

Biostatistische Untersuchungen über *Ophrys bertoloniiformis* O. et E. Danesch

Autor(en): **Gözl, Peter / Reinhard, Hans R.**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse**

Band (Jahr): **85 (1975)**

Heft 1

PDF erstellt am: **17.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-60169>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Biostatistische Untersuchungen über *Ophrys bertoloniiformis* O. et E. Danesch

von Peter Gözl und Hans R. Reinhard

Manuskript eingegangen am 3. November 1974

1. Problemstellung

1.1. Einleitung

In unseren früheren Arbeiten (Gözl und Reinhard 1973; Schmid, Reinhard und Gözl 1974) haben wir anhand von „unkritischem“ Material die Leistungsfähigkeit biostatistischer Methoden im Hinblick auf Sippendiskriminanz und Bastardidentifikation dargelegt. Diese Methoden werden in der vorliegenden Arbeit auf einen umstrittenen Problembereich mediterraner Ophryssippen angewandt. Der Kompliziertheit des Problems entsprechend sahen wir uns veranlasst, die Methoden weiter zu verfeinern und auszubauen. Insbesondere zeigte sich die Notwendigkeit, bei der gleichzeitigen Untersuchung mehrerer Sippen eine Sippendifferenz zur Erfassung und Beurteilung der Verwandtschaftsnähe bzw. Verwandtschaftsferne zu definieren. Zusätzlich haben wir auch qualitative Merkmale als Entscheidungshilfen in die statistische Analyse einbezogen.

1.2. *Ophrys bertoloniiformis* O. et E. Danesch s.l.

Im Jahre 1971 hat das Ehepaar Danesch die Auffassung geäußert, dass die bislang als monotypische Art behandelte *Ophrys bertolonii* Mor. mit einem weiten mediterran-südalpinen Verbreitungsgebiet (vgl. Nelson 1962) keineswegs einheitlich sei. Man habe vielmehr von einer „typischen“ *O. bertolonii* (Verbreitung Apulien–Kalabrien–Sizilien) eine Art *O. bertoloniiformis* mit mehr nördlicher Verbreitung abzutrennen auf Grund eines gut erfassbaren, deutlich eigenständigen Merkmal-komplexes. Die Abtrennung und die Beschreibung dieser neuen Art bezog sich zunächst nur auf eine Sippe aus dem Gebiet des Monte Gargano. Von Reissigl (1972) wurde dann die „bertolonii“-Sippe vom Gardaseegebiet ebenfalls zu *O. bertoloniiformis* gezogen, und zwar als deren *subspecies benacensis* Reissigl.

Nach Ansicht von O. und E. Danesch und von Reisingl soll *O. bertoloniiformis* s.l. als palaeohybride Art zu interpretieren sein mit Beteiligung der „echten“ *O. bertolonii* einerseits und *O. sphecodes* s.l. andererseits, wobei die Frage, welche Sippe aus dem Rassenkreis der *O. sphecodes* mitwirkte, offen blieb. (Übrigens haben schon Moggridge (1871) und Bicknell (1896) die verwandtschaftliche Nähe der ligurischen „*bertolonii*“ zur *O. sphecodes* erkannt: „somewhat resembling *O. aranifera* and, according to Moggridge, closely linked on by intermediates to the forms of *O. aranifera* with pink sepals and purplish lip . . .“)

In der Folge wandte sich vor allem Sundermann (1972) gegen diese Art- und Unterartgründungen Daneschs und Reisingls; er verurteilte die Aufsplitterung dessen, was man bisher als „*O. bertolonii*“ betrachtet hat, in verschiedene spec. beziehungsweise ssp. nov. aufs schärfste.

Angesichts dieser Sachlage entschlossen wir uns, das Problem statistisch anzugehen; in den Jahren 1973 und 1974 haben wir auf verschiedenen Reisen in die entsprechenden Gebiete Material gesammelt und ausgewertet. Dabei bezogen wir auch fragliche „*bertolonii*“-Sippen aus anderen Gebieten (Comersee, Ligurien, Provence, Mallorca) mit in die Untersuchung ein. Wir wollten damit gleich einen grösseren geografischen und genetischen Spielraum und dadurch grössere Allgemeinheit der Resultate erzielen. Es ergaben sich, kurz zusammengefasst, die folgenden Problemstellungen:

1. Unterscheiden sich *O. bertoloniiformis* s.l. und „echte“ *O. bertolonii* (im Danesch'schen Sinn) signifikant voneinander? Wenn ja:
2. Lässt sich die Hypothese, *O. bertoloniiformis* s.l. sei hybridogen (zwischen *O. bertolonii* und *O. sphecodes* s.l.), statistisch untermauern? Wenn ja:
3. Lässt sich feststellen, welche *sphecodes*-Sippe an diesem Hybridisierungsprozess beteiligt war?
4. Inwieweit lassen sich die verschiedenen geografischen *O. bertoloniiformis*-Sippen signifikant unterscheiden? Wie nahe sind sie unter sich verwandt, und rechtfertigt sich die Schaffung von verschiedenen subspecies?

2. Die verwendeten statistischen Verfahren

2.1. Methoden aus früheren Untersuchungen

Kernstücke eines jeden Versuches, Sippen statistisch zu trennen, bleiben die verschiedenen Signifikanztests für die quantitativen Merkmale. Den t-Test führen wir aus praktischen Gründen (Programmierung der Rechananlage, spätere Verwendbarkeit der anfallenden Zahlen für die Berechnung der Sippendifferenz, s.u.) auch dann durch, wenn die Voraussetzungen dafür nicht gegeben sind; in diesen Fällen haben wir die Ergebnisse nachträglich mit anderen Tests überprüft (modifizierter t-Test, Test von Mann-Whitney).

Für die Behandlung komplexerer Fragen (Trennung mehrerer Sippen, Identifizierung hybridogener Formenkreise, Beurteilung von Verwandtschaftsverhältnissen) reichen diese Verfahren aber nicht aus. Wir mussten uns eines Masses für die Grösse der Unterschiede verschiedener Sippen bedienen. Dieses Mass nennen wir Sippendifferenz zu einer bestimmten, im Prinzip willkürlich festlegbaren statistischen Sicherheit S% (z.B. 99%):

2.2. Unsere Sippendifferenz

In die S%-Sippendifferenz zwischen zwei Sippen (z.B. Sippe 1 und Sippe 2) gehen alle auf dem S%-Niveau signifikant voneinander verschiedenen quantitativen Merkmale beider Sippen ein: Es sei i ein solches Merkmal; es seien ferner \bar{x}_{1i} bzw. \bar{x}_{2i} die Mittelwerte, s_{1i} bzw. s_{2i} die Standardabweichungen und n_{1i} bzw. n_{2i} die Anzahl Messungen des Merkmals i in den Stichproben der Sippen 1 bzw. 2. Aus den beiden Standardabweichungen bilden wir vorerst den „gewogenen Mittelwert“ s_i :

$$s_i^2 = \frac{(n_{1i} - 1) s_{1i}^2 + (n_{2i} - 1) s_{2i}^2}{n_{1i} + n_{2i} - 2}$$

Der Betrag der Mittelwertdifferenz wird dann in Einheiten der Grösse s_i gemessen:

$$d_i = |\bar{x}_{1i} - \bar{x}_{2i}| : s_i$$

Die Sippendifferenz $D_{12}(S\%)$ ergibt sich schliesslich durch Summation über alle d_i , welche auf mindestens dem S%-Niveau signifikant verschiedene Merkmale i betreffen:

$$D_{12}(S\%) = \sum_i d_i$$

Zur Illustration möge das folgende Beispiel dienen (vgl. Tabelle 1): Es betrifft unser Merkmal 4 (Sepallänge) und die beiden Sippen 2 (*O. sphecodes*) und 3 (*O. bertolonii*).

Sippe 2: $\bar{x}_{24} = 11.92$; $s_{24} = 1.38$; $n_{24} = 88$
 Sippe 3: $\bar{x}_{34} = 14.81$; $s_{34} = 1.62$; $n_{34} = 19$

Der t-Test, der hier ohne weiteres angewandt werden kann, ergibt für dieses Merkmal 4 einen mit über 99% gesicherten Mittelwertunterschied. Es ergibt sich weiter:

$$s_4^2 = \frac{87 \cdot 1.38^2 + 18 \cdot 1.62^2}{88 + 19 - 2} = 2.03; s_4 = 1.42 \text{ und}$$

$$d_4 = |14.81 - 11.92| : 1.42 = 2.04$$

Diese Grösse d_4 geht als Summand in die Sippendifferenz $D_{23}(99\%)$ ein.

Es ist klar, dass dieser Sippendifferenz keine absolute taxonomische Bedeutung zukommt, denn sie ist von verschiedenen Umständen, die von Fall zu Fall wechseln können, abhängig, in erster Linie natürlich von den gewählten Merkmalen, die man für die betreffende Untersuchung zur Verfügung hat. Da wir aber für unsere Analysen immer dieselben Merkmale gemessen bzw. berechnet haben und Sippen vergleichen, denen dieselben Merkmalskomplexe zukommen (beispielsweise also nicht *Goodyera* und *Ophrys* . . .), haben wir auf die von verschiedenen Autoren vorgenommene „Normierung“ (z.B. Sokal & Sneath, 1963) mittels Division unserer Differenz durch die Anzahl beobachteter Merkmale verzichten können.

Grosse Sippendifferenzen können nach dem bisher Gesagten auf zwei Weisen zustande kommen: Die beiden verglichenen Sippen weisen sehr viele, nicht unbedingt sehr grosse Merkmalsdifferenzen auf, oder sie unterscheiden sich in wenigen Merkmalen, dafür ganz erheblich. Bei Sippen, die verwandtschaftlich weit auseinander liegen, führt eine Kumulierung beider Effekte zu entsprechend grossen Sippendifferenzen!

Unsere Sippendifferenz haben wir auf zwei verschiedene Arten überprüft: Erstens verglichen wir sie mit ähnlichen „Abstandsgrössen“ oder „Ähnlichkeitskoeffizienten“ anderer Autoren (vgl. hierzu den folgenden Abschnitt 2.3.). Zweitens haben wir an verschiedenen bisherigen Vergleichsuntersuchungen mit dem gleichen Merkmalskomplex (Gattung *Ophrys*) Anhaltspunkte für den Zusammenhang zwischen Verwandtschaftsnähe und dazugehöriger Sippendifferenz gewinnen können. Wir konnten etwa folgende „Faustregel“ ermitteln:

1. Für zwei Stichproben aus praktisch identischem Material ergibt sich eine Sippendifferenz $D(99\%)$ von unter 20.
2. Bei zwei nahe verwandten Species oder verschiedenen Subspecies aus Kollektivarten ergibt sich eine $D(99\%)$ von etwa 20 bis 35. (Z.B. *O. sphecodes* ssp. *sphecodes* und *O. atrata*: $D(99\%) = 27$, vgl. unten).
3. Bei weit auseinanderliegenden Arten nimmt die Sippendifferenz rasch zu; sie liegt über 35 (z.B. *O. sphecodes* ssp. *sphecodes* und *O. bertolonii* s.str.: $D(99\%) = 59$, s.u.).

2.3. Vergleich unserer Sippendifferenz mit anderen vergleichbaren Grössen.

An Vorschlägen für die „Abstandsberechnungen“ zwischen verschiedenen Sippen fehlt es nicht (siehe z.B. Sokal & Sneath, 1963). Mit den dort vorgeschlagenen Koeffizienten bzw. „Abständen“ wird aber ein viel umfassenderes Ziel anvisiert als wir es tun: Sie sollen letztlich durch Einbeziehung vieler Rassenkreise zu einer Taxonomie aus dem Computer führen. Sie berücksichtigen – und dies scheint uns ein Mangel zu sein – die Signifikanzen von Merkmalsdifferenzen nur indirekt in abgeschwächter Form und sie sind rechentechnisch sehr aufwendig (sie benötigen teilweise eine „Datennormierung“).

Wir haben versuchsweise die Ergebnisse, die wir mit unserer Sippendifferenz in der vorliegenden Untersuchung erhalten haben, mit dem „Coefficient of resemblance“ (Ähnlichkeitskoeffizient) und mit der „Taxonomic distance“ (taxon. Abstand) verglichen. Dabei stellten wir fest, dass unsere Sippendifferenz mit den beiden

anderen Verwandtschaftsmassen hochkorreliert ist (Korrelationskoeffizienten -0.65 bzw. $0.94!$). Ein weiterer Grund dafür, dass wir von unserer Sippendifferenz nicht abgehen, ist der, dass ihre Berechnung, wenn die t-Teste vorher ohnehin durchgeführt worden sind (s.oben), technisch sehr einfach wird, denn die Summanden d_j unserer Sippendifferenz kommen beim t-Test als Faktoren vor!

2.4. Aufteilung der Sippendifferenz in zwei Komponenten

Wir halten den Vergleich von Verhältnissen bei der Sippentrennung bzw. bei der Verwandtschaftsbeurteilung in einer Hinsicht für etwas aussagekräftiger als den Vergleich absoluter Masse: Eventuelle lokale, z.T. ökologisch, z.T. klimatisch bedingte Grössenunterschiede (z.B. „Hungerformen“ usw.), welche zufällig in Stichproben eingehen, werden durch die Bildung von Verhältnissen eher ausgeglichen! Dies macht sich unter anderem dadurch bemerkbar, dass die Standardabweichungen bei Verhältnissen im allgemeinen kleiner sind als bei absoluten Massen. In diesem Sinne haben wir versuchsweise die Sippendifferenz aufgegliedert in eine „Mass-Differenz“ und eine „Verhältnis-Differenz“ (vgl. Ergebnisse).

2.5. Qualitative Merkmale

An jedem in die betreffende Stichprobe aufgenommenen Individuum wurden verschiedene qualitative Merkmale beurteilt. Eine solche Beurteilung erfolgt recht grob und schematisch; eine starke Differenzierung in mehrere Klassen ist praktisch objektiv nicht möglich. Bei den Beurteilungen ging es nur darum, zu entscheiden, ob ein bestimmtes Merkmal nicht bzw. nur schwach ausgeprägt vorhanden ist (Symbol 0) oder ob das Merkmal deutlich auftritt (Symbol 1); wir nahmen also lediglich eine Zuteilung zu zwei disjunkten Klassen vor. Als Testverfahren, um

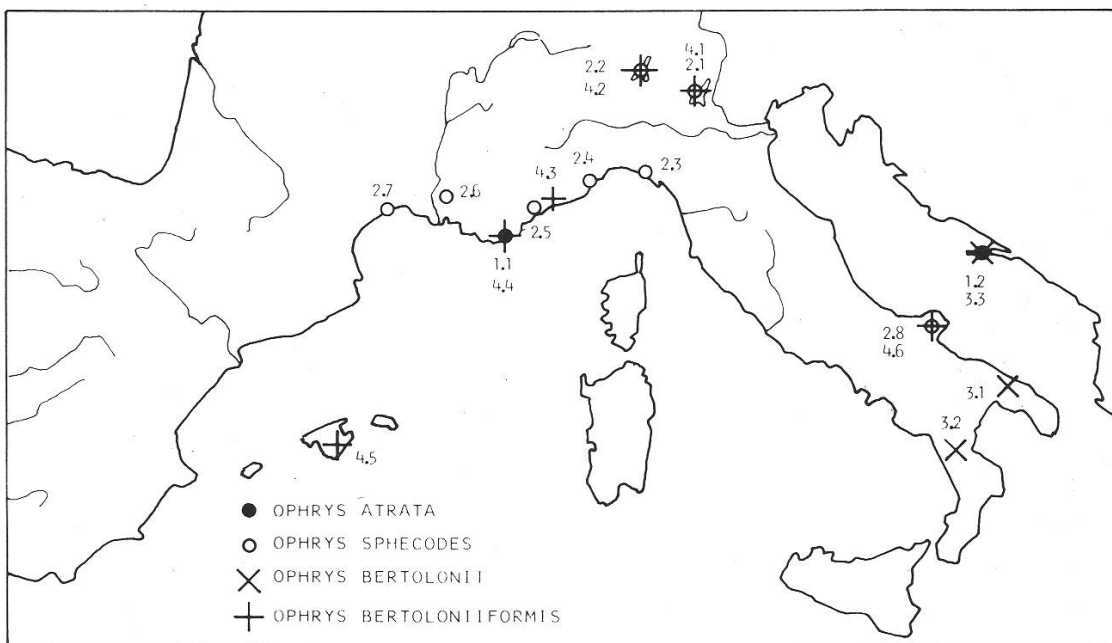


Abb. 1: Herkunft der untersuchten Stichproben.

signifikante Unterschiede der Merkmalverteilung in der einen und der anderen Sippe festzustellen, verwenden wir den χ^2 -Test im Zusammenhang mit 2x2-Kontingenztafeln (vgl. etwa Conover 1971). Wenn die Verschiedenheit eines Merkmals bei zwei Sippen auf dem 99%-Niveau statistisch signifikant wird, steht im entsprechenden Feld (Tabelle 5) das Zeichen +; falls die Signifikanz sogar das 99,9%-Niveau erreicht, das Zeichen *. Geringere oder keine Signifikanz bringt das Zeichen – zum Ausdruck.

Die Ergebnisse der Analyse der qualitativen Merkmale werden im Kapitel 5 gesondert behandelt.

3. Das Untersuchungsmaterial

3.1. Herkunft der Stichproben

Die Nummerierung entspricht derjenigen auf der zugehörigen Karte (Abb. 1):

1. *Ophrys atrata* Lind.
 - 1.1. Hyères (Var, 7.4.73)
 - 1.2. Kučište und Korčula (Dalmatien, 10.4. und 12.4.73)
2. *Ophrys sphecodes* Mill. ssp. *sphcodes*
 - 2.1. Gardone (Gardasee, 20.4.73)
 - 2.2. Griante (Comersee, 3.5.73)
 - 2.3. Lavagna (Ligurien, 7.4.74)
 - 2.4. Borghetto (Ligurien, 5.4.74)
 - 2.5. Tourette-s-Loup (Alpes-Maritimes, 11.4.73 und 3.4.74)
 - 2.6. Fontvieille (Bouches-du-Rhône, 5.4.73)
 - 2.7. Balaruc-les-Bains (Hérault, 3.4.73)
 - 2.8. Bosco Quarto (Monte Gargano, 11.4.74)
3. *Ophrys bertolonii* Mor.
 - 3.1. Ostuni (Apulien, 20.4.73)
 - 3.2. Castrovillari (Kalabrien, 24.4.73)
 - 3.3. Korčula (Dalmatien, 17.4.73)
4. *Ophrys bertoloniiformis* O. et E. Danesch s.l.
 - 4.1. Gardone (Gardasee, 21.4.73)
 - 4.2. Mandello (Comersee, 4.5.73)
 - 4.3. Nizza (Alpes-Maritimes, 12.5.73)
 - 4.4. Hyères (Var, 7.4.73 und 1.4.74)
 - 4.5. Mallorca (12.4.74 und 28.4.74)
 - 4.6. San Marco in L. (Monte Gargano, 16.4.73)

3.2. Das Rohmaterial

Aus Platzgründen ist es nicht möglich, alle gesammelten Messwerte und qualitativen Beobachtungen einzeln zu tabellieren; wir beschränken uns auf die für die statistische Untersuchung wichtigen Parameter: Stichprobenumfänge, Mittelwerte, Standardabweichungen (Tab. 1 und 2) und Anzahl Individuen mit bestimmten qualitativen Merkmalen (Tabelle 3).

Die Arten 1 (*O. atrata*), 2 (*O. sphecodes ssp. sphecodes*) und 3 (*O. bertolonii*) haben wir je zu geschlossenen Gesamtstichproben zusammengefasst. Dieses Vorgehen haben wir einerseits im Hinblick auf die gestellte Aufgabe gewählt, welche ja nur den Vergleich der *O. bertoloniiformis* mit den Gesamtsippen zum Gegenstand hat. Es ist andererseits auch dadurch gerechtfertigt, dass die sippeninternen Vergleiche im wesentlichen sehr kleine Sippendifferenzen erbrachten. Anders liegen die Dinge bei *O. bertoloniiformis*, wo ja eines der anvisierten Ziele gerade der Vergleich der einzelnen Lokalsippen ist; wir führen diese Lokalsippen in Tab. 2 gesondert auf.

Die Merkmale, mit denen wir arbeiteten, sind hier zusammengestellt und durchnummeriert (die Nummern entsprechen denen der Tabellen):

Tabelle 1:

Mittelwerte \bar{x} und Standardabweichungen s (Gesamt-Sippen).

Merkmal	O. atrata n = 25		O. sphecodes n = 88		O. bertolonii n = 19		O. bertoloniiformis n = 85	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
1	24.81	7.08	20.47	5.74	15.53	4.09	15.78	3.86
2	4.32	1.49	4.6	1.67	3.95	1.51	3.49	1.10
3	8.13	3.55	8.24	3.42	6.88	2.96	5.9	1.90
4	12.87	1.17	11.92	1.38	14.81	1.62	13.05	1.323
5	6.93	0.636	6.09	0.631	6.55	0.483	6.238	0.807
6	8.05	0.906	7.88	0.983	9.2	1.15	8.295	1.02
7	4.06	0.565	3.32	0.396	2.9	0.525	3.252	0.547
8	12.18	1.36	11.15	1.042	14.79	1.26	13.33	1.529
9	14.56	1.49	13.12	1.27	14.49	1.18	14.12	1.708
10	1.54	1.09	2.27	0.885	6.22	0.895	5.294	1.195
11	8.7	1.25	7.42	1.3	11.45	0.882	9.55	1.203
12	3.07	0.767	2.201	0.359	3.76	0.352	2.77	0.399
13	4.2	0.635	3.24	0.396	2.65	0.261	3.04	0.451
14	5.34	0.618	4.39	0.407	3.36	0.352	4.12	0.524
15	3.88	0.513	3.58	0.515	3.02	0.32	3.83	0.525
16	6.17	0.808	5.19	0.609	8.29	0.673	6.17	0.639
17	1.87	0.201	1.97	0.228	2.26	0.186	2.11	0.234
18	2.0	0.243	2.4	0.359	3.22	0.414	2.596	0.412
19	0.626	0.0491	0.662	0.0533	0.634	0.0748	0.637	0.0611
20	1.2	0.0968	1.182	0.104	0.982	0.0617	1.062	0.0893
21	0.121	0.0792	0.201	0.0712	0.411	0.0456	0.395	0.0612
22	0.715	0.0745	0.663	0.0831	0.774	0.0297	0.718	0.0551
23	0.735	0.168	0.682	0.0997	1.43	0.14	0.924	0.148
24	1.44	0.145	1.242	0.126	1.09	0.0794	1.082	0.0926
25	1.068	0.145	1.073	0.115	1.002	0.0864	0.985	0.0992
26	0.480	0.0577	0.467	0.0531	0.454	0.0434	0.445	0.0551
27	1.32	0.193	1.535	0.234	1.112	0.130	1.356	0.18
28	2.08	0.328	2.39	0.257	2.212	0.173	2.249	0.281
29	4.195	1.077	5.18	0.831	3.94	0.28	4.86	0.558
30	6.77	1.097	6.74	1.13	9.427	1.51	7.886	1.282
31	0.939	0.095	0.831	0.11	0.708	0.0744	0.830	0.144
32	6.17	1.068	4.72	0.649	4.664	0.732	5.263	1.04

Tabelle 2:

Mittelwerte \bar{x} und Standardabweichungen s (bertoloniiformis-Sippen verschiedener Orte).

Merkmal	Insubrien n = 24		Nizza n = 11		Hyères n = 16		Mallorca n = 22		Gargano n = 12	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
1	17.93	3.93	14.65	3.54	14.45	2.54	—	—	13.63	3.01
2	2.92	0.88	4.09	1.3	3.5	0.85	—	—	4.08	1.00
3	6.02	2.22	5.45	2.19	5.65	1.08	—	—	6.29	1.54
4	12.49	1.05	12.39	0.976	14.56	0.83	13.35	1.28	12.21	0.862
5	6.01	0.604	5.59	0.931	6.63	0.603	6.78	0.684	5.78	0.678
6	8.47	1.02	7.68	0.855	9.04	1.02	8.39	0.743	7.35	0.627
7	3.3	0.427	2.86	0.38	3.64	0.56	3.28	0.586	2.95	0.46
8	13.42	1.18	10.95	0.969	14.35	0.983	14.13	1.303	12.52	0.591
9	14.65	1.41	11.64	1.48	15.8	1.08	13.87	1.07	13.58	1.02
10	5.41	1.19	3.65	0.356	5.69	1.067	6.03	0.928	4.7	0.426
11	9.94	1.27	8.38	0.525	9.9	1.32	9.83	1.03	8.88	0.71
12	2.8	0.315	2.28	0.256	3.16	0.307	2.77	0.317	2.66	0.394
13	3.04	0.483	2.86	0.446	3.24	0.425	3.11	0.37	2.81	0.472
14	4.11	0.614	4.14	0.42	4.35	0.495	4.26	0.34	3.53	0.308
15	3.9	0.508	3.74	0.403	3.88	0.434	4.15	0.394	3.13	0.317
16	6.51	0.453	5.47	0.388	6.7	0.302	5.7	0.528	6.29	0.545
17	2.1	0.201	2.25	0.259	2.21	0.221	1.99	0.252	2.12	0.147
18	2.59	0.37	2.71	0.351	2.53	0.385	2.63	0.521	2.54	0.39
19	0.678	0.057	0.62	0.0546	0.62	0.0491	0.632	0.0664	0.602	0.0396
20	1.095	0.0871	1.06	0.0939	1.1	0.055	0.985	0.077	1.09	0.0663
21	0.401	0.0701	0.336	0.0403	0.401	0.0701	0.426	0.0424	0.375	0.0284
22	0.74	0.0534	0.768	0.0382	0.689	0.0681	0.696	0.0368	0.71	0.0349
23	0.934	0.108	0.805	0.0897	0.997	0.20	0.898	0.121	0.962	0.166
24	1.06	0.0756	1.11	0.0429	1.13	0.0768	1.03	0.0679	1.14	0.143
25	0.932	0.0517	1.14	0.108	1.02	0.069	0.945	0.0856	0.976	0.063
26	0.411	0.0389	0.481	0.0595	0.421	0.0485	0.49	0.042	0.426	0.0358
27	1.303	0.142	1.41	0.161	1.35	0.142	1.49	0.178	1.17	0.0932
28	2.35	0.272	2.42	0.232	2.13	0.158	2.06	0.264	2.4	0.264
29	4.86	0.738	4.82	0.405	4.56	0.404	5.15	0.391	4.78	0.522
30	7.80	1.26	7.26	0.887	8.25	1.24	8.62	1.27	6.79	0.606
31	0.823	0.148	0.84	0.127	0.891	0.133	0.774	0.133	0.857	0.164
32	5.27	0.85	4.1	0.6551	5.8	0.957	5.58	1.15	5.03	0.748

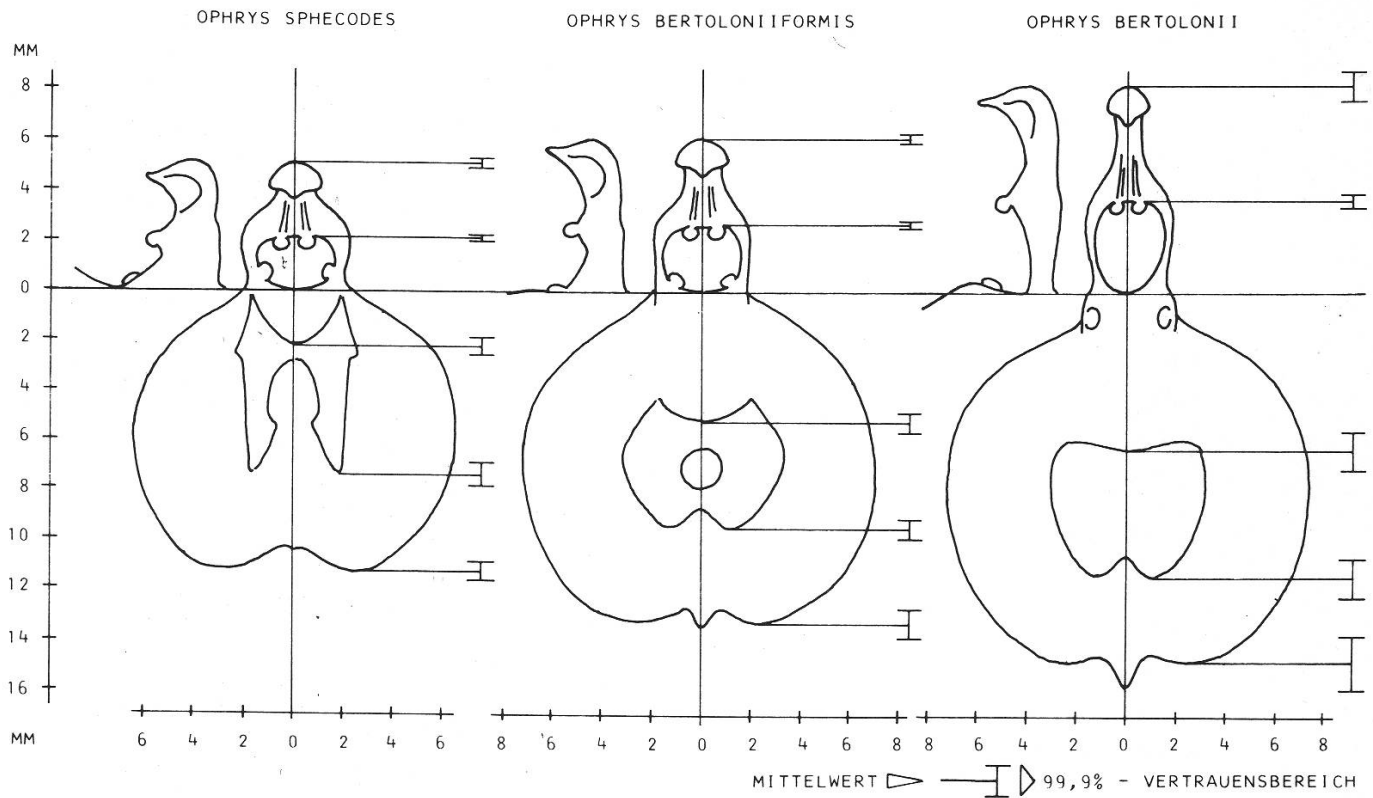


Abb. 2:

Aus den Mittelwerten gewonnene durchschnittliche Lippen- und Säulenform.
Den Längenmassen sind die 99,9%-Vertrauensbereiche angefügt.

Tabelle 3:

Anzahl Merkmalsträger (Gesamt-Sippen).

Merkmal	O. atrata		O. sphecodes		O. bertolonii		O. bertoloniiformis	
	0	1	0	1	0	1	0	1
33	25	0	88	0	4	15	16	69
34	25	0	88	0	14	5	51	34
35	1	24	0	88	7	12	34	51
36	11	14	50	38	18	1	56	29
37	25	0	80	8	16	3	67	18
38	25	0	88	0	0	19	59	26
39	0(3)	25(22)	76(88)	12(0)	1(19)	18(0)	29(82)	56(3)
40	0	25	36	52	19	0	69	16
41	25(24)	0(1)	86(61)	2(27)	2(0)	17(19)	40(0)	45(85)
42	—	—	—	—	19	0	74	11
43	0	25	39	49	15	4	71	14
44	0	25	0	88	19	0	85	0

Für gewisse Vergleiche mussten die Klassengrenzen anders gewählt werden, die entsprechenden veränderten Anzahlen der Merkmalsträger sind in Klammern beigefügt.

a) *Masse*

1. Pflanzenhöhe in cm
2. Blütenzahl
3. Blütenstandlänge in cm
4. Sepallänge in mm
5. Sepalbreite in mm
6. Petallänge in mm
7. Petalbreite in mm
8. Lippenlänge in mm
9. Lippenbreite in mm
10. Länge des Basalfeldes in mm
11. Mallänge in mm
12. Höhe der Narbenhöhle in mm
13. Breite der Narbenhöhle in mm
14. Grösste Breite des Narbenkopfes in mm
15. Basale Breite des Narbenkopfes in mm
16. Säulenhöhe in mm

b) *Verhältnisse*

17. Sepallänge : Sepalbreite
18. Petallänge : Petalbreite
19. Petallänge : Sepallänge
20. Lippenbreite : Lippenlänge
21. Basalfeldlänge : Lippenlänge
22. Mallänge : Lippenlänge
23. Höhe der Narbenhöhle : Breite der Narbenhöhle
24. Grösste Breite Narbenkopf : Basisbreite Narbenkopf
25. Sepallänge : Lippenlänge
26. Sepalbreite : Lippenbreite
27. Petallänge : Säulenhöhe
28. Säulenhöhe : Höhe der Narbenhöhle
29. Lippenlänge : Höhe der Narbenhöhle
30. Petallänge : (Lippenbreite : Lippenlänge) in mm
31. (Sepallänge : Sepalbreite) : (Petallänge : Petalbreite)
32. Lippenlänge : (Petallänge : Petalbreite) in mm

c) *Qualitative Merkmale*

(In der entsprechenden Tabelle 3 sind die gegensätzlichen Merkmalspaare durch die Zeichen 0 und 1 charakterisiert; die 0 entspricht der ersten hier angeführten Merkmalsausprägung, die 1 der zweiten).

33. Sepalfarbe grün – blumenblattartig (weiss, rosa, rot)
34. Petalbehaarung nicht vorhanden – vorhanden
35. Petalrand ungewellt – gewellt
36. Petalstellung vorwärts/seitwärts – rückwärts
37. Lippe ungelappt – dreilappig
38. Lippe nicht kahnartig aufgewölbt – aufgewölbt

- 39. Lippe kaum behaart – deutlich behaart
- 40. Höcker nicht vorhanden – vorhanden
- 41. Anhängsel nicht/ganz schwach – deutlich ausgebildet
- 42. Anhängselstellung vorwärts – abwärts
- 43. Malgliederung schwach – ausgeprägt
- 44. Basalfeldumrahmung nicht vorhanden – vorhanden

4. Ergebnisse der Analyse der quantitativen Merkmale

4.1. Vergleich der vier Gesamtsippen

Wir haben in einer ersten Phase der Untersuchung zunächst die aus verschiedenen geografischen Räumen stammenden Sippen von *O. bertoloniiformis* s.l. zusammengefasst. Dabei ergeben sich aus den Tabellen und Grafiken die folgenden

Feststellungen:

- 1) *O. sphecodes* ssp. *sphecodes* und *O. bertolonii* s.str. weisen sehr viele hochsignifikant verschiedene Merkmale auf und liegen weit auseinander. Praktisch gleich fällt der Vergleich zwischen *O. atrata* und *O. bertolonii* aus (Sippendifferenzen von der Grössenordnung 60, vollständiges Auseinanderfallen der entsprechenden Diagramm-Teile in den beiden Zweier- und den beiden Stern-Diagrammen; nicht einmal die 95%-Vertrauensbereiche weisen Berührung auf).
- 2) Die Unterschiede zwischen *O. sphecodes* ssp. *sphecodes* und *O. atrata* sind wohl deutlich ausgeprägt, aber viel kleiner als bei beiden vorherigen Vergleichen (Sippendifferenz 27).
- 3) *O. bertoloniiformis* s.l. (zusammengefasst) weist von jeder der drei Vergleichs-sippen (*atrata*, *sphecodes*, *bertolonii*) je eine fast gleichgrosse Sippendifferenz von 29 bis 33 auf. Diese Grössenordnung ist etwa halb so gross wie diejenige der Sippendifferenzen zwischen *O. sphecodes* bzw. *O. atrata* und *O. bertolonii*.

Diese Feststellungen geben Anlass zu einer Reihe von ersten

Folgerungen:

- 1) *O. bertoloniiformis* s.l. ist so deutlich und in so vielen verschiedenen Merkmalen gegenüber *O. bertolonii* s.str. einerseits, gegenüber *O. sphecodes* bzw. *atrata* andererseits abgesetzt, dass die Schaffung der Art *O. bertoloniiformis* O. et E. Danesch unseres Erachtens zu Recht erfolgt ist (vgl. Problemstellung 1. Teil).

2) Die ermittelten Sippendifferenzen legen augenfällig nahe, dass die Hypothese der hybridogenen Natur von *O. bertoloniiiformis* zutrifft. Dagegen ist auf Grund der vorliegenden Zahlen nicht zu entscheiden, welche Sippe aus dem Rassenkreis der *O. sphecodes* s.l. nebst *O. bertolonii* s.str. beteiligt war; es kommt mit gleicher Wahrscheinlichkeit *O. sphecodes* ssp. *sphecodes* oder *O. atrata* in Frage, oder gar eine nicht mehr rezente „Ur-sphecodes“.

Weil sich diese Frage nicht schlüssig abklären lässt, haben wir der Einfachheit und der Arbeitersparnis halber *O. atrata* aus den weiteren Untersuchungen weggelassen. (Vgl. Problemstellung 2. und 3. Teil).

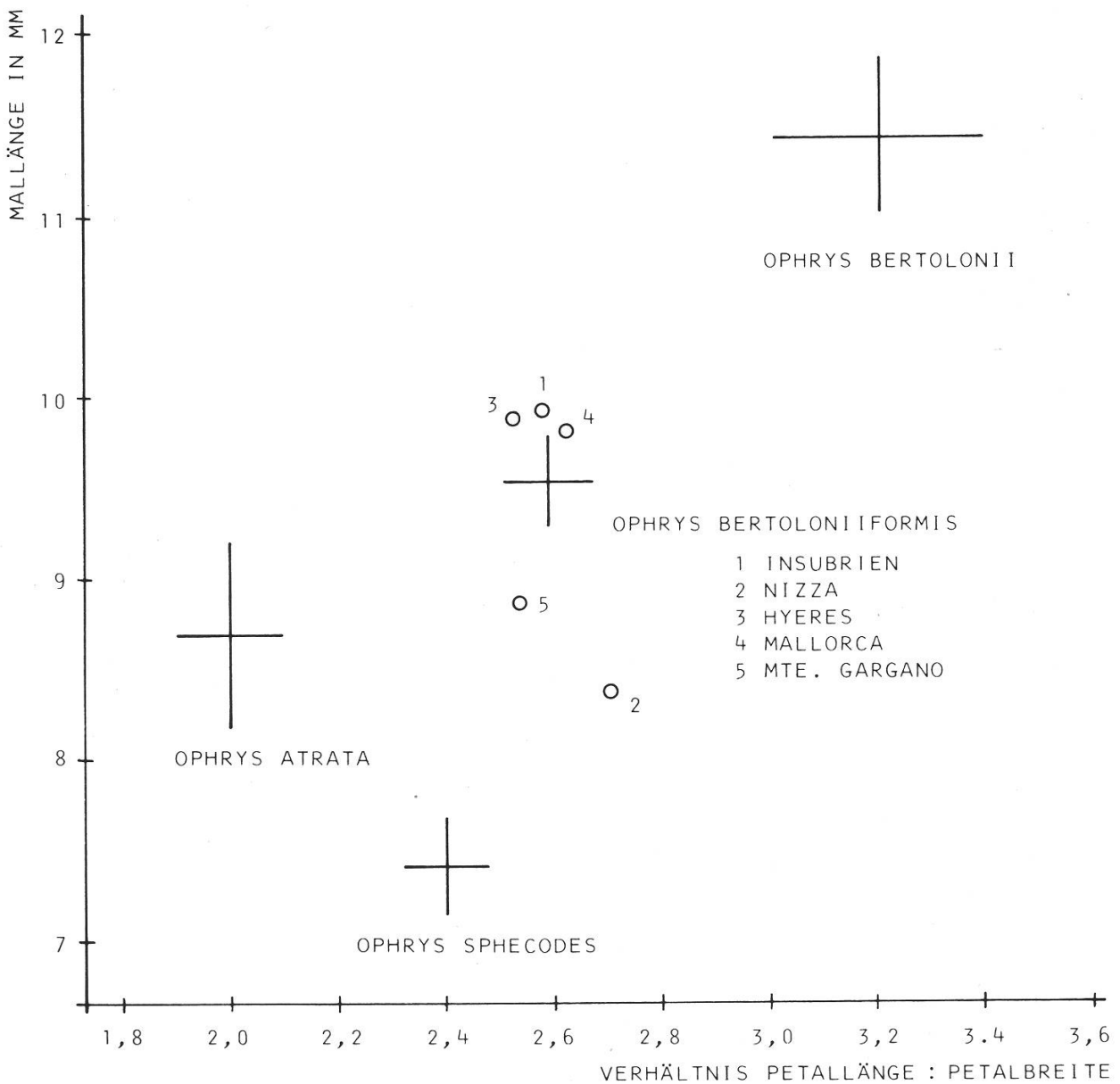


Abb. 3:

Zweierdiagramm mit den Mittelwerten von Mallänge und Verhältnis Petallänge zu Petalbreite. Die Länge der Kreuzarme entspricht dem 95%-Vertrauensbereich.

3) Beide obigen Folgerungen werden nicht nur durch die Sippendifferenzen nahegelegt; sie ergeben sich auch aus der Tatsache, dass fast alle Merkmale von *O. bertoloniiformis* intermediär liegen und sich zusätzlich gegenüber den elterlichen Merkmalen signifikant abheben. Hierzu haben wir mit entsprechenden Vertrauensbereichen zwei Zweier- und zwei Sterndiagramme (Abb. 3 bis 6) mit einer willkürlichen Merkmalauswahl zusammengestellt. Sie sprechen eine eindeutige Sprache: Alle drei Sippen fallen deutlich in allen betrachteten Merkmalen auseinander! (Vergl. auch Abb. 2).

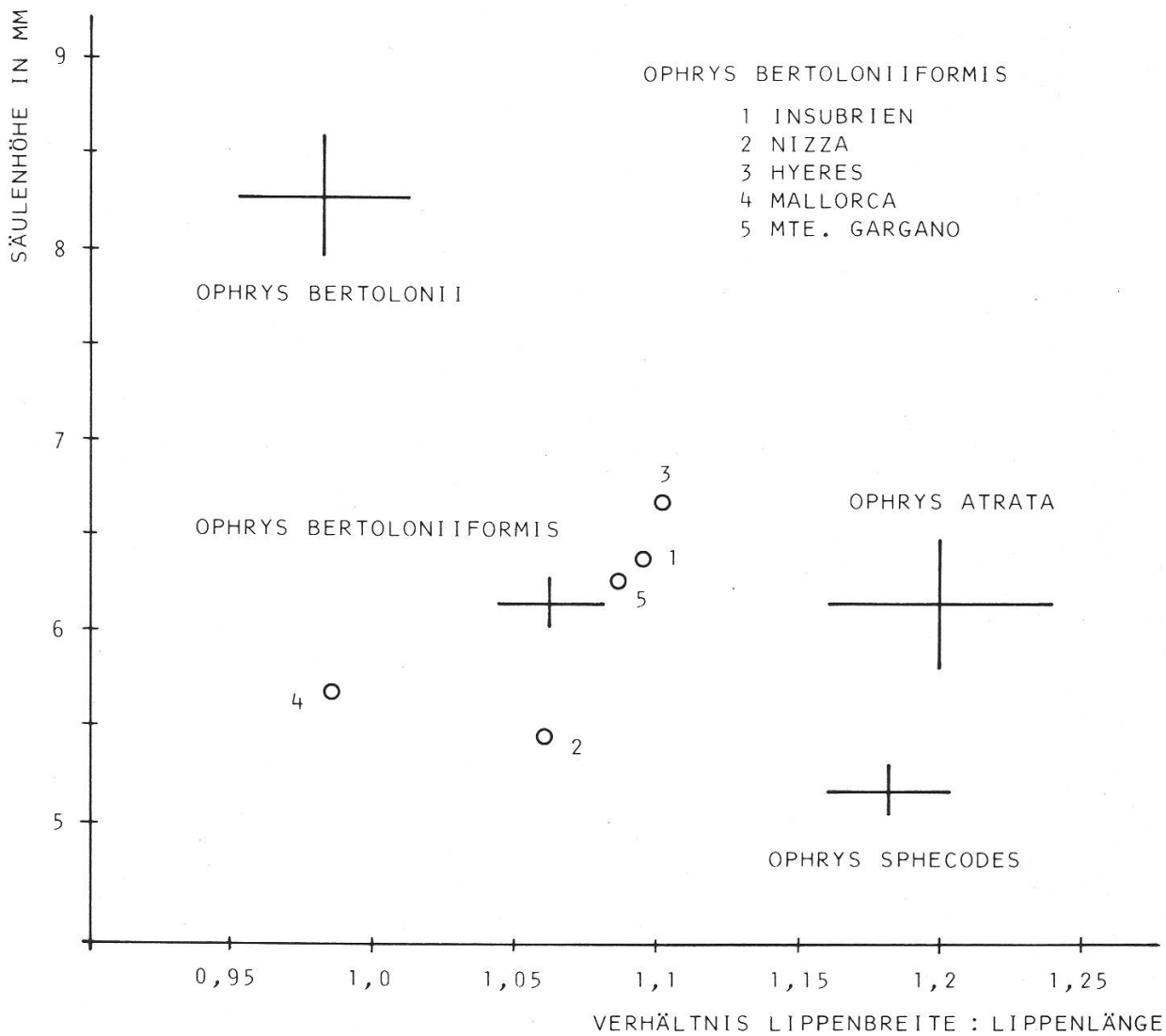


Abb. 4:

Zweierdiagramm mit den Mittelwerten von Säulenhöhe und Verhältnis Lippenbreite zu Lippenlänge. Die Länge der Kreuzarme entspricht dem 95%-Vertrauensbereich.

4) Versucht man, die interessierenden Verhältnis-Differenzen in einem dreidimensionalen Raum als Abstände von „Sippen-Punkten“ zur Darstellung zu bringen, so ergibt sich ganz zwanglos die Situation von Abb. 7 (wir kommen im Abschnitt 4.2. auf diese Zeichnung zurück). Die diversen *O. bertoloniiformis* können – in richtigen gegenseitigen Abständen – in der x-y-Ebene untergebracht werden, während *O. bertolonii* bzw. *O. sphecodes* – ebenfalls einigermaßen abstandsgerecht – oberhalb bzw. unterhalb dieser Ebene plaziert werden können: Eine weitere kräftige Stütze zugunsten der hybridogenen Natur von *O. bertoloniiformis*!

4.2. Untersuchung der diversen geografischen Sippen von *O. bertoloniiformis*

In der zweiten Phase unserer statistischen Analyse haben wir die verschiedenen geografischen Sippen von *O. bertoloniiformis* einerseits mit jeder der Elternsippen, andererseits gegenseitig unter sich, verglichen. Dabei ergaben sich folgende

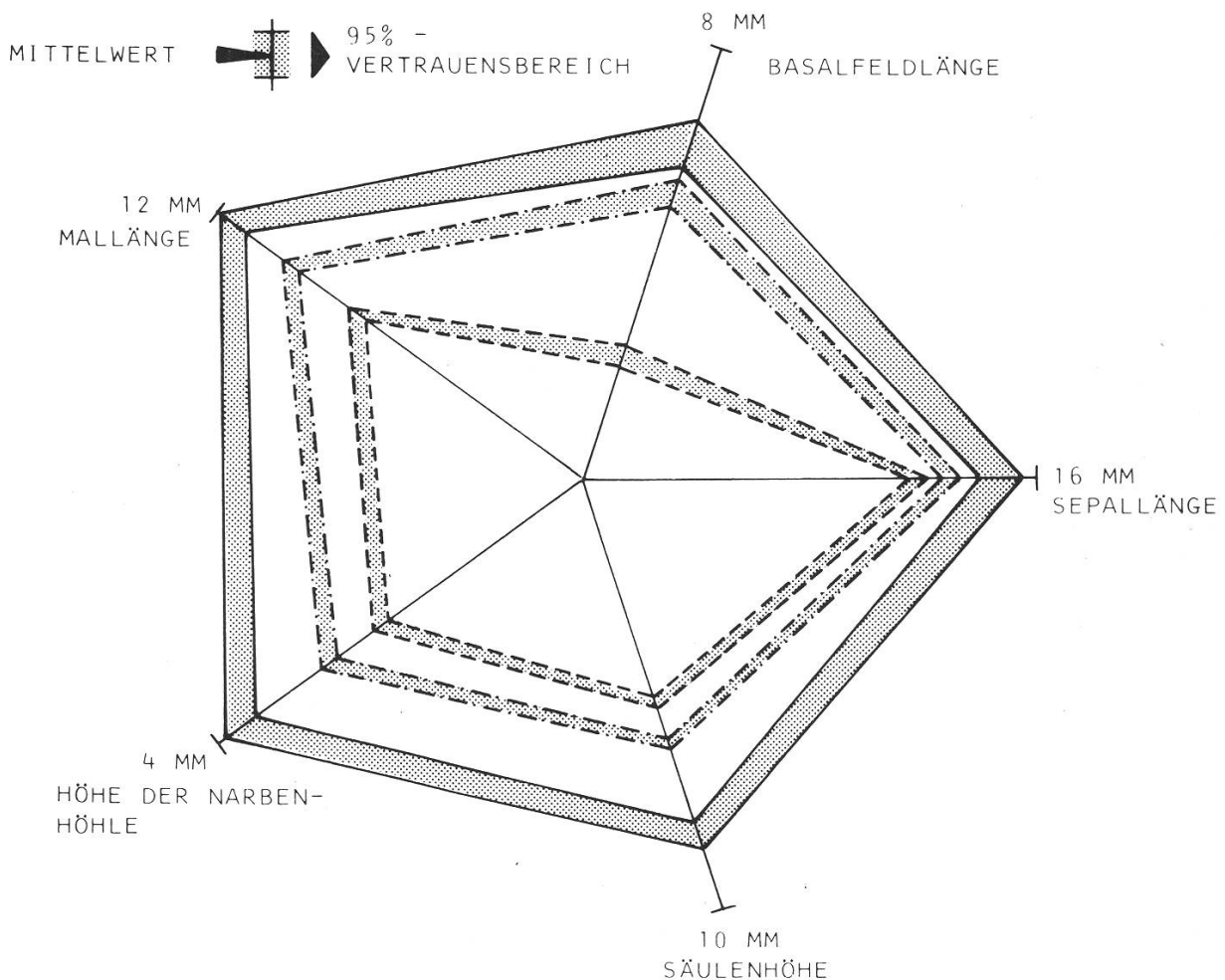


Abb. 5:
Sterndiagramm mit den Mittelwerten und den 95%-Vertrauensbereichen von fünf Massen.

Feststellungen:

- 1) Jede einzelne dieser Sippen ist ihrerseits wieder etwa gleich weit von *O. sphecodes* bzw. *O. bertolonii* entfernt; eine eigentümliche Ausnahme bildet die Sippe aus der Gegend von Nizza, welche deutlich näher bei *O. sphecodes* liegt. Wir kommen später darauf zurück.
- 2) Die „Verhältnis-Differenzen“ zwischen *O. bertoloniiformis* und den beiden Ausgangssippen sind fast konstant und zeigen, dass Verhältnisse ökologisch oder klimatisch bedingte Grössenunterschiede ausgleichen können – eine Tatsache, auf die schon früher hingewiesen worden ist. Wesentlich anders wird das Bild, das sich aus den Verhältnis-Differenzen ergeben kann, jedoch nicht.

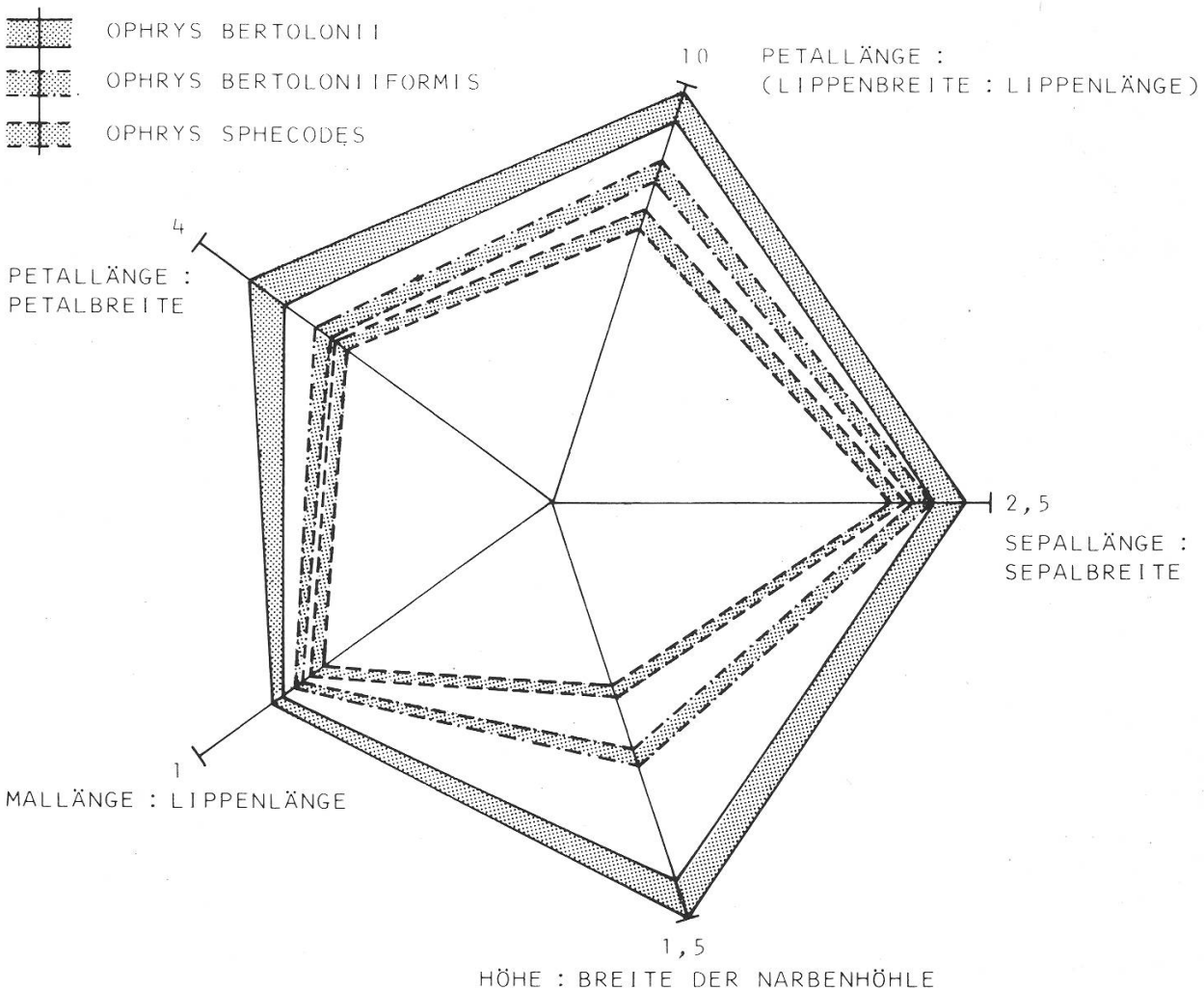


Abb. 6:

Sterndiagramm mit den Mittelwerten und den 95%-Vertrauensbereichen von fünf Verhältnissen.

3) Die *bertoloniiformis*-internen Differenzen sind (wiederum mit Ausnahme der Nizza-Sippe) durchwegs kleiner als die Differenzen zu den Ausgangssippen; dieser Effekt wird durch die Verhältnisdifferenzen noch augenfälliger zum Ausdruck gebracht.

Aus diesen Feststellungen ergeben sich

Folgerungen:

Tabelle 4:
Sippendifferenzen (auf ganze Zahlen gerundet)

Verglichene Sippen:		„Mass-Differenz“	„Verhältnis-Differenz“	Gesamt-Sippen-Differenz
O. atrata	– O. sphecodes ssp. sphecodes (gesamt)	16	11	27
	– O. bertolonii	28	27	55
	– O. bertoloniiformis gesamt	14	18	32
O. sphecodes	– O. bertolonii	33	26	59
	– O. bertoloniiformis gesamt	15	14	29
O. bertolonii	– O. bertoloniiformis gesamt	16	14	30
O. sphecodes	– O. bertoloniiformis Insubrien (Garda/Como)	16	13	29
	– O. bertoloniiformis Nizza	8	10	18
	– O. bertoloniiformis Hyères	23	14	37
	– O. bertoloniiformis Mallorca	17	14	31
	– O. bertoloniiformis Gargano	13	12	25
O. bertolonii	– O. bertoloniiformis Insubrien	19	16	35
	– O. bertoloniiformis Nizza	31	17	48
	– O. bertoloniiformis Hyères	15	16	31
	– O. bertoloniiformis Mallorca	18	16	34
	– O. bertoloniiformis Gargano	19	14	33
O. bertoloniiformis Insubrien	– O. bertoloniiformis Nizza	14	11	25
	– O. bertoloniiformis Hyères	7	4	11
	– O. bertoloniiformis Mallorca	3	6	9
	– O. bertoloniiformis Gargano	9	3	12
O. bertoloniiformis Nizza	– O. bertoloniiformis Hyères	24	10	34
	– O. bertoloniiformis Mallorca	14	13	27
	– O. bertoloniiformis Gargano	12	10	22
O. bertoloniiformis Hyères	– O. bertoloniiformis Mallorca	6	9	15
	– O. bertoloniiformis Gargano	19	4	23
O. bertoloniiformis Mallorca	– O. bertoloniiformis Gargano	14	9	23

- 1) Für jede Einzelsippe trifft unseres Erachtens separat zu, was über die hybridogene Natur der Gesamtsippe von *O. bertolonii* oben gesagt wurde: Zweifel sind kaum mehr möglich.
- 2) Die vergleichsweise kleinen internen Differenzen sowie die Möglichkeit der massstabsgetreuen Abbildung in der x-y-Ebene eines räumlichen Koordinatensystems (Abb. 7, vgl. auch Abschnitt 4.1.) zeigen, dass alle diese gemäss früherer Beurteilung zum „bertolonii-Komplex“ gehörigen Sippen zu der neugeschaffenen *O. bertolonii* O. et E. Danesch zu rechnen sind!
Wir haben sie deshalb in der Abfassung dieser Arbeit von Anfang an so bezeichnet, was vielleicht da und dort Erstaunen ausgelöst haben mag, nachträglich aber seine Rechtfertigung findet.

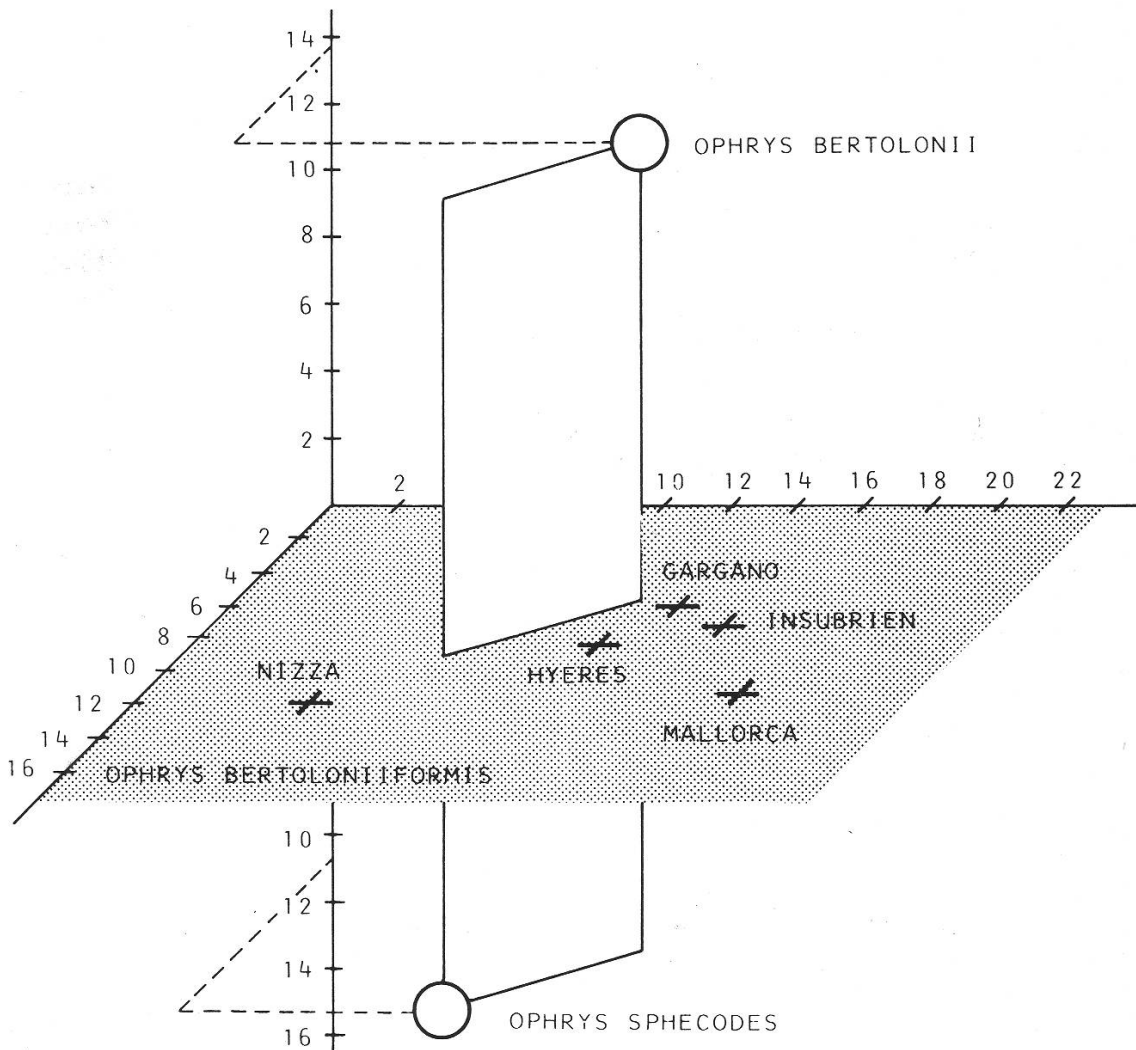


Abb. 7: Darstellung der „Verhältnis-Differenzen“.

3) Sowohl die Differenzen zu den Ausgangssippen wie auch die internen Sippendifferenzen zeigen für keine der Sippen irgendeine besondere Tendenz; sie lassen auch keinen Hiatus zwischen der einen oder der anderen Gruppierung erkennen. Die Schaffung von Subspecies erscheint uns daher ungerechtfertigt. Eine markante, sich aufdrängende Unterteilung ist nicht zu erkennen, auch wenn die eine Sippe (etwa diejenige von Nizza) näher bei *O. sphecodes*, eine andere (etwa von Hyères) näher bei *O. bertolonii* liegt. Insbesondere weisen wir darauf hin, dass die Differenz zwischen der (ursprünglich beschriebenen) *ssp. bertoloniiformis* vom Gargano und der (später geschaffenen) *ssp. benacensis* aus Insubrien ausserordentlich klein ist. (Vgl. Problemstellung 4. Teil).

Im folgenden Abschnitt 5 über qualitative Merkmale und ihre Analyse werden sich zu den vorliegenden Ergebnissen und Folgerungen noch gewisse Modifikationen ergeben, die aber nichts Entscheidendes mehr an den hier gemachten Bemerkungen ändern!

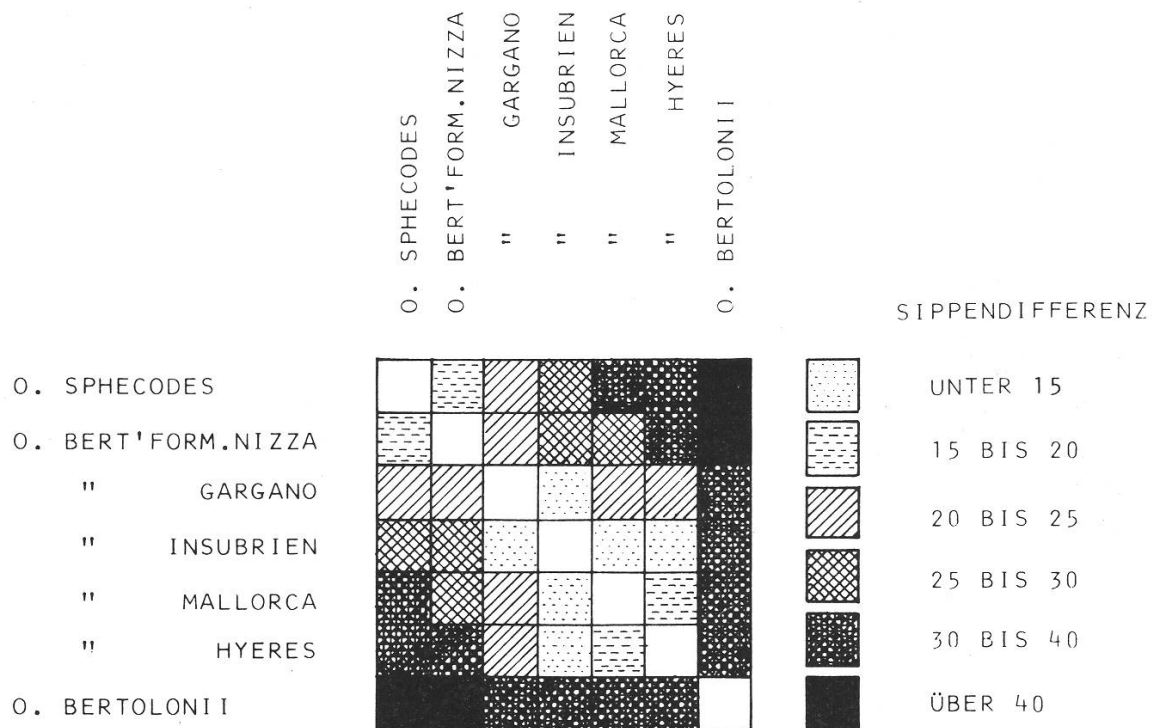


Abb. 8:

Vereinfachte Matrix der Sippendifferenzen zur Veranschaulichung der Verwandtschaftsnähen.

5. Die Analyse der qualitativen Merkmale

Die Tabelle 5 gibt Aufschluss über die Art, Anzahl und Signifikanz der qualitativen Merkmalsunterschiede und erhellt das wichtigste und auffälligste, aber sicher nicht überraschende Resultat der Untersuchung:

Während *O. bertoloniiformis* (Gesamtsippe) und ihre lokalen Sippen in Bezug auf die quantitativen Merkmale näher an *O. sphecodes* stehen, werden sie durch die qualitativen Merkmale stark in die Nähe der *O. bertolonii* gerückt. Die Anzahl der hochsignifikanten qualitativen Merkmalsunterschiede ist zwischen den Gesamtsippen der *O. bertoloniiformis* und *O. sphecodes* um ein Vielfaches grösser als

Tabelle 5:
Signifikanz der qualitativen Merkmalsunterschiede.

		33 Sepalfarbe	34 Petalbehaarung	35 Petalrand	36 Petalstellung	37 Lippenlappung	38 Lippenwölbung	39 Lippenbehaarung	40 Höcker	41 Anhängselgrösse	42 Anhängselstellung	43 Malgliederung	44 Basalfeldrahmung
- keine Signifikanz													
+ 99% Signifikanz													
* 99,9% Signifikanz													
<i>O. atrata</i>	- <i>O. sphecodes</i> ssp. <i>sphecodes</i>	-	-	-	-	-	-	*	*	+		*	-
	- <i>O. bertolonii</i>	*	+	+	*	-	*	*	*	*		*	*
	- <i>O. bertoloniiformis</i> gesamt	*	*	*	-	-	+	*	*	*		*	*
<i>O. sphecodes</i>	- <i>O. bertolonii</i>	*	*	*	*	-	*	*	*	*		*	*
	- <i>O. bertoloniiformis</i> gesamt	*	*	*	+	-	*	*	*	*		*	*
<i>O. bertolonii</i>	- <i>O. bertoloniiformis</i> gesamt	-	-	-	+	-	*	-	-	+		-	-
<i>O. sphecodes</i>	- <i>O. bertoloniiformis</i> Insubrien	*	*	*	-	-	-	*	-	*		+	*
	- <i>O. bertoloniiformis</i> Nizza	*	+	-	-	-	-	-	+	*		+	*
	- <i>O. bertoloniiformis</i> Hyères	*	+	-	*	-	*	*	*	*		+	*
	- <i>O. bertoloniiformis</i> Mallorca	*	*	*	-	*	*	*	*	*		+	*
	- <i>O. bertoloniiformis</i> Gargano	*	*	-	-	-	*	*	+	*		+	*
<i>O. bertolonii</i>	- <i>O. bertoloniiformis</i> Insubrien	-	+	-	*	-	*	-	*	+		-	-
	- <i>O. bertoloniiformis</i> Nizza	-	-	-	-	-	*	*	-	-		-	-
	- <i>O. bertoloniiformis</i> Hyères	-	-	-	-	-	-	-	-	*		-	-
	- <i>O. bertoloniiformis</i> Mallorca	-	-	-	-	+	*	+	-	+		+	-
	- <i>O. bertoloniiformis</i> Gargano	+	-	-	-	-	*	-	-	-	+	-	-
<i>O. bertoloniiformis</i> Insubrien	- <i>O. bertoloniiformis</i> Nizza	-	+	-	-	-	-	*	-	+		-	-
	- <i>O. bertoloniiformis</i> Hyères	-	*	*	*	-	*	+	*	-		-	-
	- <i>O. bertoloniiformis</i> Mallorca	+	+	-	+	*	-	+	*	-		+	-
	- <i>O. bertoloniiformis</i> Gargano	+	-	+	+	-	*	-	-	-		-	-
<i>O. bertoloniiformis</i> Nizza	- <i>O. bertoloniiformis</i> Hyères	-	-	+	+	-	*	*	-	+		-	-
	- <i>O. bertoloniiformis</i> Mallorca	-	-	-	-	*	-	+	-	+		+	-
	- <i>O. bertoloniiformis</i> Gargano	*	-	+	-	-	+	*	-	-		-	-
<i>O. bertoloniiformis</i> Hyères	- <i>O. bertoloniiformis</i> Mallorca	-	-	+	+	+	*	-	-	-		-	-
	- <i>O. bertoloniiformis</i> Gargano	*	-	-	+	-	-	-	-	-		-	-
<i>O. bertoloniiformis</i> Mallorca	- <i>O. bertoloniiformis</i> Gargano	*	-	-	-	*	+	-	-	-	+	-	-

zwischen *O. bertolonii* und *O. bertolonii*. Auch jede einzelne lokale *bertolonii*-Sippe steht für sich der *O. bertolonii* bedeutend näher als der *O. sphecodes*.

Diese Sachlage macht es verständlich, dass der *bertolonii*-Komplex bis vor kurzem als einheitliche monotypische Art angesehen worden ist. Die weitgehende Übereinstimmung von verschiedenen in die Augen springenden qualitativen Merkmalen bei *O. bertolonii* und *O. bertolonii* hat dazu geführt, bei der taxonomischen Beurteilung andere charakteristische Merkmale, so vor allem Massdifferenzen bei Säule und Narbenhöhle, kaum zu beachten und Unterschiede in der Lippenkrümmung unterzubewerten.

Obschon die geringen Unterschiede qualitativer Art es nahelegen würden, die *bertolonii*-Sippen als *ssp.* der *O. bertolonii* zu behandeln, erscheint uns dies wegen der mit einem sehr hohen Wahrscheinlichkeitsgrad nachgewiesenen hybriden Abstammung von zwei anerkannt guten Arten nicht gerechtfertigt.

Die lokalen *bertolonii*-Sippen unterscheiden sich in den qualitativen Merkmalen in wechselndem Grad und in wechselnden Kombinationen (vgl. Tab. 5). Es ist aber nicht aussergewöhnlich, dass bei örtlich getrennten, ± isolierten Populationen Allele gewisser Merkmale unterschiedlich verteilt sind – eine Feststellung, die sowohl für die quantitativen wie auch die qualitativen Merkmale zutrifft.

So kommt z.B. die nicht aufgewölbte Lippe in allen betrachteten Populationen vor, in Insubrien und Nizza aber besonders häufig, bei Hyères dagegen relativ selten. Ähnlich verhält es sich mit der Dreilappigkeit der Lippe (häufig in Mallorca, selten in den übrigen Populationen) oder der Grünfärbung des Perigons, welche am Monte Gargano am stärksten ausgeprägt ist. Es würde zu weit führen, wenn die Häufung des einen oder anderen Allels in lokalen Populationen jedesmal Anlass zu einer Aufspaltung in Unterarten geben würde. Das gilt besonders, wenn keine dieser Populationen sich von den übrigen durch einen konstanten Komplex quantitativer und qualitativer Merkmalsunterschiede auszeichnet.

6. Zusammenfassung der Schlussfolgerungen aus der statistischen Analyse

1. Die Abtrennung von *O. bertolonii* aus dem bisherigen *O. bertolonii*-Komplex ist gerechtfertigt.
2. Die Hypothese über die hybridogene Natur von *O. bertolonii* ist mit grosser Wahrscheinlichkeit richtig.
3. Für die Ausgangssippen scheint uns *O. bertolonii* gesichert, hingegen fallen aus dem Rassenkreis der *O. sphecodes* sowohl die *ssp. sphecodes*, wie auch *O. atrata* oder eine nicht mehr rezente Urform von *O. sphecodes* mit gleicher Wahrscheinlichkeit in Betracht.
4. Eine Aufspaltung von *O. bertolonii* in Unterarten ist unseres Erachtens nicht am Platz.

7. Bemerkungen zur Nomenklatur

Mit der vorliegenden statistischen Analyse konnte die Frage nach der Berechtigung einer Aufgliederung des bisherigen *O. bertolonii*-Komplexes und diejenige nach dem Wahrscheinlichkeitsgrad der Hypothese über die hybridogene Natur von *O. bertolonii-formis* beantwortet werden. Ein drittes Problem hingegen kann ohne weitere Untersuchungen und Nachforschungen gegenwärtig noch nicht abschliessend geklärt werden, die Frage der Nomenklatur. Wir haben darum in den vorangehenden Kapiteln und im folgenden Abschnitt die Namen *O. bertolonii* und *bertolonii-formis* immer im Sinne von O. und E. Danesch verwendet.

O. und E. Danesch gingen bei der Namengebung im Zusammenhang mit der Aufspaltung des *bertolonii*-Komplexes von der Annahme aus, die Originaldiagnose Bertolonis beziehe sich auf die *O. bertolonii*-Sippen Siziliens und Süditaliens. Bertoloni beschrieb jedoch unter dem Namen *Ophris speculum* in *Plantae genuenses*: 124 (1804) den ligurischen Typ aus der Gegend von Genua.

Es erhebt sich nun die Frage, wie diese Sippe im *bertolonii/bertolonii-formis*-Komplex einzustufen ist. Die folgenden Feststellungen bilden heute die Grundlage für eine vorläufige Beurteilung:

1. Die Formulierung Bertolonis (1804) „Lippe konvex oder auch mit umgebogenem Rand und zugleich leicht aufwärtsgekrümmt und daher kahnförmig“ weist darauf hin, dass seine Originaldiagnose die Formen mit flacher oder nur leicht eingesattelter Lippe, d.h. die *O. bertolonii-formis* zum mindesten mit einschliesst. Leider ist seiner Diagnose keine Abbildung beigegeben, und ein Holotypus liegt nicht vor. Das Herbar des Istituto ed Orto Botanico in Genua besitzt keine Exsikkata von *O. bertolonii* Mor. aus der näheren Umgebung, und die beiden loci classici („In collibus al Lagazzo et seous aquaeductum dello Zerbino“), zur Zeit Bertolonis am Stadtrand Genuas gelegen, sind heute völlig überbaut. (Wir verdanken diese Mitteilungen dem Direktor des Institutes, Herrn Prof. S. Gentile, Genua.)
2. Die Abbildungen von E.G. Camus (1921) zweier ligurischer Pflanzen zeigen ohne Zweifel den *bertolonii-formis*-Typ mit der gedrungenen Säule und der niedrigen, breiten Narbenhöhle.
3. 1972 und 1973 haben wir in der Umgebung von Nervi östlich von Genua eine kleine Gruppe von Pflanzen gefunden, die wegen der Form von Säule und Narbenhöhle der *O. bertolonii-formis* zuzuordnen sind, obwohl die Lippengestalt eine Tendenz zur *O. bertolonii* aufweist.
4. An verschiedenen Stellen der Toscana kommen die beiden Arten gemeinsam vor (Monte Argentario, Siena-Florenz).
5. In der Gegend von Pisa haben sich *bertolonii*-Formen herausgebildet, die wegen ihrer verhältnismässig kurzen Säule stark an *O. bertolonii-formis* erinnern, und an der Nordabdachung des Apennins in der Provinz Parma kommen vereinzelt Individuen der dortigen *bertolonii-formis*-Populationen der *O. bertolonii* sehr nahe. (Wir verdanken diese Beobachtungen Herrn H. Büel, Watt ZH.)

Es macht den Anschein, dass wir uns im Raum Toscana-Emilia-Romagna in einer Zone befinden, in welcher die Ausläufer der süditalienischen *O. bertolonii* in die hybridogene *O. bertoloniiformis* übergehen. Die *bertolonii*-Sippen in diesem Gebiet weisen eine nach Norden zunehmende Tendenz zur *O. bertoloniiformis*, eine sukzessiv sich verstärkende introgressive Modifikation durch *O. sphecodes* auf, was wohl als Anpassung an die sich verändernden klimatischen Verhältnisse zu verstehen ist. Es besteht die Möglichkeit, dass auch die von BERTOLONI beschriebenen Pflanzen weder „echte“ *O. bertolonii* noch typische *O. bertoloniiformis* sind, sondern dass sie, je nach Standort und Blütezeit bald zur einen, bald zur andern Art tendierend, heterogene Populationen bilden. Aber auch die Möglichkeit, dass die *O. bertolonii* über die Toscana hinaus bis nach Ligurien ausstrahlt, darf nicht ausser acht gelassen werden. Völlige Klarheit kann nur durch Untersuchungen im Gebiet um Genua an verschiedenen Standorten und zu verschiedenen Zeiten – mindestens von Ende April bis Ende Mai – geschaffen werden.

Angesichts der noch lückenhaften Kenntnis der genuesischen *bertolonii*- bzw. *bertoloniiformis*-Sippen ist eine abschliessende Stellungnahme zu den nomenklatorischen Fragen nicht zu verantworten. Aus demselben Grund ist eine Revision des Komplexes der *bertolonii*- und *bertoloniiformis*-Hybriden heute noch verfrüht.

8. Dokumentation über die Verbreitung von *Ophrys bertolonii* bzw. *bertoloniiformis*

In dieser vorläufigen Übersicht über gesicherte Fundorte der beiden Taxa und über fragliche Arealangaben wurde die heute übliche Nomenklatur aus den im vorangehenden Kapitel 7 erläuterten Gründen beibehalten. Neben eigenen Beobachtungen und einwandfreiem Bildmaterial von Gewährsleuten wurden aus der Literatur nur solche Angaben verwendet, welche durch sicher identifizierbare Abbildungen oder unmissverständliche Beschreibungen der typischen Unterscheidungsmerkmale belegt sind. Den aus der Orchideen-Aquarellsammlung G. Keller in Aarau entnommenen Hinweisen sind die Nummern von Bildmappe, Tafel und Figur angefügt.

8.1. Gesicherte Vorkommen von *Ophrys bertolonii* Mor.

a) Sizilien, Süditalien

Auf Sizilien und in den Regionen Kalabrien, Basilicata, Apulien und Campania ist *O. bertolonii* allgemein verbreitet; eine detaillierte Aufzählung der Fundstellen erübrigt sich.

- b) Toscana
 Monte Argentario Keller, Aqu.samml. 14.02.01; Keller (1931–35) t. 623
 Monte Amiata leg. H. Büel, 19.5.1974
 Grosseto-Siena leg. H. Büel, 19.5.1974
 Pisa leg. H. Büel, 19.5.1974 (Population mit starkem Anklang
 an *O. bertoloniiformis*)
- c) Dalmatien Reichenbach (1831) t. 865, f. 1157, 1158
 Korčula leg. H. Reinhard, 17.4.1973
 Mali Lošinj Fleischmann (1904)

8.2. Gesicherte Vorkommen von *Ophrys bertoloniiformis* O. et E. Danesch

- a) Apulien
 Monte Gargano Danesch (1971)
- b) Toscana
 Monte Argentario Keller, Aqu.samml. 14.02.02–04
 Florenz Keller, Aqu.samml. 13.06.06–08; 19.09.07–08
 Nelson (1962) t. 45, f. 22
- c) Parma
 Fornovo-Borgo leg. H. Büel, 18.5.1974 (Populationen mit Individuen,
 die der *O. bertolonii* z.T. sehr nahe kommen)
- d) Ligurien
 Nervi Camus (1921) t. 64, f. 9–22
 Borghetto leg. P. Gözl und H. Reinhard, 11.5.1972 und 11.5.1973
 leg. P. Gözl und H. Reinhard, 13.5.1973
 Castellare di Taggia Keller, Aqu.samml. 14.03.01; Bicknell (1896)
 Ceriana, Verezzo, Bordighera, Soldano
 Bicknell (1896)
- e) Provence
 Coste (1900/06). Die Abbildung t. 66, f. 510 in
 Mutel (1834) ist eine Kopie aus Reichenbach (1831)
 und stellt eine dalmatinische *O. bertolonii* dar.
 Menton Moggridge (1869) t. 2, f. 16, 17; (1871) t. 72, f. c 1–3
 Nizza Barla (1868) t. 58, f. 1–15
 leg. P. Gözl und H. Reinhard, 12.5.1972 und 12.5.1973
 St. Vallier leg. M. Dübendorfer, 13.5.1971
 St. Raphael leg. M. Dübendorfer, 8.5.1971
 Hyères Keller, Aqu.samml. 19.06.15; 19.10.06, 07, 09, 10, 14
 Keller (1931–35) t. 61, f. 8,9; t. 169, f. 1
 leg. H. Reinhard, 14.4.1971; leg. P. Gözl, 7.4.1973
- f) Norditalien
 cf. Reisigl (1972)
- g) Balearen
 Mallorca Fundorte über die ganze Insel zerstreut: Danesch (1964),
 leg. H. Reinhard, 4.–13.4.1967, leg. H. Wettstein, 11.4.1969,
 leg. E. Demut, 10.4.1974, leg. F. Duppenenthaler, 12.4.1974.

8.3. Noch abzuklärende Arealangaben

Die folgenden Angaben aus verschiedenen Floren über das Verbreitungsgebiet der *O. bertolonii* s.l. und die Identität der dortigen Sippen sind zu überprüfen:

1. Istrien Freyn (1877); Stefani (1895); Marchesetti (1896/97).
Es ist abzuklären, ob in Istrien die dalmatinische *O. bertolonii* in die norditalienische *O. bertoloniiformis* übergeht.
2. Montenegro, Hercegovina, Bosnien, Kroatien Hayek (1932/33)
3. Albanien
4. Bulgarien Soó (1926) führt Lakatnik und Staminaka (1. Wolff) als Fundorte auf, bezweifelt aber 1958 diese Angaben. Trotzdem gibt er 1959 und 1970 *O. bertolonii* für Bulgarien wieder an. Keller (1931–35) bringt auf t. 186, f. 2 die Photographie einer einwandfreien *O. bertoloniiformis* mit der Fundortangabe „Bulgarien“. In der neuen Flora Bulgaria von Jordanov wird *O. bertolonii* nicht mehr erwähnt.
5. Katalonien Willkomm (1870). Die Abbildung einer *O. bertolonii* s.l. in Cadevall (1933) kann nicht zur Identifikation der katalonischen Sippen herangezogen werden, da es sich um eine Kopie aus Coste (1900/06) handelt. Möglicherweise sind sie identisch mit der *O. catalaunica* O. et E. Danesch (1972).
6. Korsika Briquet (1910)
7. Sardinien Barbey (1885). Martelli (1896) stellt ein Vorkommen von *O. bertolonii* s.l. auf Sardinien in Frage. Es ist eine Verwechslung mit *O. morisii* Martelli denkbar, welche hie und da ein isoliertes Lippenmal aufweist.
(leg. P. Gözl, April 1971)
8. Malta
9. Nordafrika Camus (1921) bildet Pflanzen aus Marokko (t. 64, f. 1–3) und Algerien (t. 64, f. 4–8) ab; in beiden Fällen dürfte es sich, falls Lippengestalt und Form von Säule und Narbenhöhle naturgetreu wiedergegeben sind, um *O. bertoloniiformis* handeln.

Die Autoren sind dankbar für jeden dokumentierten Hinweis auf eindeutige Funde der einen oder andern Art, welche unsere Arealangaben ergänzen und Unsicherheiten beseitigen helfen.

Zusammenfassung

Mit statistischen Methoden wird die Berechtigung der Aufspaltung des *Ophrys bertolonii*-Komplexes in zwei Arten durch O. et E. Danesch nachgewiesen. Die Hypothese von der hybridogenen Natur von *O. bertoloniiformis* O. et E. Danesch wird positiv beurteilt, ihre Aufgliederung in Unterarten hingegen abgelehnt. In einer Übersicht werden gesicherte Fundorte und fragliche Arealangaben von *O. bertolonii* und *O. bertoloniiformis* zusammengestellt.

Summary

Biostatistical Studies on *Ophrys bertoloniiformis* O. et E. Danesch

The segregation of *Ophrys bertolonii* by O. et E. Danesch and Reisingl is examined by means of statistical methods. The separation into two species was rightly achieved; the hypothesis of the hybridogene nature of *O. bertoloniiformis* is most likely correct. The separation of *O. bertoloniiformis* into subspecies does not seem justified. Confirmed and doubtful stations of *O. bertolonii* and *O. bertoloniiformis* are listed.

Herzlich danken wir Herrn Prof. Dr. F. Markgraf, Zürich, für seine wervollen Ratschläge in nomenklatorischen Fragen, Herrn G. Halx, Wörth/Donau, für seine grossen Bemühungen um die Beschaffung von Literatur, ihm und Herrn W. Schmid, Uster, für ihre tatkräftige Unterstützung auf unseren Reisen, sowie den Herren E. Demut, Zürich, F. Duppenhaler, Winterthur, und J. Stierli, Schaffhausen, für die freundliche Mithilfe bei unserer Arbeit.

Literatur

- Barbey W. 1885. Flora Sardoae Compendium.
Barla G. 1868. Flore illustrée de Nice et des Alpes-Maritimes, Iconographie des Orchidées, Nice.
Bertoloni A. 1804. Plantae Genuenses, Genova.
– 1853. Flora italica 9, Bologna.
Bicknell C. 1896. Flora of Bordighera and San Remo. Bordighera.
Bivona Bernardi A. 1806. Sicularum Plantarum, Centuria prima, Palermo.
Briquet J. 1910. Prodrome de la Flore Corse 1, Genève et Bâle.
Cadevall J. 1933. Flora de Catalunya, Barcelona.
Camus E.G. 1921 und 1928/29. Iconographie des Orchidées d'Europe et du Bassin Méditerranéen, Paris.
Conover W.J. 1971. Practical nonparametric statistics, New York.
Coste H. 1900/06. Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes, Paris.
Cupani F. 1697. Hortus Catholicus, Supplementum alterum, Panormi.
– 1713. Panphyton Siculum, Panormi.

- Danesch O. und E. 1964. Orchideen der Gattung *Ophrys* auf Mallorca. Jahresber. Nat. wiss. Ver. Wuppertal 19, 34–35.
- 1971. *Ophrys bertoloniiiformis* O. et E. Danesch, sp. nov., eine Sippe hybridogenen Ursprungs. Orchidee 22, 115–117.
 - 1972. Die Orchideen Europas, *Ophrys*-Hybriden, Bern und Stuttgart.
 - 1973. Zum Problem der Bastardierung innerhalb der Gattung *Ophrys*, eine Entgegnung. Orchidee 24, 33–36.
- Fiori A. 1923–1925. Nuova Flora analitica d'Italia 1, Firenze.
- Fiori A. e G. Paoletti. 1933. Flora Italiana illustrata, Firenze.
- Fleischmann H. 1904. Zur Orchideenflora Lussins. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 54, 471–477.
- Frey J. 1877. Die Flora von Süd-Istrien, Verh. Zool. Bot. Ges. Wien.
- Goiran A. 1897. Le piante fanerogame dell'agro Veronese, Verona.
- Gölz P. und H.R. Reinhard. 1973. Biostatistische Untersuchungen an europäischen Orchideen. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 83, 93–105.
- Grenier Ch. et Godron. 1855–1856. Flore de France, Paris.
- Gussone J. 1844. Florae Siculae Synopsis, Neapoli.
- Keller G. 1931–1935. Iconographie der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes. Fedde's Repertorium, Sonderbeihft A3, Berlin-Dahlem.
- Orchideen-Aquarellsammlung. Depositum der Nachkommen G. Kellers im Museum für Natur- und Heimatkunde, Aarau.
- Lojacono P. 1908. Flora Sicula, Palermo.
- Marchesetti C. 1896/97. Flora di Trieste e de' duoi dintorni, Trieste.
- Martelli U. 1896. Monocotyledones Sardoae, Firenze.
- Moggridge J.T. 1869. Über *Ophrys insectifera* L. (part.). Nova acta acad. caes. Leop.-Carol. Germ. natur. cur. 35, Abh. 3, 1–16.
- 1871. Contributions to the Flora of Mentone and to a Winter Flora of the Riviera, London.
- Moretti G. 1823. Plantarum ital. decas VI, 2.
- Mutel A. 1834. Flore française destinée aux herborisations, Atlas, Paris, Strassbourg.
- Nelson E. 1962. Gestaltwandel und Artbildung, erörtert am Beispiel der Orchidaceen Europas und der Mittelmeerländer, insbesondere der Gattung *Ophrys*, Chernex-Montreux.
- Nyman C.F. 1878–1882. Conspectus Florae Europaeae, Örebro Sueciae.
- Reichenbach H.G.L. 1831. Kupfersammlung kritischer Gewächse, Neuntes Hundert Tafeln Leipzig.
- Reichenbach H.G. fil. 1851. Die Orchideen der deutschen Flora, Leipzig.
- Reisigl H. 1972. *Ophrys bertoloniiiformis* ssp. *benacensis*, eine palaeohybride Sippe des zentralen Südalpenrandes. Die Orchidee 23, 160–166.
- Schmid W., H.R. Reinhard und P. Gölz. 1974. *Coeloglossum viride* (L.) Hartm. x *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó s.l., Erstfund in der Schweiz. Orchidee 25, 69–74.
- Schrenk W.J. 1973. Über Evolution, Systematik und berechnete Kritik. Orchidee 24, 79–80.
- Schulze M. 1894. Die Orchidaceen Deutschlands, Deutsch-Österreichs und der Schweiz, Gera.
- Sokal R.R. and P.H.A. Sneath. 1963. Principles of numerical taxonomy, W.H. Freeman, San Francisco und London.
- Soó R. 1958. Über kritische Arten und Formen der bulgarischen Flora. Bull. Inst. Bot. Acad. Bulg. Sci. 6, 363–374.
- Stefani A. 1859. La flora di Pirano.
- Sundermann H. 1972. Artenproduktion und Konsumbedürfnis. Orchidee 23, 166–168.
- Todaro A. 1842. Orchideae Siculae 1, Palermo.
- Visiani R. de. 1842–52, Flora Dalmatica 1 und 3, Leipzig.
- Willkomm M. 1870. Prodromus Florae Hispanicae 1 und 2, Stuttgart.

Gutes Bildmaterial über die verschiedenen lokalen *O. bertoloniiiformis*-Sippen ist zu finden in: Barla (1868), Danesch (1964, 1971, 1972), Keller (Orchideen-Aquarellsammlung Aarau), Moggridge (1869, 1871), Nelson (1962), Reisigl (1972).