 7

View publication stats