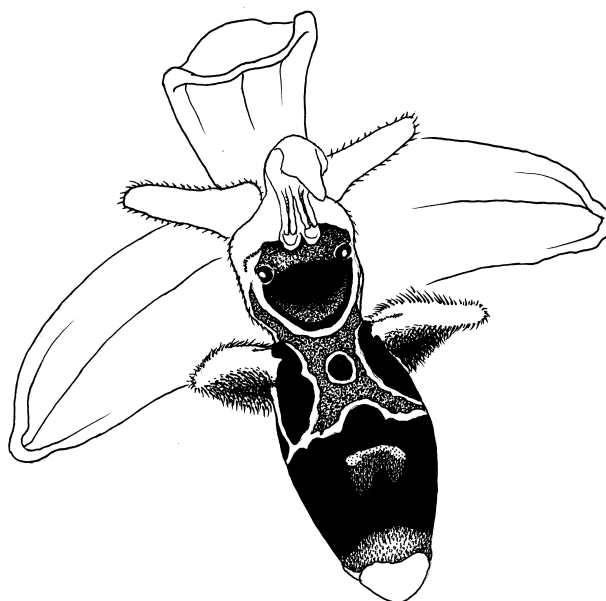


Európai orchideák

Oktatási segédanyag
a Debreceni Egyetem kurzusához



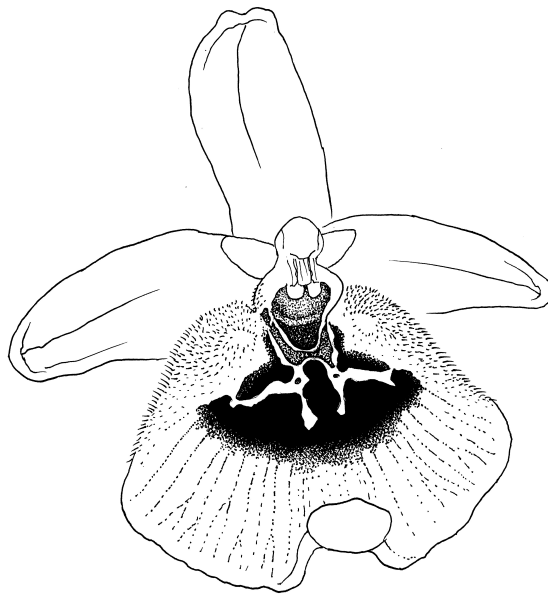
Debreceni Egyetem TTK Növénytani Tanszék,
Debrecen

**A kötet elkészültét és megjelenését
lehetővé tevő támogatás**

A kötet a TÁMOP 4.2.4.A/2-11-1-2012-0001 azonosító számú „*Nemzeti Kiválóság Program – Hazai hallgatói, illetve kutatói személyi támogatást biztosító rendszer kidolgozása és működtetése*” című kiemelt konvergencia program keretében, a Szentágothai János Ösztöndíj támogatásával készült. A projekt az Európai Unió támogatásával, az Európai Szociális Alap társfinanszírozásával valósul meg.

Európai orchideák

Oktatási segédanyag
a Debreceni Egyetem kurzusához



Szerzők

Molnár V. Attila

Bódis Judit

Illyés Zoltán

Sramkó Gábor

A kötetet lektorálta

Simon Tibor

Egyes fejezetek lektorai

Bratek Zoltán

Kovács M. Gábor

Molnár Edit

Papp Mária

Podani János

Ajánlott hivatkozás

A teljes kötet esetében:

MOLNÁR V. A., BÓDIS J., ILLYÉS Z. & SRAMKÓ G. (2014): Európai orchideák. Oktatási segédanyag a Debreceni Egyetem kurzusához. – Debreceni Egyetem TTK Növénytani Tanszék, Debrecen. 100 pp. [ISBN 978-963-473-626-4]

Egy fejezet esetében:

ILLYÉS Z. (2014): Az orchidea-típusú mikorrhiza. In: MOLNÁR V. A., BÓDIS J., ILLYÉS Z. & SRAMKÓ G.: Európai orchideák. Oktatási segédanyag a Debreceni Egyetem kurzusához. – DE TTK Növénytani Tanszék, Debrecen. pp.: 60–73.

ISBN 978-963-473-626-4

Minden jog fenntartva. All rights reserved.

© Szerzők, 2013

© Debreceni Egyetem TTK Növénytani Tanszék, 2013

Az első szerző elérhetőségei:

mva@science.unideb.hu

<http://molnar-v-attila.blogspot.hu/>

A borítón *Ophrys sphegifera* Willd., az 1. oldalon *Ophrys lacaitae* Lojac. (MVA grafikái)

Felelős kiadó: Molnár V. Attila, a DE TTK Növénytani Tanszék adjunktusa

Technikai szerkesztés, nyomdai előkészítés: Molnár V. Attila

Nyomás: Alföldi Nyomda Zrt. (Debrecen, Hungary). Felelős vezető: György Géza vezérigazgató.

'I never was more interested in any subject in all my life than in this of Orchids'.
DARWIN, C. R. (2005): *The Autobiography of Charles Darwin*. – Barnes & Noble
Publishing, New York. p. 335.

Bevezető

Az orchideákról szinte mindenki hallott, de azt kevesebben tudják, hogy a magyarul kosborféléknek nevezett képviselőik Európában (és hazánkban is) előfordulnak. E növények lenyűgözik a műkedvelő természetbúvárokat, a természetfotósokat és a kertészeket is. Különleges, kutatókat inspiráló természetüket talán mindenki másénál hívebben fejezik ki Charles DARWIN mottóként idézett szavai. Az orchideák ugyanakkor kedvelt alanyai az evolúciós, ökológiai, virágbiológiai és populációdinamikai kutatásoknak is. Legtöbb fajuk ritka, veszélyeztetett növény; amelyek védelme, megőrzése lehetetlen azoknak a nemegyszer igen bonyolult kölcsönhatásoknak a megismerése nélkül, amelyek megporzóikhoz, mikorrhiza-partnereikhez kapcsolják őket.

A 2011-ben a Kossuth Természettár sorozatban megjelent *'Magyarország orchideáinak atlasza'* című könyvben részletes összefoglalás található az európai kosborfélék rendszertanáról, biológiájáról és veszélyeztetettségéről, a könyv azonban a benne található rengeteg színes fénykép és az alkalmazott nyomdatechnika, papírminőség miatt olcsónak nem mondható. A mostani szerény kivitelű könyvecske célja az, hogy az érdeklődők, (elsősorban a Debreceni Egyetemen meghirdetett *'Európai orchideák'* című kurzuson részt vevő egyetemi hallgatók) számára könnyebben hozzáférhetővé tegye ezeket az ismereteket.

Ezúton szeretném megköszönni a közreműködő szerzőtársak és lektorok munkáját.

A könyv megírása és megjelentetése a TÁMOP-4.2.4.A/2-11/1-2012-0001 Nemzeti Kiválóság Program című kiemelt projekt keretében zajlott. A projekt az Európai Unió támogatásával, az Európai Szociális Alap társfinanszírozásával valósul meg.

A könyvet a Debreceni Egyetem egykori professzora, Soó Rezső (1903–1980) emlékének ajánlom, születésének 110. évfordulóján.



Debrecen, 2014. március 20.

Molnár V. Attila

Az orchideák filogenetikája és rendszertana

SRAMKÓ Gábor & MOLNÁR V. Attila

A hihetetlen változatosságukról és különleges megjelenésükről ismert orchideák a ma élő virágos növények legfajgazdagabb családja, fajaik számát több mint 25 000-re becsülik (PRIDGEON *et al.* 2005). (A pontos szám körüli bizonytalanságot az okozza, hogy még napjainkban is kerülnek elő a tudomány előtt ismeretlen fajaik, ugyanakkor pedig egyes, korábban leírt alakok utólagos vizsgálata nem erősíti meg önálló faji státuszukat.) A magvas növények kb. 10 %-át adják az orchideafajok. Az egyszikűeknek mintegy 70 ezer faja van, azaz minden harmadik faj a kosborfélék közül kerül ki. Tágabb összefüggésben: körülbelül négyszer annyi orchideafaj ismert, mint emlős és kétszer több, mint madár.

Az orchideák elterjedése és kialakulása

A kosborfélék az Antarktis kivételével minden kontinensen megtalálhatóak és – bár a legnagyobb számban a trópusokon élnek – valamennyi klímazónát meghódították (DRESSLER 1990). A kosborfélék családjának kora meglehetősen vitatott volt. Míg a ma élő magvas növények családjai általában 60–100 millió évesek, addig a legkorábbi ismert fosszilis kosborfélék leletei a miocén időszakból, mintegy 15 millió évvel ezelőttről származnak (MEHL 1984, CONRAN *et al.* 2009). Ez alapján úgy tűnhet, hogy az orchideák a „fiatal” növénycsaládok közé tartoznak. Viszont a rendkívül speciális, általában több más élőlényhez egyidejűleg adaptálódott életmódjuk alapján inkább igen hosszú fejlődési folyamat révén, jóval régebben kialakult növénycsoport tagjainak hihetnénk őket. Úgy tűnik az ellentmondás magyarázata fossziliáik ritkaságában keresendő. Fajaik legtöbbször ugyanis olyan élőhelyeken (például trópusi esőerdők lombkoronaszintjében vagy mérsékeltövi gyepekben) fordul elő, amelyek nem kedveznek fosszilis maradványok fennmaradásának. A pollenjüket is hiába keresnénk tavi üledékekben vagy lápi tőzegekben, mert a csomókba összeragadó virágport (pollínium) rovarok terjesztik. Az orchideák vegetatív szerveinek más egyszikűekhez való nagyfokú hasonlósága az ilyen leletek egyértelmű azonosítását jelentősen nehezíti. Magvaik pedig rendkívül aprók, önmagukban nem fosszilizálódnak. Mindebből következik tehát, hogy egyértelműen azonosítható fosszilis orchidealeletet a kutatók elsősorban jellegzetes szerkezetű, de nem túlságosan jó megtartású virágaiktól, vagy terméseik fennmaradásától várhatták, ami eleve jócskán csökkentette az evolúciós kor felderítésére használható kövületek számát. Mindezt figyelembe véve a paleontológusok egy meglehetősen széles időszakot adtak meg a család kialakulására; a becslések mindaddig 26 és 110 millió év között mozogtak, amíg egy különleges fossziliára nem bukkantak.

Kövült fenyőgyantából, azaz borostyánból gyakran kerülnek elő rovarok, melyek az egykor folyékony anyagba ragadva annak csapdájába estek. Ez történhetett a

Dominikai Köztársaságban talált, 15–20 millió évvel ezelőtt élt, *Proplebeia dominicana* nevű méh borostyánban máig fennmaradt példányával is, csakhogy ezen a kivételes példányon a kutatók egyértelműen orchideától származó, jó megtartású pollencsomagot találtak (RAMÍREZ *et al.* 2007). A fosszilis orchideafaj a pollen alaktani sajátosságai alapján az avarvirágok rokona volt, a *Goodyerinae* szubtribusz új fajaként (*Meliorchis caribea*) írták le. A virágpor a rovar potrohának elülső, háti részén volt, míg az orchidea ma élő rokonainak többsége a megporzói fejére ragasztja pollencsomagját, de a térségben ma is él néhány faj, amely a rovar „hátát veszi célba”. Ez az eddig ismert legrégebbi rovar-orchidea interakcióra utaló bizonyíték, de a lelet további érdekességgel is szolgált. A pollencsomag hozzávetőleges kora (15–20 millió évvel ezelőtt) segítségével megbecsülhető volt a *Goodyerinae* szubtribusz kialakulásának legkésőbbi kora. DNS vizsgálatokban 55 recens (jelenleg élő) orchidea és 5, korai leágazást képviselő (ún. alapi) spárga-szerű (Asparagales) faj DNS-ét hasonlították össze, amely adatokból az orchideák családjának legközelebbi őseitől („alapi” spárga-szerűek) elválását is bemutató filogenetikai törzsfát készítettek. Csakhogy ennek a fának – eltérően a legtöbb fától – pontosan ismertük egy belső elágazásának korát: a méh elpusztulásának hozzávetőleges idejét, mint a *Goodyerinae* altribusz elválásának legkésőbbi korát. Ráadásul további hozzávetőleges elválasztási pontokat tudtak korolni fossziliák segítségével: a legidősebb ismert spárga-szerű maradvány, a kb. 105 millió éves *Liliacidites* segítségével az alapi spárga-szerűek legkorábbi elválását; míg a legöregebb – 110–120 millió évvel ezelőtti korú – ismert egyszikű fossziliával (*Mayoa portugallica*) a törzsfa gyökerének legkésőbbi feltételezhető korát adták meg. Mivel a különböző taxonokban is azonos sebességgel mutálódó DNS szakaszt vizsgáltak (azaz a teljes fán azonos sebességgel „ketyegett” a molekuláris óra), az ismert korú belső elágazások korából matematikai módszerekkel a fa ághosszait arányossá teheték a lelet korából következő időskálával. Gyakorlatilag a fa csúcsi taxonjai napjainkat jelentették, míg a belső elágazás, ahol a *Goodyerinae* altribusz mai fajai elváltak ma élő rokonaitól 15–20 millió évvel ezelőttre került, a szubtribuszba tartozó *Meliorchis* korából adódóan. Az egyéb fossziliákkal három ponton is kalibrált törzsfán így az ismert korú belső elágazásnál őszibb elválások, tehát az orchideák családjának elválásának ideje is viszonylag biztosan meghatározható volt. Ezzel a módszerrel a ma élő orchideák legközelebbi közös ősének elválását rokonaitól a Kréta korszak vége felé, valamikor a 76,5–84,5 millió évvel ezelőtti időszakra becsülték. A család drámai radiációja röviddel a Kréta időszak és a Harmadkor (Tercier) határán történt tömeges kihalási hullám után kezdődhetett (CONRAN *et al.* 2009).

Az orchideák rendszerezése

A rendszerezés hagyományosan – Linné óta – a szaporítószervek szerkezetén alapul (LINNÉ 1735). Míg az orchideavirágok meghökkentően eltérő méretűek, alakúak és színűek, addig szerkezetüket tekintve roppant egységesek. Egyik legfőbb jellegzetességük a kétoldali részarányosság (zigomorf szimmetria), amelyért az ivaroszlop (*gynostemium*) és a belső lepelkör módosult tagja, a mézajak (*labellum*) felelős.

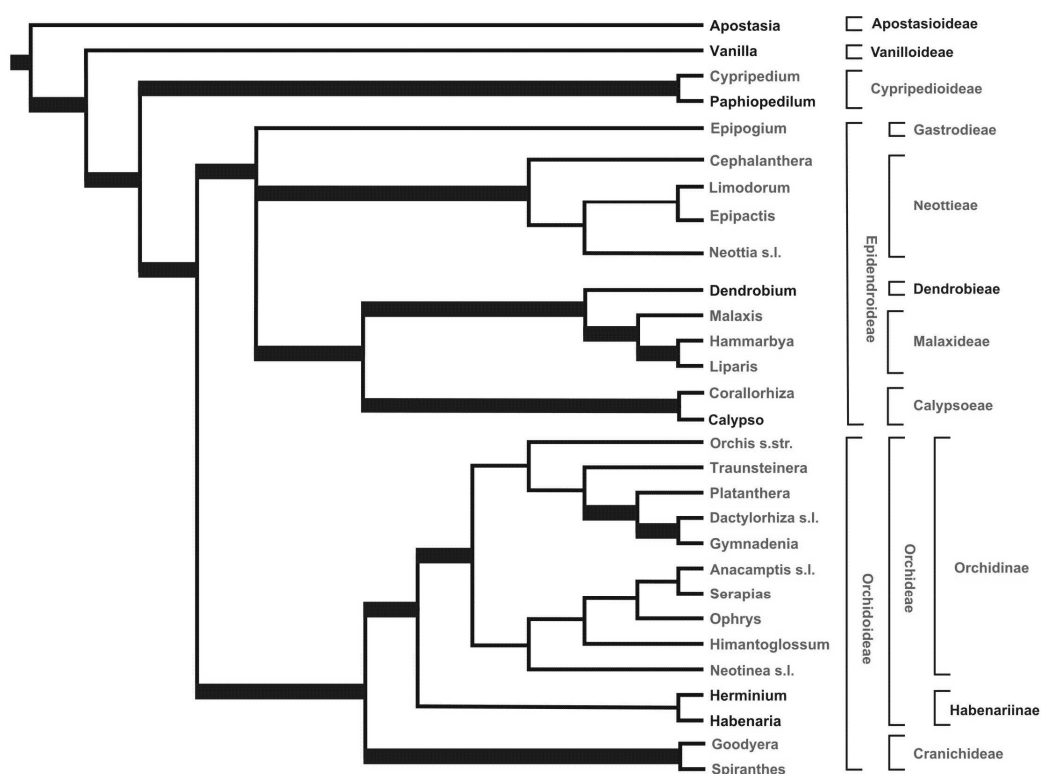
A korábbi rendszerezők a többi egyszikű növénytől a jól elkülöníthető virágú orchideákat magas szinten elkülönítették, ugyanis az egyszikűeken belül külön rendet, az orchidea-félék (Orchidales) rendjét szentelték ennek a növénycsoportnak. Noha maga a rend a csupán 1–3 családot foglalt magában, ezek alacsony számát ellensúlyozta a rend magas fajszáma. A kosborfélék sokféleségével a magvas növények közül csupán egyetlen család, a fészekvirágzatúaké (Asteraceae) kelhet versenyre. Úgy tűnik, hogy a fészkeseknek majdnem ugyanannyi faja van, de változatosságuk a nemzetségek terén némileg meg is haladja az orchideákét. A fészkeseknek mintegy 1620 nemzetségét írták le, a kosborféléknek pedig 880 nemzetségét (STEVENS 2001-től). Az összes többi család mind a fajok, mind pedig a nemzetségek számát tekintve elmarad az orchideák és a fészkesek mögött.

A különleges, mégis egységesen módosult virágok és a magas fajszám alapján korábban megalapozva látták a különálló rend fenntartását (TAKHTAJAN 1969, 1980, THORNE 1992). Ezt azonban a DNS-alapú filogenetikai vizsgálatok nem igazolták. Már a legkorábbi, a teljes növényvilág evolúciós viszonyait DNS-szekvenciák alapján vizsgáló kutatásokból (CHASE *et al.* 1993) kiderült, hogy az orchideák közeli rokonságban vannak egyes, korábban a liliomfélékhez sorolt növényekkel. Később az egyszikűek filogenetikai viszonyait feltáró kutatások jelezték, hogy az orchideákat nem lehet önálló rendként kezelni; kimutatták (CHASE *et al.* 2000), hogy számos, korábban egy tágabb értelemben vett liliomfélék rendjébe sorolt családokkal együtt (mint az amarillisz-félék, a hagyma-félék, vagy a nőszirm-félék) az orchideák egy közös leszármazási egységet (monofiletikus csoportot) alkotnak, melynek első, a többtől legkorábban önálló evolúciós útra térő leágazását jelentik (CHASE *et al.* 2006). Ezt az evolúciós helyzetet később mind molekuláris, mind pedig morfológiai alapon megerősítették, így napjainkra eléggé bizonyosan állíthatjuk (STEVENS 2001-től), hogy az orchideák a fent említett csoportokkal, illetve további 10 családdal (köztük az agávé-félékkel és a spárgafélékkel) együtt a spárga-szerűek rendjét (Asparagales) alkotják, melynek legkorábbi leágazásán találjuk a kosborfélék (Orchidaceae) népes családját.

A családon belül öt főbb leszármazási vonalat különíthetünk el (CHASE *et al.* 1994, CAMERON *et al.* 1999), melyeket ma alcsalád szintjén rendszerezünk (CHASE *et al.* 2003). Az orchideafélék alcsaládjai: 1. Apostasioideae; 2. Vanilloideae; 3. Cypripedioideae; 4. Epidendroideae; 5. Orchidoideae.

Az alcsaládok közt meglehetősen világos a leszármazási viszony: az Apostasioideae található a legelső leágazásnál, ezt követi a Vanilloideae, majd a Cypripedioideae, míg a törzsfa csúcsán az Orchidoideae és az Epidendroideae alcsaládok vannak (1. ábra).

1. ábra. A hazánkban honos (félkövér szedéssel jelölt) nemzetségek evolúciós viszonyai és jelenleg elfogadott helyzete a kosborfélék családjának egyszerűsített filogenetikai fáján. A fa az egyes alcsoportok vizsgálatára irányuló kutatások részfáinak összegzésével készült, vastaggal jelölve a magas statisztikai támogatottságú belső ágakat, amelyek nagy bizonyossággal megfelelő leszármazási viszonyt mutatnak. Az egyes ágak végénél az adott csoportot összekapcsoló taxonómiai egységeket jelöltük meg, jobbról balra haladva alcsalád, tribusz és szubtribusz szintig



A filogenetikai vizsgálatok módszerei és alapfogalmai

Az élőlények közti rokonsági viszony megállapítása régóta érdekelte az élővilág változatosságát felismerő embereket. A rendszerezés atyjaként számon tartott Carl Linné (1707–1778) legfőbb törekvése az volt, hogy a természetet megismerve megértse a „teremtés tervét”. E célból megalkotta azt a keretrendszert, ami lehetővé tette a teremtés eredményeképp kapott „változatosság” fajokba sorolását és osztályozását. Az volt a meggyőződése, hogy a rendszerezést elsősorban az ivarlevek jellegére, számára és szerveződésére kell alapozni, mert ez tükrözi a rokonság fokát. A biológiai osztályozás történetében a következő mérföldkövet Charles Darwin (1809–1882) munkássága jelentette, aki rávilágított a természetes szelekcióra és a fajok időbeli változására. Az élővilág evolúciójának leírására – amely szerinte felfoghatatlanul hosszú idő alatt ágazott szét a 19. századi természetbúvárok által megismert élővilággá, és amely folyamat új fajok leágazásával, egyes fajok kihalásával

járt – már maga Darwin is a fa motívumot tartotta a legalkalmasabbnak. Ebben az időben azonban még nem álltak rendelkezésre azok az összehasonlító módszerek, amelyek lehetővé tették volna a törzsfa – vagy annak részleteinek – rekonstrukcióját. Ezért, habár a fejlődés gondolata már áthatotta a taxonómusok gondolkodását, a rendszerezés továbbra is a tapasztalati úton összegyűjtött tulajdonságok alapján a mértékadó szaktekintély által kikövetkeztetett rokonságot tükrözte. Ez természetesen számos szubjektív döntést hordozott magában, hiszen a rendszerező elme önkéntelenül is nagyobb hangsúlyt helyezett egyes tulajdonságokra. Jó példa erre Linné választása, aki az ivarleveleket emelte ki, mint fő rendszerező elvet. Azaz hiányzott az a döntést megelőző (*a priori*) keretrendszer, ami a rendszerező döntését segítette, noha a fontos fogódzókat korán felismerték. Darwin kortársa, a maga korában egyik legnagyobb ellenzője, Richard Owen (1804–1892) definiálta először az élőlények közti rokonsági viszony elemzéséhez nélkülözhetetlen homológia és analógia fogalmát. Ugyanis az összehasonlítás néha félrevezető: ha nem közös eredettel bíró szerveket hasonlítunk össze, téves rokonságot állapíthatunk meg. Linné például az összenőtt bibéik és porzóik miatt azonos csoportba („*Gynandria*”) vonta a kosborféléket (Orchidaceae) és farkasalmaféléket (Aristolochiaceae). Erre a következtetésre azért jutott, mert olyan szerv alapján állapította meg a hasonlóságot, mely nem közös eredetű (azaz nem homológ), hanem a hasonló körülményekhez történt alkalmazkodás miatt vált hasonlónak (ezt a jelenséget nevezzük konvergens evolúciónak). A példa rávilágít egy nagyon fontos alapelvre: az élőlények rokonsági fokának megállapításához csak olyan karakterek összehasonlítása alkalmas, melyek közös eredetűek, azaz homológok. Ha nem ilyen, hanem a környezet által hasonlónak tett szerveket, tulajdonságokat (analóg képleteket) hasonlítunk össze, akkor félrevezető következtetéseket vonhatunk le.

A 20. század közepéig az élőlények rendszerezői kizárólag morfológiai tulajdonságok összehasonlításával tudtak következtetni az élőlények közti rokonságra. Ugyanakkor a morfológiai tulajdonságok általában mind különböző mértékű szelekciónak vannak kitéve, ami magában hordozza a fent részletezett konvergens evolúciót, azaz az analóg képletek kialakulását. Emiatt könnyen előfordult, hogy látszólag hasonló szervek alapján téves következtetéseket vontak le. Erre a zárvatermők köréből számos példát sorol fel PODANI (2007). A DNS szerepének megismerése után azonban egy újabb, közvetlenül a rokonság megállapítását lehetővé tevő eszköz került a kutatók kezébe: az örökítőanyagot tartalmazó kromoszómák összehasonlítása, a kariológiai elemzés. Ezzel a vizsgálati móddal az élőlények genetikai anyagának megjelenéséről (ha úgy tetszik, morfológiájáról) juthatunk fontos információhoz; mivel a homológ kromoszómapárokat a teljes kromoszóma-készlet segítségével ki tudjuk válogatni, ezért a csekély szelekciós nyomásnak kitett kromoszómák kitűnő lehetőséget jelentettek az élőlények közti hasonlóság vizsgálatára. Noha a kutatók sokáig egyszerűen a morfológiai leíráshoz adható tulajdonságnak tekintették a kromoszóma-készlet leírását, mára a kariológiai vizsgálatoknak fontos szerepe van a filogenetikai kutatásokban; elsősorban a más módszerekkel nyert következtetések helyességének ellenőrzésére használjuk. Magának a DNS-nek az összehasonlítását egy valódi biológiai forradalom, a sejtben

végbemenő DNS-megkettőződés kísérleti körülmények közötti (*in vitro*) reprodukálásának, a polimeráz lánc reakciónak (PCR) '80-as évek közepén történt kifejlesztése tette lehetővé. Ezzel a módszerrel a kutatók képesek lettek DNS-szakaszok összehasonlítására úgy, hogy nagyon kevés kiindulási szövetmintára volt szükség. Ennek eredményeként napjainkra az élőlények közötti filogenetikai viszony megállapításának három legfontosabb módszerét tartjuk a kezünkben: az alaktani, a kariológiai és a molekuláris genetikai elemzést.

Napjaink kutatói a DNS-ből származó információkat gyakrabban és szívesebben használják, mint a másik két típusú módszert. Ennek egyrészt elméleti, másrészt gyakorlati okai vannak. A DNS, mely önmaga meghatározza az élőlény összes, egyedfejlődése során megjelenő tulajdonságát, elméletileg kifogyhatatlan tárháza azon információknak, amelyek az élőlények közti hasonlóságot meghatározzák. Másrészt a DNS megfelelő szakaszainak vizsgálata lehetőséget ad arra, hogy olyan tulajdonságokat vizsgáljunk, melyekre gyakorlatilag nem hat szelekció, hanem csupán olyan véletlenszerű változások jellemzik, melyek az élőlények közötti leszármazási viszonyt tükrözik. Ugyanis az ilyen, ún. neutrálisan evolválódó DNS-szakaszok közt amikor két faj közt megszűnik a génáramlás (azaz amikor egymástól genetikailag izolálódnak) olyan véletlenszerű változások következhetnek be, melyek különbségeket halmoznak fel a két, immár elkülönült faj között. Azaz homológ DNS-szakaszok összehasonlítása nagy valószínűséggel pontosan tükrözi az élőlények evolúcióját, mert minél több különbség halmozódott fel a vizsgált régióban, azok annál korábban váltak el, vagyis távolabbi rokonok. Ugyanakkor az élőlény teljes DNS-én belül vannak nagyon konzervatív régiók, melyek pl. egy fehérjét kódolnak, és nagyon változékonyak is; ez kitűnő lehetőséget ad arra, hogy két konzervatív szakasz közti régiót válasszunk ki, így biztosítva azt, hogy homológ szakaszokat hasonlítsunk össze. Azaz – ellentétben a morfológiai és kariológiai tulajdonságokkal – a DNS-szakaszok esetében nagy valószínűséggel nem eshetünk abba a hibába, hogy nem homológ tulajdonságokat hasonlítunk össze. Persze, kellően körültekintő vizsgálat mind morfológiai, mind kariológiai tulajdonságok vizsgálata során is lehet homológ tulajdonságokat összehasonlítani, és valóban: a DNS-szakaszok vizsgálata mellett ezen tulajdonságok vizsgálata is fontos forrása az élőlények közti leszármazási viszony megállapításának. Annak, hogy a legtöbb kutató mégis DNS alapú összehasonlítást végez – a fenti elméleti előnyök mellett – nagyon egyszerű gyakorlati oka van: fajlagosan olcsóbb a DNS-vizsgálat! Ennek az első pillanatban meglepő megállapításnak helyességét könnyen beláthatjuk, ha belegondolunk, hogy míg a DNS-vizsgálatokhoz tulajdonképpen egyszer kell a terepen begyűjteni a szövetmintát, amelyből aztán gyakorlatilag tetszőleges számú homológ DNS-szakaszt hasonlíthatunk össze egymással, addig a morfológiai vizsgálatokhoz általában populációs szinten reprezentatív módon, lehetőleg a növény több fenofázisában kell adatokat gyűjteni, ráadásul egy orchideáról maximum kb. 50–80 tulajdonságot gyűjthetünk. Gondoljunk bele, ez egy közepes léptékű, mondjuk európai vizsgálat esetén akár több ezer kilométeres kiutazásokat tesz szükségessé több éven keresztül, és mégis csak korlátozott számú összehasonlítható tulajdonságot eredményez. A kariológiai vizsgálatok esetén pedig – tekintettel a módszer érzékenységre – általában

élő növény megfelelő fejlődési állapotú szerveire van szükség, mely egy teljes elterjedési terület mintázása esetén megint csak években mérhető gyűjtő és fenntartó munkát követel. Mindennek ellenére azt mondhatjuk, a legmegalapozottabb vizsgálat a fenti három módszerből lehetőleg kettőt alkalmaz, mert csak különböző módszerekkel nyert azonos következtetés esetén lehetünk eléggé biztosak abban, hogy a helyes evolúciós viszonyt tártuk fel. Következtetésünket pedig egybe kell vessük a morfológiai tényekkel, mert eredményeinket csak ezekkel összevetve (és összehangba hozva) érthetjük meg az élőlények evolúcióját. Azaz a morfológiának itt is, illetve továbbra is fontos szerepe van.

Ugyanakkor egy, a biológián belül lezajlott másik forradalmi esemény is hozzájárult napjaink filogenetikai elemzéseinek radikális változásához: a kladsztikai szemlélet elterjedése. Ennek alapjait Willi Hennig (1913–1976) fektette le a DNS szerepének tisztázásával egyidőben. A kladsztika módszereit alkalmazó kutató igyekszik az élővilág evolúcióját egy olyan irányított gráffal, a filogenetikai törzsfával (lásd 1–3. ábra) leírni, mely úgy tükrözi az élőlények közötti leszármazási viszonyt, hogy hipotetikus ősökön (belső elágazási pontok) keresztül köti össze a ma élő fajokat (amelyek a fa végágain vannak). Minél közelebbi rokon két mai taxon, annál kevesebb hipotetikus közös őst kapcsolja össze őket. Magát a törzsfát valamilyen, általunk preferált törzsfaépítési kritérium alapján állítjuk fel úgy, hogy a mesterséges intelligencia (számítógépünk) számítási kapacitását kihasználva megkeressük, melyik az a fa-alak (az ún. topológia), mely a leginkább megfelel a választott kritériumnak. (További alapvető kladsztikai, törzsfakészítési ismereteket nyerhetünk PODANI (2007) tankönyvéből.) Amennyiben a törzsfa csak a taxonok közti leszármazási viszonyt mutatja be, és a taxonok elválása óta eltelt időről (valójában evolúciós távolságról) nem ad információt, kladogramnak nevezzük. Ugyanakkor vannak olyan fák is, melyek a leszármazási viszony mellett a taxonok közti tényleges evolúciós távolságot is mutatják, ezeket filogramoknak nevezzük. Akármelyik típusú törzsfáról is van szó, a kladsztikus szemlélet szerint az egyes taxonok közt olyan leszármazási viszonyok állnak fenn, melyeknek nagy jelentősége van a vizsgált taxonok közti rokonsági fok megállapításában. Ebből a szempontból a legfontosabb az egy közös őstől származó összes mai taxont magába foglaló, ún. monofiletikus viszony. A kladsztikus szemlélet szerint csak a monofiletikus csoportok tekinthetők az evolúció által meghatározottaknak, így egyedül ezek tekinthetők természetes csoportoknak. Amennyiben ilyet tudunk azonosítani, azt joggal tekintjük egy taxonómiai egységbe tartozónak (pl. az 5. ábrán az Orchidoideae alcsaládba tartozó fajok viszonya). Az ilyen fajokat összekötő tulajdonságot, amely közösen jellemez egy monofiletikus egységet, szünapomorf bélyegnek nevezünk. A meglehetősen széles körben elfogadott kladsztikus szemlélet szerint az osztályozást végző kutatónak egyértelműen arra kell törekedni, hogy olyan taxonómiai egységeket alakítson ki, amelyek monofiletikus egységeket foglalnak össze. A további két kladsztikai viszony sokkal inkább a jelenlegi rendszerezés, és a kladsztikus elemzéssel feltárt filogenetikai viszonyt jellemzi. Ha olyan taxonról beszélünk, amely a törzsfa monofiletikus taxonjainak nem az összes tagját foglalja magába, parafiletikus taxonról beszélünk. Ilyen a korábbi *Listera* nemzetség, amely parafiletikus: ha a madárfészek békakontyot

nem vonjuk egybe a maradék békakonty fajokkal, akkor olyan egységet képezünk (a korábbi *Listera* nemzetség), mely nem tartalmazza a legközelebbi közös ős összes leszármazottját, hiszen a madárfészek békakonty (*Neottia nidus-avis*) kimaradt a korábbi *Listera* nemzetségből. Ezt az ellentmondást úgy lehetett feloldani, hogy a *Listera* fajokat bevonták a *Neottia*-ba, így képezve egy monofiletikus egységet, a tágabb értelemben vett békakonty nemzetséget (*Neottia* s.l.). A harmadik típusú kladisztikai viszony az, amikor olyan fajokat kapcsolnak össze egy taxonómiai egységbe, melyek nem közös származásúak, hanem eltérő leszármazási ágakba tartoznak. Az ilyen taxonokat polifiletikusnak nevezzük. Ennek jó példája a korábbi, tágabb értelemben vett kosbor (*Orchis* s.l.) nemzetség; amint az a 9. ábrán látható. Az ide sorolt fajok (melyek az ábrán helyenként zárójelben vannak feltüntetve) több, jól elváló leszármazási sorba tartoznak: egyesek a tornyos sisakoskosbor (*Anacamptis pyramidalis*), mások a foltos pettyeskosbor (*Neotinea maculata*), megint mások a „valódi” kosborok (*Orchis*) rokonai. Ezért volt szükség a korábbi kosbor nemzetség felosztására: egyes fajok a sisakoskosbor (*Anacamptis*), mások a pettyeskosbor (*Neotinea*), megint mások a leszűkült kosbor (*Orchis* s.str.) nemzetségbe kerültek (BATEMAN *et al.* 1997).

Noha már kezünkben van mind a fakészítés módszertana, mind pedig a fa leírását segítő keretrendszer, a fa topológiájának taxonómiai értelmezése, azaz a fa egyes részleteinek taxonómiai egységekkel történő megfeleltetése továbbra is a kutató szubjektív döntését igényli. Ráadásul egy nagyobb csoport törzsfája több hierarchikus elágazást tartalmazhat, mint ahány ismert faj feletti taxonómiai rangfokozat van. Hogy itt is minimalizáljuk a szubjektív döntésből eredő hibát, használhatunk olyan előzetes osztályozási szabályokat, melyek segíthetnek a fa topológiájának objektív taxonómiai levetítésében. Noha széles körben elfogadott ilyen rendszer nem ismert, itt ismertetjük az Orchidinae altribusz és a Neottineae tribusz filogenetikai törzsfájának értelmezésekor is használt (BATEMAN 2009) szabályrendszert: 1.) Az osztályzás során csak monofiletikus egységeket fogadjunk el. 2.) A fát lehetőség szerint a jelentős statisztikai támogatottságú ágaknál vágjuk el, így további karakterek bevonása az elemzésbe nem borítja fel az osztályzást. 3.) A fát lehetőség szerint hasonló statisztikai támogatottságú, rendszerint azonos hosszúságú ágaknál vágjuk el, így olyan, azonos rangú taxonokat képzünk, melyek hasonló fokú divergenciát mutatnak. 4.) Lehetőség szerint minimalizáljuk azon ágak arányát, melyek egyszerre több taxonómiai rangfokozatot (elsősorban monotipikus génuszokat) tartalmaznak, így az osztályzás minden rangja egy csoportosításról ad információt. 5.) A fát lehetőség szerint úgy vágjuk el, hogy minimalizáljuk az új nevek leírásának, vagy új kombinációk közlésének szükségét, így csökkentve a jelenleg elfogadott nevektől való eltérést. Kérdés, hogy ez a felosztás mennyire tükröz valódi leszármazást? Az Orchidinae altribusz esetében ha megvizsgálunk más biológiai tulajdonságot, az támogatja a fenti elképzelést.

A legszemléletesebb a korábbi kosbor fajok közötti hibridizációs mintázat: míg külön-külön a kosbor (*Orchis*), a sisakoskosbor (*Anacamptis*) és a pettyeskosbor (*Neotinea*) nemzetségekben is gyakori a közeli genetikai rokonságot sejtető hibridizáció; ugyanakkor a jelenleg külön nemzetségbe sorolt fajok között hibridek

vagy nagyon ritkán vagy egyáltalán nem keletkeznek, ami a fajok közötti jelentősebb genetikai elkülönülésre utal. Egyebek mellett ez is egy olyan biológiai tulajdonság, ami azt jelzi, hogy az újonnan alkalmazott felosztás jól tükrözi a genetikai elkülönültség mértékét, és ezzel a fajok közti evolúciós távolságot.

A hazai orchideák leszármazási viszonyai

Az előző fejezetben bemutatott módszerek és elvek alapján alakították ki az orchideák filogenetikai eredményekre támaszkodó rendszerét, mely mai tudásunk szerint a csoport leszármazási viszonyait legjobban tükrözi (1. ábra). Az orchideafélék családjának két, legkorábban elkülönült, és számos ősi bélyeget mutató alcsaládjának (Apostasioideae és Vanilloideae) képviselői hazánkban nem fordulnak elő. Ugyanakkor az, hogy ez a két, az orchideák evolúciójának korai leágazását képviselő csoport csak a trópusokon terjedt el valószínűsíti, hogy az orchideák ősei szintén trópusi növények voltak. A következő leágazást jelentő Cypripedioideae alcsaládban már találunk hazai fajt: az északi félteke mérsékelt övében elterjedt nemzetség európai képviselőjét, az sárga rigópoharat (*Cypripedium calceolus*). Ebben a nem túl népes alcsaládban megjelenésükben meglehetősen egységes növényeket találunk, melyeknek mézajkai papucs-szerűvé módosultak. Legtöbb hazai fajunk, az orchideák két legnépesebb, és evolúciós értelemben legfiatalabb csoportjába tartozik: a főleg trópusi fajokban gazdag Epidendroideae alcsaládba, illetve a legtöbb mérsékeltövi fajt felvonultató Orchidoideae alcsaládba.

Előbbi alcsaládon belül a legbizonytalanabb leágazás az Epipogiinae altribuszé (MOLVRAY – KORES 2005), melybe a hazánkban is előforduló, mérsékeltövi mikoheterotróf életmódú fonák bajuszvirág (*Epipogium aphyllum*) tartozik. Kifejezetten ennek a fajnak a tágabb rokonságát kutató vizsgálat hiányában, de a *Gastrodea* génuszhoz való közelsége (ROY *et al.* 2008) miatt a hazai fajt a főleg trópusi orchideákat tartalmazó Gastrodieae tribuszba sorolhatjuk, de ez a besorolás még nem végleges. Jól elkülönült, a mérsékelt övet meghódító külön leszármazási vonalat jelent (BATEMAN *et al.* 2005) az Epidendroideae alcsaládon belül a Neottieae tribusz, ahová számos hazai fajunkat soroljuk. Itt találjuk, a csoport legkorábbi elágazásán (2. ábra) a monofiletikus *Cephalanthera* nemzetséget, amelyen belül a hazai fajok evolúciós viszonya is tisztázott: a *Cephalanthera rubra* korábban elkülönült a másik két, fehér virágú fajtól (*C. damasonium* és *C. longifolium*). A leszármazási kör másik ágán olyan növényeket találunk, melyek közül számos faj részben vagy teljesen elvesztette fotoszintetizáló képességét, és részben vagy egészében gombapartnerére utalt mikoheterotróf életmódra tért át. Ezen csoport evolúciója során az első elágazáson – monofiletikus egységet alkotva – találjuk a *Neottia* s. l. nemzetséget, mely magában foglalja a korábban elkülönítve kezelt *Neottia* s. str. és *Listera* nemzetségeket is. A *Neottia* nemzetség kiterjesztésének okát a 2. ábrán láthatjuk: az azonos leszármazási körbe tartozó fajok esetében a korábban *Listera ovata*-nak nevezett faj – noha töle morfológiailag jobban elkülönült – genetikailag közelebb áll a *Neottia nidus-avis*-hoz, mint a *Listera cordata*-hoz. Ezért kiterjesztették a nemzetséget, így ma már a korábban különállónak tekintett *Listera*-fajokat is a *Neottia* nemzetségen belül tárgyalják. A morfológiai elkülönülés okát ennek fényében annak tudjuk be, hogy az egyébként

zöld színanyaggal rendelkező rokonaihoz képest a *N. nidus-avis* – a korhadéklakó életmódhoz történő alkalmazkodás során fellépő ún. irányító szelekció hatására – számos morfológiai változáson ment keresztül, ami megjelenésében eltávolította legközelebbi rokonától. De ennek a szelekciónak ki nem tett genetikai tulajdonságok nem változtak ilyen gyorsan, ezért növényünk genetikailag továbbra is legközelebbi rokonához, a *Listera ovata*-hoz maradt hasonló. A következő leágazást a *Limodorum* nemzetség alkotja, melynek fajai mikoheterotróf életmódot folytatnak. Közülük hazánkban egy faj (*L. abortivum*) fordul elő.

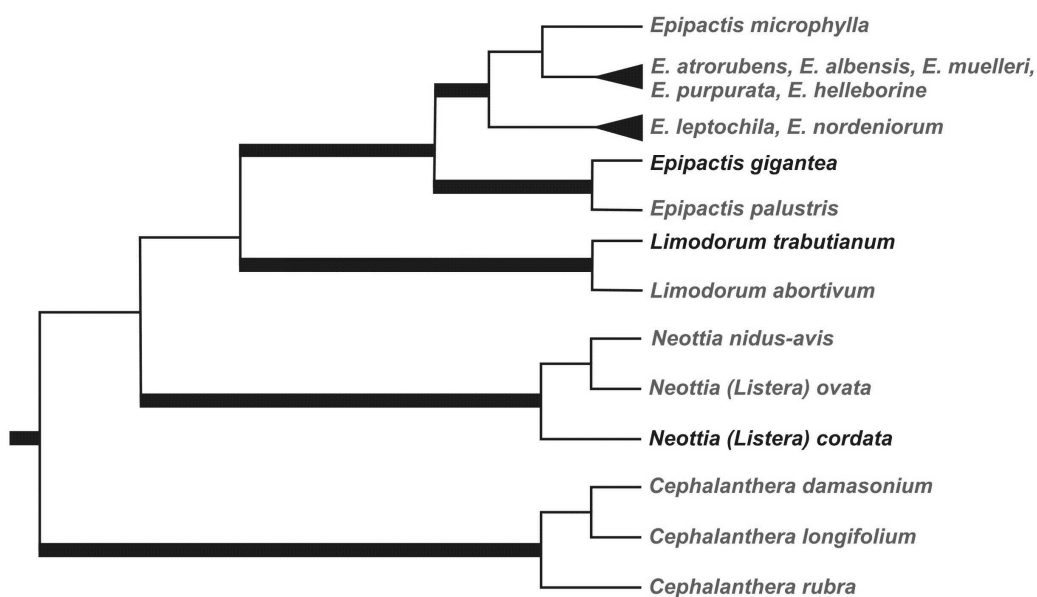
A Neottieae tribusz legkésőbbi, ugyanakkor leginkább szerteágazó csoportját az *Epipactis* nemzetség alkotja. Közöttük számos olyan alak található, melyek elindultak az önálló fajjá válás útján, melyet elsősorban különleges szaporodásbiológiai tulajdonságuk, az önmegporzás okoz. E kisméretű önállóságát többnyire csak az utóbbi évtizedekben ismerték fel, korábban nem különítették el őket a rovarmegporzású *Epipactis helleborine*-től. Ehhez képest a genetikai adatok jócskán eltérő képet festenek. Mint láttuk, a csoportot meglehetősen fiatalnak tekinthetjük, és az első elágazásokon olyan morfológiailag izolált fajokat találunk, mint az *Artrochilum* névű önálló génuszba is sorolható *E. palustris*. Ezen belül pedig – a fent részletezett korábbi elképzeléssel szemben – nem a széleslevelű nőszőfűből levált kisméretű fajokat, hanem jelenleg három leszármazási irányt látunk, melyben vegyesen találunk önmegporzó kisméretű fajokat és rovarmegporzású fajokat. Noha hozzá kell tennünk, hogy a vizsgálatok messze nem tekinthetők véglegesnek, hiszen számos kisméretű faj – köztük sok hazait sem – eddig nem vizsgáltak meg, valamint az *E. helleborine*-csoporton belüli viszony statisztikai értelemben bizonytalan (2. ábra). Mindenesetre a jelenlegi kép szerint az önmegporzás nem egy „tőfajból” leválva indult el, hanem több (legalább három) egymástól elkülönült vonalon, párhuzamosan alakult ki a nemzetségen belül. Az egyes leszármazási vonalakon belül a fajok közti evolúciós viszony ma még ismeretlen, további filogenetikai munka szükséges ennek feltárásához.

Az Epidendroideae alcsalád későbbi leágazásain a roppant fajgazdag csoport főleg trópusi képviselőit találjuk. Ezek között csupán két olyan leszármazási vonal van, melyek közt a mérsékelt övet, s ezen belül hazánkat is meghódított fajok is előfordulnak. Az egyik ilyen ág a trópusi Dendrobieae tribusz rokonának számító Malaxideae tribusz, melyen belül három olyan nemzetséget is találunk, melyek egy-egy képviselője megjelenik kontinensünkön: a *Malaxis* és a *Liparis* nemzetség; illetve egy monotipikus génusz a *Hammarbya*. A tizenkét génuszt számláló, mérsékelt övi Calypsoeae tribuszba egyetlen hazai nemzetség tartozik. A hideg-mérsékelt övi *Corallorhiza*-fajok többsége újvilági elterjedésű, de egy faj (*C. trifida*) Euráziában és hazánkban is megtalálható.

Az orchideák másik nagy, viszonylag fiatal csoportját az Orchidoideae alcsalád alkotja, ahová legtöbb hazai orchideánkat soroljuk. Noha ebben a csoportban is szép számmal találhatók trópusi fajok, itt is vannak olyan leszármazási sorok, amelyeknek egyes rokonsági körei a mérsékelt övet is meghódították. Ilyen a Cranichideae tribusz két nemzetsége, a *Spiranthes* és a *Goodyera* is. Mindkét génusznak vannak szubtrópusi fajai is, de közülük egy-egy hazánkba is eljut. Az alcsalád elsősorban talajlakó életmódú fajokat tartalmazó leszármazási vonalát az Orchideae tribusz képviseli.

Ezen belül javarészt trópusi fajokat tartalmaz a Habenariinae altribusz, de Európa kiegyenlített, nedves klímájú területein is megtalálható néhány képviselőjük. A történelmi Magyarország egykori területéről egy képviselőt ismerünk ebből a csoportból, a *Herminium monorchis*-t, melynek régi előfordulása a Fertő-tó mellékének ma Ausztriához eső részén lehetett.

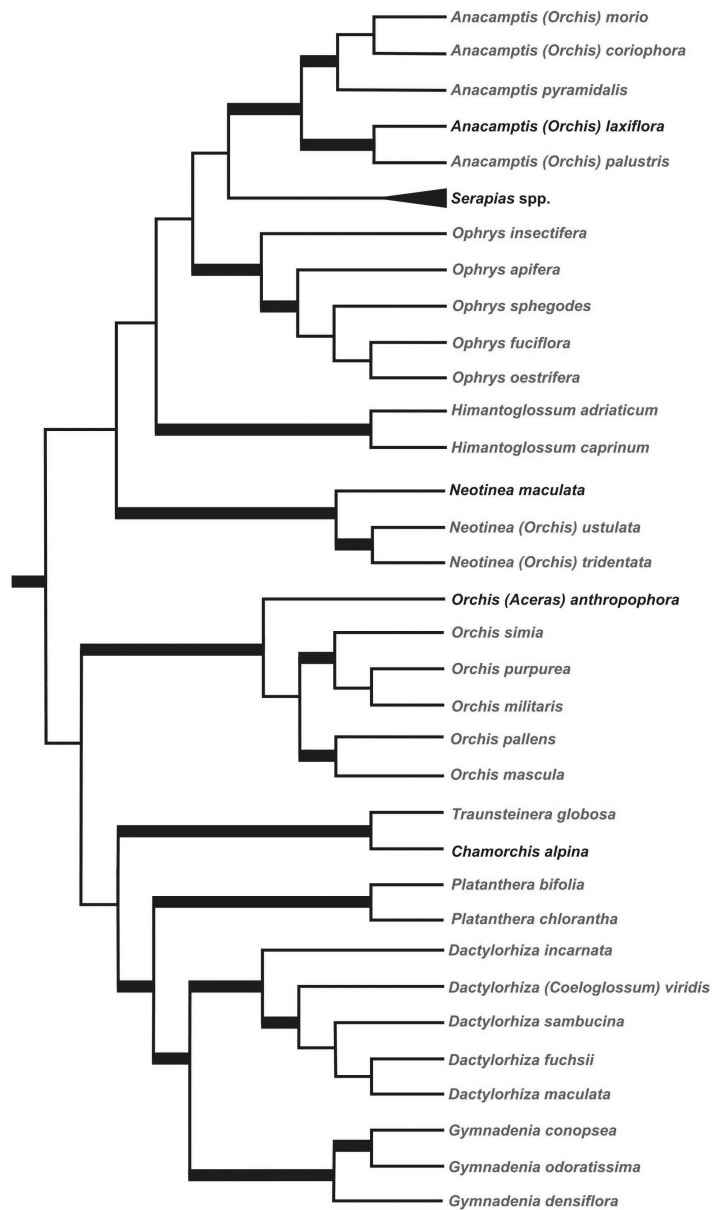
2. ábra. A félkövér szedéssel jelölt hazai fajok leszármazási viszonyai a madárfészek-félék (Neottieae) tribuszának egyszerűsített törzsfáján BATEMAN *et al.* (2005) munkája alapján. A magas statisztikai támogatottságú (azaz nagy bizonyossággal megfelelő leszármazási viszonyt bemutató) belső ágakat vastagon kihúzva emeltük ki



A kosborfélék tribuszának (Orchideae) mérsékelt övet meghódított, és ott diverzifikálódott csoportját az Orchidinae szubtribusz alkotja, ahová a legtöbb hazai faj is tartozik. A csoport filogenetikai viszonyait elsősorban BATEMAN *et al.* (1997), BATEMAN (2001), BATEMAN *et al.* (2003), PRIDGEON *et al.* (1997) munkái alapján ismerjük. A szubtribusz maga nagy bizonyossággal monofiletikus, ugyanakkor a két alapvető leszármazási ágra válása már sokkal kevésbé bizonyos, sőt, a 3. ábrán felvázolt nemzetségek közti leszármazási viszony is bizonytalan. Mindazonáltal ez nem jelenti azt, hogy ez a rendszer nem írhatja le pontosan a génuszok közti evolúciós viszonyt; az itt közölt rendszer például jó keretet ad a szubtribuszon belüli evolúciós változásokhoz. A csoporton belül roppant elterjedt $n=21$ kromoszóma-szám $n=18$ -ra redukálódott, és ez összeköti a *Himantoglossum*–*Ophrys*–*Serapias*–*Anacamptis* s. l. vonalat, míg az egyébként gömbölyded iker gumós raktározó szervek megnyúlása a *Platanthera*–*Dactylorhiza* s.l.–*Gymnadenia* vonalat, a kromoszóma-szám 20-ra csökkenése pedig a *Dactylorhiza* s.l.–*Gymnadenia* vonalat kapcsolja össze. Másrészt viszont egyes korai leágazások, mint amilyen a *Neotinea* s.l. elkülönülése is,

roppant bizonytalan helyzetűek, és mivel csupa – a csoporton belül – ősinék tekinthető tulajdonságot hordoznak, egyik nagy ághoz sem köthetjük jobban; ezért egyes összegzések (BATEMAN 2006) inkább egy hármas alapi elágazásban (ún. trichotómiában) helyezik a két fő ág közé.

3. ábra. Hazai fajok (félkövér szedéssel jelölve) leszármazási viszonyai a Orchidinae altribusz egyszerűsített törzsfáján, BATEMAN *et al.* (2003) munkája alapján. A magas statisztikai támogatottságú (azaz nagy bizonyossággal megfelelő leszármazási viszonyt bemutató) belső ágakat vastagon szerepelnek



Noha a génuszok közti viszony bizonytalan, maguknak a nemzetségeknek itt közölt lehatárolása meglehetősen bizonyos, amit ábránkon az adott génuszokhoz vezető vastag (=erős statisztikai támogatottságú) ágak jeleznek. Ezek tették szükségessé azokat a nevezéktani változásokat (BATEMAN *et al.* 1997, PRIDGEON *et al.* 1997), melyek napjainkig tartó vitákat gerjesztettek (TYTECA – KLEIN 2008, BATEMAN 2009). Mára azonban meglehetősen világossá váltak a két tábor érvei, melyek közül jelen kötet a molekuláris filogenetikai eredmények alapján kialakított taxonómiai felfogást és az abból következő nevezéktant követi. A legjelentősebb taxonómiai és nevezéktani változás egyes, korábban egységesen a kosbor (*Orchis* s. l.) nemzetségbe sorolt fajokat érinti: ma ezeket a fajokat három külön génuszba (*Anacamptis* s.l., *Orchis* s.str., *Neotinea* s.l.) találjuk, melyek sokszor meglehetősen távol esnek egymástól.

De lássuk a nemzetségeket sorban, a 3. ábrán látható sorrend szerint. Az *Anacamptis* nemzetség az európai orchideákon belül az egyik leszármazási sor csúcsi csoportját alkotja; ahogy ábránkról is látszik, számos, korábban az *Orchis* nemzetségbe sorolt faj (*A. palustris*, *A. coriophora*, *A. morio*) körbeveszi a korábban egyedül ide *Anacamptis pyramidalis*-t. Azért volt szükség az *Orchis* nemzetségből a fenti fajokat ide vonni, mert így a kiterjesztett *Anacamptis* s. l. nemzetség már monofiletikus, jól elkülönülő egységet alkot. A nemzetségen belüli legkorábbi leválást a nedves élőhelyekhez alkalmazkodott, általában megnyúlt virágzatú *A. palustris* rokonsága alkotja, melyet hazánkban két alfaj képvisel (*A. palustris* subsp. *palustris* és subsp. *elegans*). Az *Anacamptis pyramidalis* morfológiai eltérését – mely korábbi elkülönítését magyarázza – genetikailag legközelebbi rokonaitól az okozza, hogy ez a faj – ellentétben rokonaival – lepkemegporzásra tért át. Ezek testvércsoportja a mediterrán elterjedésű nyelvorchidea (*Serapias*) nemzetség, mely éjszakai menedékül csőszerű virágokat kínál a megporzó méheknek. Hasonlóan a méhekkel történő koevolúciót példázza a fenti csoportok testvércsoportja, a mediterrán elterjedési központú *Ophrys* nemzetség. Ezek a fajok azonban nem kínálnak a megporzásért „cserébe” semmit, becsapják megporzóikat. A nemzetségen belüli filogenetikai viszony viszonylag jól feltárt (DEVY *et al.* 2008): az egyik legősibb leágazási sorba tartozik a darázs megporzót „használó” *O. insectifera*, az ettől fiatalabb csoportok – melyek hazai képviselői méhmegporzásra tértek át – monofiletikus egységet alkotnak a génusz törzsfáján. Ezen csoporton belül találjuk az autogám *O. apifera*-t, mely talán önmegporzó képessége miatt a nemzetség egyik legelterjedtebb faja. A méhbangó a nemzetség legváltozatosabb monofiletikus csoportjához, az *O. fuciflora*-fajkomplexhez vezető leszármazási irány mellékágát képviseli. A főág nagyarányú radiáción ment keresztül: ez a bangók legnagyobb fajszaú csoportja, melyen belül jelentős génáramlás van a fajok között. A korábban leváló *sphagodes*-csoport ugyan kissé genetikailag is izoláltabb, de a csúcsi csoportot alkotó fajok közt inkább földrajzi izoláltságból adódó genetikai különbségek vannak, semmint ökológiai izolációból adódók (SRAMKÓ 2008). Ilyen, két eltérő eredetű csoportba tartoznak maradék hazai fajaink: a feltehetőleg az utolsó jégkorszak során az Appennini-félszigeten izolálódott *fuciflora*-csoportba tartozó *O. fuciflora*, míg a Balkánon elkülönült *oestriifera*-csoportba tartozó *O. oestriifera*, illetve a két alak találkozásából kialakult átmeneti alak (GULYÁS *et*

al. 2005), az *O. fuciflora* subsp. *holubyana*. Az eddig tárgyalt csoportok testvércsoportja a különleges virágmorfológiájú sallangvirág nemzetség (*Himantoglossum*), melynek hazánkban két faja honos: a közép-európai elterjedésű *H. adriaticum* és a balkáni–kiszábsiai *H. caprinum*. Míg az utóbb tárgyalt nemzetségek morfológiai alapon is egységesek voltak eddig is, a filogenetika eredményei jócskán átrajzolták a *Neotinea* nemzetséget, kibővítve azt. A 3 ábráról könnyen belátható, hogy a korábban az *Orchis* s.l. nemzetségbe sorolt egyes fajok sokkal közelebbi rokonságban vannak az atlanti-mediterrán *Neotinea maculata*-val, mint a génusz típusfajával, az *Orchis militaris*-szal. Magán a nemzetségen belüli leszármazási viszonyok meglehetősen világosak: a legelső elágazást nagy bizonyossággal a hazánkban nem élő, számos ősi jellegzetességet mutató *N. maculata* jelenti. Ezen belül több hasonlóan pettyes virágtakarójú fajt találunk, köztük a hazánkban is előfordul a *N. tridentata*-t és a *N. ustulata*-t. Utóbbinak két fenológiai jelentősen izolálódott alakja ismert: egy május–júniusban és július–augusztusban virágzó. Ennek ellenére a hazánkból származó saját, publikálatlan adataink, és a közölt európai eredmények (TALI *et al.* 2006) is arra utalnak, hogy genetikailag alig különíthetők el, sőt elképzelhető, hogy a késői virágzású alak egymástól függetlenül, több különböző helyen is kialakult.

Az Orchidinae altribusz másik nagy ágának alapi elágazását a szűkebb értelemben vett kosbor nemzetség (*Orchis* s.str.) tagjai alkotják. A nemzetségen belül az evolúciós viszonyok elég biztosan ismertek. A legősből elágazáson a korábban *Aceras* néven külön nemzetségbe sorolt mediterrán elterjedésű *O. anthropophora*-t találjuk, mely korábbi különállóságát számos ősi bélyeget mutató morfológiai sajátosságának köszönheti. Ezen ágon belül elég egyértelműen két ágat találunk: az egyikbe az ember- vagy majomtestre emlékeztető alakú mézajakkal rendelkező kosborok kerülnek, melyek hazai képviselői az *O. militaris*, *O. purpurea* és *O. simia*; a másikba soroltak további két nagy leszármazási vonalat képviselnek, a hazánkban élő két faj: az *O. mascula* subsp. *signifera* és az *O. pallens*. Ezen nagy leszármazási ág következő csoportját olyan magashegyi-havasi fajok alkotják, melyek számos ősi sajátosságot hordoznak, és jelenlegi filogenetikai pozíciójuk nagyon bizonytalan; egyes elemzések a valódi kosborokkal (*Orchis* s.str.) közelebbi rokonságát valószínűsítik, ugyanakkor számos ősi morfológiai bélyegük a *Platanthera* génuszhoz kötik őket. Hazai fajok közül a hegyi rétjeink ritkasága, a *Traunsteinera globosa* tartozik ebbe a leszármazási ágba, de nagyon közeli rokonságban áll ez a faj az erdőhatár feletti hegycsúcsokon előforduló *Chamorchis alpina*-val. Érdekesség, hogy habár ez a két faj egymástól genetikailag kevésbé különült el, mégsem olvasztották össze egy génuszba; ennek oka az, hogy köztük – a genetikai hasonlóság ellenére – jelentős kariológiai, és mind a generatív, mind a vegetatív szervek esetében fennálló morfológiai különbségek vannak, és genetikai hasonlóságukat a hideg környezetben általános szabályként értelmezhető lelassult molekuláris evolúcióval magyarázzák (BATEMAN 2009). A Orchidinae altribuszának maradék taxonjai egy jól elkülönülő „csúcsi” helyzetű monofiletikus egységet alkotnak, melyet a már korábban említett morfológiai szünapomorfiák kötnek össze; nem is csoda, hogy molekuláris karakterek alapján is bizonyosan összetartozó, egységes csoportot alkotnak (3. ábra). Ezen az ágon belül az első elágazást a *Platanthera* nemzetsége alkotja, melyen belül a csúcsi ágon

találhatóak hazai fajaink, a *P. chlorantha* és a *P. bifolia*. Itt is azt az érdekes jelenséget látjuk, hogy a génusz részletes vizsgálata (BATEMAN *et al.* 2009) sem talált genetikai különbséget a fenti két, Európában elterjedt faj közt, noha morfológiailag jól elkülönülnek. Ennek magyarázatát – akárcsak korábban – az ezen a leszármazási ágon kivételesen lelassult molekuláris evolúcióval magyarázhatjuk (BATEMAN 2009). E fejlődési ág csúcsán lévő két nemzetséget számos szünapomorf tulajdonság köti össze: hengeres gumóik kézserűvé módosultak, a kromoszóma-szám 20-ra csökkent, gyakori a poliploidia; a *Gymnadenia* és az *Dactylorhiza* összetartozásának statisztikai támogatottsága is magas. Előbbi csoportba három hazai faj is tartozik; ezek filogenetikai viszonya is világos és bizonyos, noha első látásra ellentétes azzal, amit morfológiai alapon gondolnánk. A korábbi elágazáson a *Gymnadenia densiflora* találjuk, míg ennek testvérei az egymással közeli genetikai rokonságban álló *G. conopsea* és *G. odoratissima*. A *Dactylorhiza* többi nemzetség fajai elsősorban Európa atlantikus részén mutatnak jelentős radiációt, amihez nagyban hozzájárul poliploidizációval is kombinálódó hibridizációs hajlamuk. A nemzetségen belüli első leágazást a nedves réteken élő *D. incarnata* képviseli, melynek számos alfaját különítik el; ezek közül hazánkban is megtalálható három. Észak-európai vizsgálatok szerint (HEDRÉN – NORDSTÖRM 2009) a fajon belüli alakok között különböző mértékű génáramlás megfigyelhető, noha a populáción belüli nagyobb fokú géncsere (beltenyésztés) miatt némiképp genetikailag is izolálódtak az alakok egymástól. Ezen faj, valamint a korábban is ide sorolt fajok közé ékelődve találjuk a korábban *Coeloglossum* néven önálló nemzetségbe sorolt *D. viridis*; jelenlegi filogenetikai pozíciója miatt feltétlenül beolvasztandó az ujjaskosbor nemzetségbe, úgy tűnik, alaktani eltérése a szárazabb élőhelyekhez történő alkalmazkodás során keletkezett. Hasonlóan szárazabb élőhelyekhez alkalmazkodott a nemzetség következő leszármazási vonalán talált *D. sambucina* is, noha ez a filogenetikai viszony jóval bizonytalanabb. A jelenlegi adatok alapján a nemzetség törzsfájának csúcsán a *D. fuchsii*-t és a *D. maculata*-t találjuk. A hazánkban is honos *D. majalis*-t – mivel nem vonták be az eredeti vizsgálatokba – csupán saját, publikálatlan vizsgálataink alapján sorolhatjuk ebbe a csúcsi csoportba, de ezen belüli helyzetét nem tudjuk megadni. Érdekességgént említhető, hogy az itt vázolt filogenetikai elképzelés alapján az ujjaskosborok két, egymást követő alkalommal alkalmazkodtak a nedves réti élőhelyekhez: egyszer a *D. incarnata* leszármazási vonalán, egyszer pedig a *D. fuchsii-maculata* leszármazási vonalon; a második hullámú kolonizáció pedig a részben izolálódott alakok hibridizációjához vezetett, ami poliploidizációval párosulva napjainkban is érzékelhető intenzív fajképződést idézett elő a nedves élőhelyeken élő ujjaskosborok esetében.

Végezetül pár szó az Orchidinae csoport evolúciójának legújabb eredményeiről. Számos európai Orchidinae esetében ugyanaz a filogeográfiai mintázat található meg az egyes leszármazási ágakon: az *Ophrys*, a *Himantoglossum*, a *Dactylorhiza*, a *Platanthera* és a *Gymnadenia* nemzetségeken belül is, az idősebb (ősibb) taxonok Kis-Ázsia és a Kaukázus környékén találhatók, míg a fiatalabbak általában nyugati elterjedést mutatnak. Ez általánosságban kelet-nyugati irányú betelepülésre utal, amely szerint a keletről előretörő ősök foglalták el nyugati irányba nyomulva a megfelelő élőhelyeket, miközben hátrahagyott őseiktől elszakadva új fajokká váltak. Talán ez a nyugati

irányú, egy hullámban történő előretörés is okozza, hogy az egyes nemzetségek ugyan jól elválnak egymástól, a köztük lévő pontos evolúciós viszony mégis bizonytalan; a hirtelen diverzifikálódó ágak szinte egy pontról indulnak, ezért is nehéz az európai orchideák magvát adó Orchidinae-k evolúciós viszonyait kétfelé váló (dichotómikus) elágazásokkal leírni.

Irodalom

- BATEMAN, R. M. – HOLLINGSWORTH, P. M. – SQUIRRELL, J. – HOLLINGSWORTH, M. L. (2005): Phylogenetics: Neottieae. In: PRIDGEON, A. M. – CRIBB, P. L. – CHASE, M. W. – RASMUSSEN, F. N. (eds.): *Genera Orchidacearum* 4. Epidendroideae (Part one). – Oxford University Press, Oxford. pp.: 487–495.
- BATEMAN, R. M. – JAMES, K. E. – LUO, Y.-K. – LAURI, R. K. – FULCHER, T. – CRIBB, P. J. – CHASE, M. W. (2009): Molecular phylogenetics and morphological reappraisal of the *Platanthera* clade (Orchidaceae: Orchidinae) prompts expansion of the generic limits of *Galearis* and *Platanthera*. – *Annals of Botany* **104**(3): 431–445.
- BATEMAN, R. M. – PRIDGEON, A. M. – CHASE, M. W. (1997): Phylogenetics of subtribe Orchidinae (Orchidoideae, Orchidaceae) based on nuclear ITS sequences. 2. Infrageneric relationships and taxonomic revision to achieve monophyly of *Orchis* sensu stricto. – *Lindleyana* **12**: 113–141.
- BATEMAN, R. M. (2001): Evolution and classification of European orchids: insights from molecular and morphological characters. – *Journal Europäischer Orchideen* **33**: 33–119.
- BATEMAN, R. M. – HOLLINGSWORTH, P. M. – PRESTON, J. – YI-BO, L. – PRIDGEON, A. M. & CHASE, M. W. (2003): Molecular phylogenetics and evolution of Orchidinae and selected Habenariinae (Orchidaceae). – *Botanical Journal of Linnean Society* **142**: 1–40.
- BATEMAN, R. M. (2006): How many orchid species are currently native to the British Isles? In: BAILEY, J. – ELLIS, R. G. (eds.): *Current taxonomic research on the British and European flora*. – BSBI, London. pp.: 89–110.
- BATEMAN, R. M. (2009): Evolutionary classification of European orchids: the crucial importance of maximising explicit evidence and minimising authoritarian speculation. – *Journal Europäischer Orchideen* **41**(2): 243–318.
- CAMERON, K. M. – CHASE, M. W. – WHITTEN, M. – KORES, P. – JARRELL, D. – ALBERT, V. – YUKAWA, T. – HILLS, H. – GOLDMAN, D. (1999): A phylogenetic analysis of the Orchidaceae: evidence from *rbcL* nucleotide sequences. – *American Journal of Botany* **86**: 208–224.
- CHASE, M. W. – CAMERON, K. – HILLS, H. – JARRELL, D. (1994): DNA sequences and phylogenetics of the Orchidaceae and other lilioid monocots. In: PRIDGEON, A. (ed.): *Proceedings of the Fourteenth World Orchid Conference*. – Her Majesty's Stationary Office, Glasgow. pp.: 61–73.
- CHASE, M. W. – FREUDENSTEIN, J. F. – CAMERON, K. M. (2003) DNA data and Orchidaceae systematics: a new phylogenetic classification. In: DIXON, K. W. – KELL, S. P. – BARRETT, R. L. – CRIBB, P. J. (eds.): *Orchid Conservation*. – Natural History Publications, Kota Kinabalu. pp.: 69–89.
- CHASE, M. W. – SOLTIS, D. E. – OLMSTEAD, R. G. – MORGAN, D. – LES, D. H. – MISHLER, B. D. *et al.* (1993): Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. – *Annals of the Missouri Botanical Garden* **80**(3): 528–580.
- CHASE, M. W. – SOLTIS, D. E. – SOLTIS, P. S. – RUDALL, P. J. – FAY, M. F. – HAHN, W. H. – SULLIVAN, S. – JOSEPH, J. – MOLVRAY, M. – KORES, P. J. – GIVNISH, T. J. – SYTSMA, K. J. – PIRES, J. C. (2000): Higher-level systematics of the monocotyledons: An assessment of current knowledge and a new classification. In: WILSON, K. L. – MORRISON, D. A. (eds.): *Monocots: Systematics and Evolution*. – CSIRO, Collingwood. pp. 3–16.
- CHASE, M.W. – FAY, M.F. – DEVEY, D.S. – MAURIN, O. – RØNSTED, N. – DAVIES, T. J. *et al.* (2006): Multi-gene analyses of monocot relationships: a summary. In: COLUMBUS, J. T. *et al.* (eds.): *Monocots: Comparative biology and evolution*. – Rancho Santa Ana Botanic Garden, Claremont. pp: 63–75.
- CONRAN, J. G. – BANNISTER, J. M. – LEE, D. E. (2009): Earliest orchid macrofossils: Early Miocene *Dendrobium* and *Earina* (Orchidaceae: Epidendroideae) from New Zealand. – *American Journal of Botany* **96**(2): 466–474.
- DEVEY, D.S. – BATEMAN, R. M. – FAY, M. F. – HAWKINS, J. A. (2008): Friends or relatives? Phylogenetics and species delimitation in the controversial European orchid genus *Ophrys*. – *Annals of Botany* **101**: 385–402.
- DRESSLER, R. L. (1990): *The Orchids. Natural history and classification*. – Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts and London. 332 pp.

- GULYÁS G. – SRAMKÓ G. – MOLNÁR V. A. – RUDNÓY SZ. – ILLYÉS Z. – BALÁZS T. – BRATEK Z. (2005): Nuclear ribosomal DNA ITS paralogs as evidence of recent interspecific hybridization in the genus *Ophrys* (Orchidaceae). – Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica **47**: 61–67.
- HEDRÉN, M. – NORDSTRÖM, S. (2009): Polymorphic populations of *Dactylorhiza incarnata* s.l. (Orchidaceae) on the Baltic island of Gotland: morphology, habitat preference and genetic differentiation. – Annals of Botany **104**(3): 527–542.
- LINNÉ, C. (1735): Systema naturae, sive regna tria naturae systematice proposita per classes, ordines, genera, – species. – Lugduni Batavorum, Leiden.
- MEHL, J. (1984): *Eoorchis miocaenica* nov. gen. – nov. sp. aus dem Ober-Miozän von Öhningen, der bisher älteste fossile Orchideen-Fund. – Berichte aus den Arbeitskreisen Heimische Orchideen (Hanau) **12**: 9–21.
- MOLVRAY, M. – KORES, R. (2005): Phylogenetics: Subtribe Epipogiinae. In: PRIDGEON, A. M. – CRIBB, P. L. – CHASE, M. W. – RASMUSSEN, F. N. (eds.): Genera Orchidacearum 4. Epidendroideae (Part one). – Oxford University Press, Oxford. p.: 521.
- PODANI J. (2007): A szárazföldi növények evolúciója és rendszertana. 2. jav. kiadás. – ELTE Eötvös Kiadó, Budapest. 300 pp.
- PRIDGEON, A. M. – BATEMAN, R. M. – COX, A. V. – HAPPEMAN, J. R. – CHASE, M. W. (1997): Phylogenetics of subtribe Orchidinae (Orchidoideae, Orchidaceae) based on nuclear ITS sequences. 1. Intergeneric relationships and polyphyly of *Orchis* sensu lato. – Lindleyana **12**: 89–109.
- PRIDGEON, A. M. – CRIBB, P. L. – CHASE, M. W. – RASMUSSEN, F. N. (eds. – 2005): Genera Orchidacearum 4. Epidendroideae (Part one). – Oxford University Press, Oxford.
- RAMÍREZ, S. R. – GRAVENDEEL, B. – SINGER, R. B. – MARSHALL, C. R. – PIERCE, N. E. (2007): Dating the origin of the Orchidaceae from a fossil orchid with its pollinator. – Nature **448**: 1042–1045.
- ROY, M. – YAGAME, T. – YAMATO, M. – IWASE, K. – HEINZ, CH. – FACCIO, A. – BONFANTE, P. – SELOSSE, M.-A. (2009): Ectomycorrhizal Inocybe species associate with the mycoheterotrophic orchid *Epipogium aphyllum* but not its asexual propagules. – Annals of Botany **104**(3): 595–610.
- SRAMKÓ G. (2008): Az nrITS szekvencia változatosság a mediterrán bangó (*Ophrys* L.) nemzetség poszméhbangó (*O. fuciflora*) fajkomplexében. Doktori (PhD) értekezés. – Debreceni Egyetem Természettudományi Doktori Tanács Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola, Debrecen. pp.: 106.
- STEVENS, P. F. (2001-től): Angiosperm Phylogeny Website. Version 9, June 2008 (and more or less continuously updated since). – <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/> (hozzáférés: 2010.11.08.)
- TAKHTAJAN, A. L. (1969): Flowering plants: origin and dispersal. – Oliver – Boyd, Edinburgh.
- TAKHTAJAN, A. L. (1980): Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). – Botanical Review **46**: 225–359.
- TALI, K. – FAY, M. F. – BATEMAN, R. M. (2006): Little genetic differentiation across Europe between early-flowering and late-flowering populations of the rapidly declining orchid *Neotinea ustulata*. – Biological Journal of the Linnean Society **87**: 13–25.
- THORNE, R. F. (1992): Classification and geography of flowering plants. – Botanical Review **58**: 225–348.
- TYTECA, D. – KLEIN, E. (2008): Genes, morphology and biology – the systematics of Orchidinae revisited. – Journal Europäischer Orchideen **40**: 501–544.

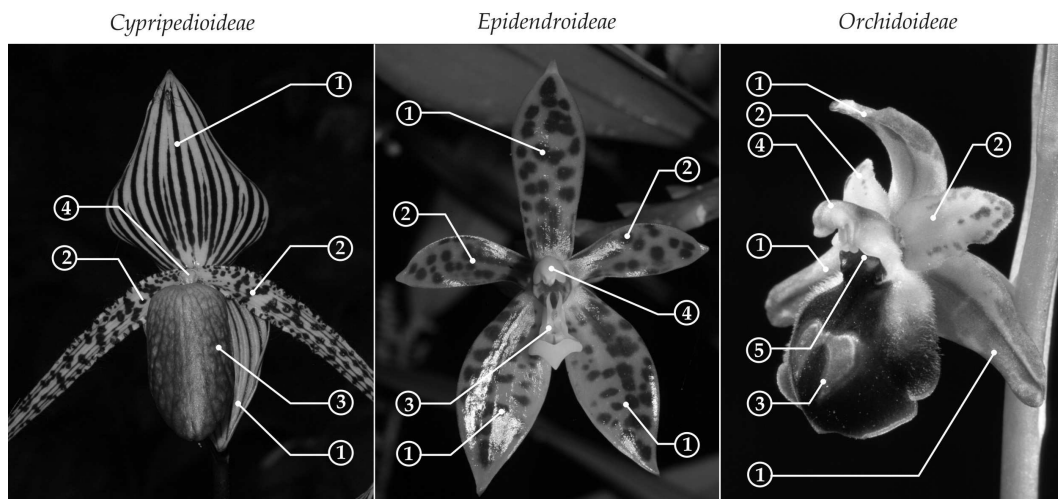
Az európai orchideák megporzásbiológiája

MOLNÁR V. Attila – BÓDIS Judit – SRAMKÓ Gábor

Az orchideák virágai megdöbbentően sokfélék. Egyesek fürtben fejlődnek, mások magányosak. Vannak milliméteres parányok és több deciméteres óriások. Megjelenésük a jelentéktelen külsőtől a feltűnő szépségig változik. A virágboltokban kapható vagy a kiállításokon megcsodált orchideák általában különböző trópusi (epifiton) fajok hibridjei. Nemesítőik látványos, szokatlan színösszetételű vagy éppen meglepő virágok létrehozására törekedtek. Hazánk kosborféléinek többnyire apró virágai látszólag kevésbé látványosak, de közelről szemügyre véve és a nagyfokú alkalmazkodásukat megértve, legalább ilyen figyelemreméltók.

4. ábra. Az orchideák virágai jellegzetesen kétoldalian részarányosak.

Jelmagyarázat: 1 – külső lepellevél; 2 – belső lepellevél; 3 – mézajak; 4 – ivaroszplop; 5 – bibefelület.



A kosborvirágok harmonikus szépsége vagy bizarr kinézete, változatos mérete, színe, illata, szőrözöttsége, feltűnő alakbeli módosulásai mind a megporzást szolgálják. Az egyes virágalkotórészek magas fokú specializáltsága ellenére a virág szerkezeti felépítése az egész családon belül egységes. A kosborfélékre két körbe rendeződő, körönként 3–3 lepellevelet számláló (*trimer*), kétoldalian részarányos (*zigomorf*) virág jellemző (4. ábra). A kétoldali szimmetriáért az orchideavirág két speciális alkotója, a mézajak (*labellum*) és a bibeoszlop (*gynostemium*) felelős. A mézajak az orchideák belső lepelkörének tagja, mely a többi lepellevélnél rendszerint nagyobb, valamint eltér azoktól színezetében, mintázataiban és szőrözöttségében. Elsősorban a megporzó rovarok leszállóhelyéül szolgál és rengeteg különböző módosulata ismeretes. Illattermelő ozmofóriáival csalogathatja a megporzókat, kiöblösödése tartály-csapdaként működhet, vagy

csőszerű nyúlványt, úgynevezett. sarkantyút viselhet, melyben nektár gyűlhet össze. A kosborvirágok másik különleges alkotója a bibeoszlop. Ez a képződmény a bibe és a rendszerint egy (a papucsajkú orchideák esetében kettő) termékenyítőképes porzó összenövése révén keletkezik. A háromosztatú bibének legtöbbször csak a két oldalsó karéja termékeny (*fertilis*). A középső, meddő karéj elcsökevényesedhet vagy az ún. csőröcskévé (*rostellum*) alakult és ragadós anyagot választ ki. A termékeny porzó a bibeoszlopba ágyazódik s mindkét portoküregében egy-egy pollencsomag (*pollínium*) képződik. A kosborfélék virágpóra nem porszerű, hanem nyálkaanyag révén összetapad. Egyes nemzetségekben a pollínium alapi vagy csúcsi része a csőröcskén keletkező ragadótesttel (*viscidium*), egy közbeiktatott nyelecskével (*stipes*) úgynevezett pollináriumot alkot. A két portokfél két pollencsomagját tartalmazó pollinárium egyes fajok esetében együtt tapad a rovarra és így terjed, míg a legtöbb hazai faj esetében a két portokfélben képződött pollentömeg (hemipollinárium) külön is terjedhet.

1. táblázat. Az európai rovarmegporzású orchideák fontosabb virágtípusai, PAULUS (2005: 107.) nyomán, módosítva

Jellegcsoport	Megporzók	Virág szín	Illat	Táplálék	Példa
bogárvirágok (<i>Cantharophila</i>)	bogarak (levéldarazsak)	zöldes-barnás	édes	nektár	<i>Neottia ovata</i> , <i>Dactylorhiza</i>
légyvirágok (<i>Myophila</i>)	legyek, fűrészdarazsak	zöldes, barnás	enyhén édes	nektár	<i>Herminium</i> , <i>Malaxis</i> , <i>Liparis</i> , <i>Hammarbya</i>
méhvirágok (<i>Melittophila</i>)	méhek	fehér, sárga, bíboros, vöröses- zöldes	édes v. kissé kellemetlen	igen kevés nektár	<i>Anacamptis</i> <i>coriophora</i> , <i>Himantoglossum</i> , <i>Spiranthes</i> , <i>Epipogium</i> , <i>Goodyera</i>
		sárga, bíboros, vöröses- zöldes	édes	nincs	<i>Anacamptis</i> , <i>Neotinea</i> , <i>Dactylorhiza</i>
		fehér vagy bíboros	nincs	nincs	<i>Cephalanthera</i> <i>rubra</i> , <i>C. longifolia</i>
		sárga	édes	nincs (tartálycsapda)	<i>Cypripedium</i>
darázsvirágok	társas darazsak	fehéres, bíboros, zöldes	édes, narkotikum	nektár	<i>Epipactis</i>
szendervirágok (<i>Sphingophila</i>)	szenderek	zöldesfehér	erősen édes	sok nektár	<i>Platanthera bifolia</i>
éjjeli lepkevirágok (<i>Phalaenophila</i>)	bagolylepkék, araszoló	fehéres, zöldes	édessé	nektár	<i>Platanthera</i> <i>chlorantha</i>
lepkevirágok (<i>Psychophila</i>)	nappali lepkék	bíboros vagy feketészvörös	illat nélküli vagy édessé	nektár nincs	<i>Gymnadenia</i> <i>Anacamptis</i> <i>pyramidalis</i>
ál-párzás (<i>Pseudocopulation</i>)	méh-, darázs- (bogár) hímek	barnás (rovárszerű)	szexuálferomonok	nincs	<i>Opbrys</i>

Az orchideafajok többségének jellegzetessége a reszupinációnak nevezett folyamat (ARDITTI 2003). A legtöbb faj bimbóiban kezdeti állapotban felül (a virágzati tengely felé nézve) található a mézajak és alatta (a murvalevél felé irányulva) az ivaroszlop, de ez a virág kinyílását megelőzően többnyire a magház, ritkábban a kocsány 180°-os elcsavarodása következtében megváltozik. Némely fajok – mint a fonák bajuszvirág (*Epipogium aphyllum*) – esetében a reszupináció elmarad, mások – mint a fiókás tőzegorchidea (*Hammarbya paludosa*) – esetében az elcsavarodás 360°-os. Úgy tűnik, hogy a reszupináció létrejöttében az ivaroszlopnak és annak jelentős növekedési hormon tartalmának lehet szerepe, ugyanis az ivaroszlop csúcsának bimbós állapotban történő eltávolítása a reszupináció elmaradását okozza. A természetben is találhatók néha olyan rendellenes példányok, amelyeknek némely vagy éppen valamennyi virágán a reszupináció elmaradt. A folyamat a rovarmegporzású fajok esetében kulcsfontosságú ahhoz, hogy a virág és annak alkotói a megporzáshoz megfelelő helyzetbe kerüljenek.

Az orchideák virágainak felépítése és külső megjelenése egyaránt a megporzás biztonságát növelő, igen sokoldalú fejlődés eredménye. A kosborfélék megporzóként nagyon különböző élőlénycsoportok ismertek. Az allogám (idegenmegporzású fajok) mintegy 63 %-át hártványasszárnyúak, 16 %-át kétszárnyúak, 8 %-át éjszakai életmódú lepkék, 3 %-át nappali lepkék, 3 %-át madarak és 8 %-át más állatok porozzák meg (PIJL – DODSON 1966). A madármegporzást afrikai és dél-amerikai fajok esetében tapasztalták, amelyek virágait nektármadarak és kolibrik látogatják (JOHNSON – BROWN 2004, JOHNSON 1996, SINGER – SAZIMA 2000). Ismeretes kisemlős által megporzott orchidea is; a *Cymbidium serratum* nevű faj ízletes mézajkait fogyasztja egy rágcsáló (*Rattus fulvescens*), és eközben az orrára ragadó pollennel porozza meg a virágokat (WANG *et al.* 2008).

Az európai orchideák körében a rovarmegporzás (*entomofília*) játssza a főszerepet. A virágok szerkezete a legnagyobb mértékben alkalmazkodott a rovarok testfelépítéséhez, sőt gyakran azokkal kölcsönhatásban fejlődött (*koevolúció*).

A különböző orchideafajok virágainak a megporzókra gyakorolt hatása nagyon eltérő specifitású. Például az erdei ujjaskosbor (*Dactylorhiza fuchsii*) megporzóiként számos különböző bogarat és méhet azonosítottak, a poloskaszagú sisakoskosbor (*Anacamptis coriophora*) esetében pedig darazsak, méhek, lepkék, legyek és poloskák megporzó tevékenységét is dokumentálták. Ugyanakkor vannak fajok (például a bibircsvirágok, sarkvirágok) amelyek virágait kizárólag egy rovarcsoport (lepkék) fajai porozzák meg, sőt a bangók esetében a pollinátorok fajspecifikusak.

Hangyákat is gyakran figyelhetünk meg a kosborok virágzataiban (többnyire nektárt fogyasztanak vagy levéltetveket őriznek), de megporzóként való szerepük az európai fajok esetében alárendelt: eddig csupán egyetlen fajnál, a havasi törpekosbornál (*Chamorchis alpina*) dokumentálták a hangyák általi megporzást (BAUMANN – BAUMANN 2010, SCHIESTL – GLASER 2012).

Eddig elég kevés adat áll rendelkezésre arról, hogy a rovarok milyen távolságra képesek az európai orchideák pollenjét eljuttatni, az viszont valószínű, hogy a különböző fajok megporzóinak eltérő röpképessége döntően meghatározza ezt. A jórészt kistermetű méhek által megporzott erdei papucskosbor (*Cypripedium calceolus*)

esetében a virágporcsomag átlagos terjedési távolsága 5,2 m, maximuma pedig 23 méter volt (TREMBLAY *et al.* 1994), a bakkbúú sallangvirág (*Himantoglossum hircinum*) esetében a pollen átlagosan 1,59 m távolságra, legfeljebb 7 méter távolságra jutott el. A nagyobb termetű és jobb röpképességű poszméhek által megporzott bodzaszagú ujjaskosbor (*Dactylorhiza sambucina*) esetében a virágpor átlagosan 10,9 méter távolra és legfeljebb 176 méternyire jutott el. Ez utóbbi az orchideák körében tapasztalt rekord is egyben (KROPF – RENNER 2008).

Az európai orchideák főbb megporzási típusai

Bár eredendően az ősi orchideák között általános lehetett, a rovarmegporzás a ma élő orchideák körében korántsem jelent mindig mindkét fél számára kölcsönösen előnyös (mutualisztikus) kapcsolatot. Az európai és a hazánkban előforduló fajok legfeljebb negyedének virágai termelnek nektárt. Úgy tűnik, legalább három újabb evolúciós irány van kibontakozóban, amelyek a nektártermelés elmaradásával járnak, és egymástól függetlenül, különböző mechanizmusok révén, több rokonsági körben kialakultak.

Az Európában előforduló orchideák körében a következő fontosabb és bizonyított mechanizmusok ismertek a megporzó rovarok vonzására:

- 1.) a megporzók nektárral történő csalogatása;
- 2.) önmegporzás;
- 3.) a megporzók megtévesztés útján, ellenszolgáltatás nélkül történő csalogatása,
 - 3a.) táplálék ígéretével történő megtévesztés,
 - i.) pollentermelő virág utánzása,
 - ii.) nektártermelő virág utánzása,
 - iii.) zsákmány utánzása,
 - 3b.) tartálycsapda alkalmazása;
 - 3c.) szexuális megtévesztés,
- 4.) a virágok átalakulása bűvő- és alvóhelyekké rovarok számára.

A különböző megporzástípusok evolúciós szempontból eltérő előnyöket nyújtanak és más-más hátránnyal járnak. Az önmegporzás előnyei közé tartozik például, hogy ezek a fajok jórészt függetlenedni tudtak a rovarmegporzóktól és azok időjárási tényezőkkel összefüggő aktivitásának változásától, ennek eredményeként virágaik nagyon jelentős arányban megtermékenyülnek; hátránya viszont az utódok csekély genetikai változatossága (NEILAND – WILCOCK 1999). Azt, hogy a rovarmegporzás nagymértékben függ az időjárástól már Darwin is megfigyelte (DARWIN 1862: 39.). Az agár sisakoskosborról (*Anacamptis morio*) a következőket írta: „láthatjuk az 1860-as évben a szokatlanul hideg és csapadékos időjárás negatív hatását a rovarok látogatásának gyakoriságára és ebből következően ennek az orchideának a megtermékenyülésére. Nagyon kevés termés képződött ebben az évben”. A rovarok nektárral történő csalogatásának az időjárás-függésnél jelentősebb hátránya, hogy a nektár előállítás a magas cukortartalom miatt ráfordítást igényel és emellett úgy tűnik, hogy termésenként kevesebb magot eredményez.

Az eddigi tapasztalatok alapján az európai rovarmegporzású fajok önkompatibilisek, azaz a virágok a saját pollennel is megtermékenyülnek. Ezt a bodzaszagú és széleslevelű ujjaskosborral (*Dactylorhiza sambucina*, *D. majalis*), valamint a kétlevelű sarkvirággal (*Platanthera bifolia*) végzett hazai kísérleteink is alátámasztják. Természetes körülmények között a rovarmegporzású fajok virágainak egy része is ön- vagy szomszédmegporzással (*geitonogámia*) termékenyül meg: a megporzó rovarok gyakran egyazon virágzatban alulról felfelé haladva több virágot is meglátogatnak. (A szomszédmegporzás tehát nem azt jelenti, hogy szomszédos növényről származik a pollen, hanem azt, hogy ugyanazon virágzat valamelyik másik virágából.) A bodzaszagú ujjaskosbor (*Dactylorhiza sambucina*) és a bakbúzú sallangvirág (*Himantoglossum hircinum*) esetében a megporzó által meglátogatott virágok 30 ill. 36 %-ának bibéjére került egyazon egyed másik virágának pollenje, és a virágzatok 62 ill. 71 %-ában fordult elő szomszédmegporzással képződött tok (KROPF – RENNER 2008).

Önmegporzó fajok

Az ismert orchideafajok mintegy 5–20 %-a önmegporzó (*autogám*) (CATLING 1990), a hazánkban eddig ismertté vált fajoknak viszont a harmada szaporodik ilyen módon. Az önmegporzó fajok között vannak olyanok, amelyek – a „*ha ló nincs a szamár is jó*” elvét követve – a virágzás első fázisában rovarmegporzásra „várnak”, és ha ez elmarad, akkor biztonsági megoldásként alkalmazzák az önmegporzást (fakultatív önmegporzás). Ezt a stratégiát követi például a tojásdad és a madárfészek békakonty (*N. ovata*, *N. nidus-avis*), az ibolyás gérbics (*Limodorum abortivum*), a mocsári nőszőfű (*Epipactis palustris*) és az erdei korallgyökér (*Corallorhiza trifida*). Valószínűleg ezen az úton haladt tovább a méhbangó (*Ophrys apifera*), amelynek virágai iránt néha érdeklődnek hártványásszárnyú (*Eucera*, *Tetralonia*) rovarok hímjei, de az ilyen megporzás rendkívül ritka és a faj szinte kizárólag önmegporzással szaporodik.

Ismertek olyan fajok is, amelyek virágai olyan módon alakultak, hogy a rovarmegporzás lehetősége megszűnt és az önmegporzás vált kizárólagossá (obligát autogámia). Az ilyen fajok ivaroszlópának egyes részei különböző mértékben redukálódtak, ilyenek például a Müller-, elbai és ciklámenlila nőszőfű (*Epipactis muelleri*, *E. albensis*, *E. placentina*), amelyek esetében a ragadótest (*viscidium*) – amelynek funkciója a virágporcsomag megporzó rovarra rögzítése lenne – már nem fejlődik ki. A Tallós-, Norden-, pontuszi és Vöth-nőszőfű (*E. tallosii*, *E. nordeniourum*, *E. pontica*, *E. voethii*) esetében a ragadótest megtalálható, de a virág kinyílását követően hamarosan kiszárad és működőképességét elveszíti. Bizonyos fajok, mint a fehér madársisak (*Cephalanthera damasonium*), kislevelű nőszőfű (*Epipactis microphylla*) egyes egyedei vagy populációi, vagy egyes fajok, mint a Futák-nőszőfű (*Epipactis futakii*) esetében a virágok ki sem nyílnak (*kleisztogámia*), ezáltal a rovarmegporzás lehetősége már elméletileg is kizártnak mondható.

Az önmegporzást némely esetben a rovarmegporzó ősoktól való csekély módosulás teszi lehetővé (CLAESSENS – KLEYNEN 2005). A hét európai madársisak (*Cephalanthera*) faj közül csupán egyetlen, a fehér madársisak (*C. damasonium*) önmegporzó. E fajnál hiányzik a bibefelület felső szegélyén az a vékony hártya,

amely a többi faj esetében megakadályozza a pollen bibére jutását. A méhbangó (*Ophrys apifera*) önmegporzó virágaiban a pollíniumok nyele (*caudicula*) – a nemzetség többi, rovarmegporzású fajától eltérően – nem tömör, hanem üregeket tartalmaz. Ennek köszönhetően a *caudicula* nem áll mereven felfelé, hanem lehajlik, és ennek következtében a pollencsomag a bibefelület előtt csüng. Ha a szél ilyenkor kissé megmozgatja a növényt, akkor a pollínium a bibéhez ragad.

A nőszőfű-fajok (*Epipactis*) többségénél az önmegporzás az ivaroszlóp különböző mértékű szerkezeti módosulásaival, egyes, a rovarmegporzáshoz szükséges alkotórészek redukciójával jár együtt. Az a ragadótest (*viscidium*), amely a rovarmegporzású fajokban a pollencsomagokat a megporzó testéhez rögzíti, a fakultatív önmegporzó fajoknál csak rövid ideig működik, az obligát autogám fajoknál pedig teljesen hiányzik. A virágpor mindkét esetben úgy jut a bibefelületre, hogy a pollíniumokban található pollentömeg felaprózódik és a portokokból kipereg. Hogy eközben a bibefelületre is kerüljön a virágpor, azt segíti elő az ivaroszlóp klinandriumnak nevezett alkotórészének redukciója is, amely a rovarmegporzású fajoknál a portokok és a bibe között helyezkedik el. A kislevelű nőszőfű (*Epipactis microphylla*) esetében viszont az önmegporzás nem jár strukturális változásokkal, hanem a pollen rejtetten csírázik a pollíniumban, majd a növekvő pollentömlők eléri a bibét (BONATTI *et al.* 2006). A lápi hagymaburok (*Liparis loeselii*) önmegporzásában az eső játszik szerepet (CATLING 1980): a környezetüktől elszigetelt és az esőtől elzárt tövek nem hoznak magot.

A megporzó rovarokat táplálékkal „jutalmazó” fajok

A rovarmegporzású növények virágai nektárt vagy virágport kínálnak a megporzóknak. Mivel az orchideák virágpora pollencsomagokban képződik és nem szemenként vagy tetrádokban terjed, ezért a kosborfélék a pollinátorokat legfeljebb nektárral – magával a pollennel nem – csalogathatják. Ám az európai kosborféléknek csak mintegy 11,6 %-a termel nektárt (PAULUS 2005). Nektár a hazai orchideák közül csupán a következő – rovarmegporzású és fakultatív önmegporzó – fajok virágaiban észlelhető: zöldike ujjaskosbor (*Dactylorhiza viridis*), nőszőfüvek (*Epipactis* spp. – beleértve az önmegporzó fajokat is), bibircsvirágok (*Gymnadenia* spp.), sarkvirágok (*Platanthera* spp.), kúszó avarvirág (*Goodyera repens*), füzértetekercsek (*Spiranthes* spp.), lápi hagymaburok (*Liparis loeselii*), békakontyok (*Neottia* spp.), poloskaszagú sisakoskosbor (*Anacamptis coriophora*), fiókás tőzegorchidea (*Hammarbya paludosa*), ibolyás gérbics (*Limodorum abortivum*). Az erdei ujjaskosbor (*D. fuchsii*) esetében nektár helyett a bibe által termelt váladék szolgálhat táplálékkal a rovaroknak (DAFNI – WOODSELL 1986). E váladéknak kulcsszerepe lehet több bogárcsoport csalogatásában, amelyek a fajjal számos esetben együtt előforduló széleslevelű ujjaskosbor (*Dactylorhiza majalis*) virágait nem látogatják (PAULUS 2005: 121.).

A növények többségének nektárja 20–75 %-ban tartalmaz cukrokat, és emellett különböző vitaminok, enzimek, antioxidánsok, aminosavak, szerves ionok és másodlagos anyagcseretermékek találhatók benne (BAKER – BAKER 1975). A megporzókhöz való alkalmazkodás nemcsak a virágok méretében, színében, illatában, hanem a nektár összetételében is megnyilvánul (PERCIVAL 1965): a lepkék a 21–48

%-os cukortartalmú nektárt részesítik előnyben, a házi méh számára a 10–74 %-os cukortartalom megfelelő, míg a poszméhek számára a 30–40 %-os (PAIS 1986). Hús orchideafaj nektárjában fruktóz, glükóz, szaharóz és raffinóz fordult elő a legnagyobb mennyiségben, de mellettük kisebb arányban más mono- és oligoszaharidok is megtalálhatóak voltak (BASKIN – BLISS 1969). Általában is az a jellemző, hogy az orchideák nektárjában fruktóz, glükóz és szaharóz a domináns szénhidrát (JEFFREY *et al.* 1970). A sarkantyúban képződő nektár elsősorban az ősbibinek tekinthető szaharóz-típusú, míg a nyílt nektáriumok által termelt inkább az evolúciósan levezetett glükóz-fruktóz típusú (PERCIVAL 1961). A vörösbarna nőszőfű (*E. atrorubens*) és az ibolyás gérbics (*Limodorum abortivum*) nektárjának mintegy 32 ill. 16,9 %-át teszik ki szénhidrátok (glükóz és fruktóz, ill. szaharóz), ugyanakkor 19 ill. 18 különböző aminosavat is kimutattak, amelyek együttes mennyisége 10,46 ill. 6,32 mg/100 ml-t tett ki (PAIS 1986).

Részletesen vizsgálták a nektártermelő sarkantyú ultrastruktúráját az ibolyás gérbics (*Limodorum abortivum*) esetében. A szekréciós üreget vékony falú sejtek határolják, a nektárt 10–12 rétegben elhelyezkedő, parenchimatikus sejtek termelik, amelyek szintesteket, endoplazmatikus retikulumot és Golgi-készüléket is tartalmaznak (FIGUEIREDO – PAIS 1992).

A virágonkénti nektár mennyisége fajon belül is igen eltérő. Például a zöldes sarkvirág (*Platanthera chlorantha*) esetében a virágok 6–86 µl nektárt termelnek. A nektár mennyisége és a megporzás valószínűsége között nem találtak összefüggést, de a meg nem porzott virágok hosszabb ideig nyílnak (STPICZYŃSKA 2003). A kétlevelű és a zöldes sarkvirág (*P. bifolia*, *P. chlorantha*) igen közeli rokonok, amelyek elválása azzal van összefüggésben, hogy az ivaroszló szerkezetének megváltozásával a rovarok eltérő testtájaira ragasztják pollencsomagjaikat (MAAD – NILSSON 2003). Míg az ősbibinek tekinthető kétlevelű sarkvirág a pödörnyelvre, addig a levezetettebb zöldes sarkvirág a lepkék szemére rögzíti hemipollináriumait. Olyan svédországi populációkban, amelyekben együtt fordulnak elő és azonos megporzókon osztoznak, előbbi faj pollencsomagjait hatékonyabban távolítják el, de a virágpor az utóbbi faj bibéjére 1,7–4-szer gyorsabban jut el. A zöldes sarkvirág esetében a megporzó nyelve helyett szemének „megcélzása” a bibefelület megnövekedését és a virágpor hatékonyabb és gyorsabb célba juttatását eredményezte.

A két sarkvirágfaj között Európában képződő hibridek előfordulása jóval ritkább, mint azt a fajok közös előfordulásának gyakorisága alapján várnánk. Ez ökológiai, fenológiai, mechanikai és etológiai izolációs tényezők okozzák (CLAESSENS – KLEYNEN 2006). Hollandiában néhány területen viszont kifejezetten nagy egyedszámban fordul elő a hibrid, amely virágait jelentős arányban megporozza a közönséges csuklyásbagolylepke (*Cucullia umbricata*) (CLAESSENS *et al.* 2008). Ugyanez a faj egyidejűleg az erdei ujjaskosbor (*Dactylorhiza fuchsii*) és a szúnyoglábú bibircsvirág (*Gymnadenia conopsea*) virágait is megporozza.

A kosborfélék pollencsomagjai olyan erősen rögzülnek a megporzókon, hogy azok az élő rovarokon is jelentős ideig megtalálhatóak, és a preparált múzeumi példányokon is évtizedekig megmaradnak. Emiatt az egyes fajok pollinátorainak azonosításához nem feltétlenül szükséges a rovar az adott orchideafaj virágán „tetten

érni”, elegendő, ha a testére (fejére, szájszervére vagy előtorára) ragadt virágporcsomagot azonosítani tudjuk. Így a megporzók körének megállapítására a terepi megfigyelések mellett alkalmas a rovargyűjteményekben található példányok vizsgálata is. Különösen célravezető lehet ez a módszer a megporzókat megtévesztő orchideák esetében, és azoknál a fajoknál, amelyek virágait éjjeli életmódú állatok látogatják. Az előbbiek esetében a terepi megfigyelést a viráglátogatás ritkasága, utóbbiaknál az időzítése nehezíti. Eddigi vizsgálatok során lepkéken talált polliniumokat molekuláris genetikai módszerekkel (WIDMER *et al.* 2000) vagy alaktani jellemzőik és a rovarokon való rögzülés helye alapján (NAZAROV *et al.* 2005) azonosították. Utóbbi vizsgálat során a zöldes sarkvirág (*Platanthera chlorantha*) megporzóiként Bajorországban gyűjtött bagolylepkék (*Autographa*, *Macdunnoughia confusa*, *Plusia putnami gracilis*) szemeire tapadva találtak hemipollináriumokat, valamint egy pontosabban nem azonosított araszólepkén (Geometridae). A faj megporzóiként Svédországban bagolylepkék (*Apamea monoglypha*, *A. furva*, *Autographa gamma*) és kisebb mértékben szenderek (*Deilephila elpenor*, *D. porcellus*) szerepét mutatták ki (NILSSON 1983: 325.).

Rovarmegporzású, táplálék ígéretével „megtévesztő” fajok

Túlnyomórészt az orchideák közül kerül ki az a mintegy 8000 zárvatermő növényfaj, amelyek megporzóikat úgy tévesztik meg, mintha számukra táplálékot kínálnának. E megporzási stratégia kialakulásának oka elég vitatott, de a legtöbb adat azt támasztja alá, hogy azért fejlődött ki, mert elősegíti az idegenmegporzást. Az illat szerepe e megporzási rendszerekben még alig ismert, jelenleg úgy tűnik elsősorban a vizuális ingereknek (színeknek) van elsődleges hatásuk. Alapvetően két típusuk ismert. Az egyikben a megporzók veleszületett preferenciáit kihasználva a növények a táplálékot nyújtó virágok általános jeleit utánozzák. A Bates-féle mimikri esetében viszont a megporzók kondicionált preferenciáit kiaknázva bizonyos más növények megjelenését mímelik (JERSÁKOVÁ *et al.* 2009).

A megtévesztő megporzás jelenségére már a virágbiológia alapítójaként tisztelt Christian Konrad Sprengel felfigyelt. Az agár sisakoskosbor (*Anacamptis morio*) és a bodzaszagú ujjaskosbor (*Dactylorhiza sambucina*) virágairól feljegyezte, hogy nem termelnek nektárt, ezért „ál-nektár virágoknak” nevezte el őket (SPRENGEL 1973: 3.).

A jelenség talán legismertebb és legjobban dokumentált esete a piros madársisaké (*Cephalanthera rubra*), amely harangvirágokat (*Campanula*) „utánoz” (NILSSON 1983). A növény termete, a virágok mérete, alakja és a méhek által érzékelt tartományban a színe is a harangvirágot mímeli, és a madársisak ajakzászlóján (*epichil*) látható sárgás, hosszanti barázdák a megporzók szemében a *Campanula* virágportól sárgás bibeszálai által kiváltott kulcsingerének felelnek meg. Mindennek eredményeként a harangvirágok közvetlen közelségében levő madársisak példányok szaporodási sikere jelentősen nagyobb, mint a tőlük távol növényeké (PAULUS 2005).

Számos megtévesztő faj esetében még nem tudjuk bizonyosan, hogy mely fajokat utánozzák. A kosbor (*Orchis*) fajok esetében azt feltételezik, hogy bükköny (*Vicia*), lednek (*Lathyrus*) és pacsirtafű (*Polygala*) nemzetségek képviselői szolgálnak

modellként, míg az ujjaskosboroknál (*Dactylorhiza*) például a tisztessfüvek (*Stachys*) és a kakastaréjok (*Pedicularis*) jöhetnek számításba.

A karcsú gömböskosbor (*Traunsteinera globosa*) virágzatai feltűnően hasonlítanak más, nektárt termelő növényekhez, mint a varfű (*Knautia*), ördögyszem (*Scabiosa*) és here (*Trifolium*) fajok virágzataira (DAFNI 1984, 1987). A potenciálisan utánczott növények közé számítják a macskagyökereket (*Valeriana*) is (van der CINGEL 1995: 103.). Virágait lepkék, bogarak, kétszárnyúak és hártyásszárnyúak is látogatják, megporzóként főként méhek (*Apis mellifera*, *Psithyrus sylvestris*, *Bombus* spp.), lepkék (*Proclissiana eunomia*, *Parnassius mnemosyne*, *Pieris napi*), kétszárnyúak (*Volucella bombylans*, *Bombylius major*, *Empis tessellata*) jöhetnek szóba (VÖTH 1994, NEUMAYER – PAULUS 1999, PAULUS 2005). A faj és a feltételezett modellek virágai hasonlóan erősen nyelik el az UV-sugarakat (ROSEN – BARTHLOTT 1991). A svájci Alpokban folytatott vizsgálatok a fenti fajok állománysűrűsége és a gömböskosbor szaporodási sikere között csupán a réti here (*Trifolium pratense*) esetében találtak pozitív összefüggést (JUILLET *et al.* 2007). Ez alapján talán ez a növény lehet a “mágnes-faj” a megporzók számára.

Azt, hogy a nektártermelő fajokat általában nagyobb százalékban porozzák be a megporzók, mint amelyek nem nyújtanak semmiféle jutalmat sem már 1875-ben leírta Delpino. A magyarázat az, hogy a megtévesztő virágok felismerését megtanulják a megporzók. A tanulás azonban időt igényel, ezért a virágzási idő első napjaiban nyíló virágzatokban nagyobb a termékenyülési arány, mint a később virágzókéban (JACQUEMYN *et al.* 2009). A tanulás folyamata sűrűbb állományban könnyebb, mint a ritkábban; a ritka állományban viszont nehéz a virágzatokat megtalálni. Emiatt a közepes sűrűségű állományokban fordul elő a legtöbb megporzott egyed a nektár nélküli, megtévesztő virágú fajok esetében. Ugyancsak befolyással van a rovarok tanulási folyamatára a növény mérete: ha egyszer megtanulta a rovar, hogy melyik fajjal kell vigyáznia, akkor a hosszabb virágzatú, s emiatt feltűnőbb egyedek hátrányba kerülnek a rövidebb virágzatú egyedekkel szemben (JACQUEMYN *et al.* 2002). A folyamat összetettségét jelzi, hogy a bíboros kosbor (*Orchis purpurea*) belgiumi populációiban a hosszú virágzatokban több tok alakult ki, mint a rövidebbekben (és ez populációtól független tulajdonságnak bizonyult), de a termékenyülési arányra már nem volt érvényes ez az összefüggés (JACQUEMYN *et al.* 2002). Az is a megporzók tanulási folyamatával magyarázható, hogy a szintén megtévesztő virágokkal rendelkező füles kosbornál (*Orchis mascula*) és bodzaszagú ujjaskosbornál (*Dactylorhiza sambucina*) kimutatták, hogy a virágzat legelső virágainak a legjobbak a termékenyülési esélyei (JACQUEMYN *et al.* 2009, VALLIUS 2000). A megporzásra rendkívül rövid idő alatt kerül sor, ugyanis a nektár hiánya miatt a megporzók csak igen rövid időre látogatják a megtévesztő virágokat (PLEASANTS - ZIMMERMANN 1979).

Rovarmegporzású, préda-utánczó fajok

Bár pontosan nem ismert a folyamat mechanizmusa, de úgy tűnik, hogy a kaukázusi kapucínus-orchidea (*Steniseiella satyrioides*) virágait társas darazsak (*Paravespula vulgaris*, *Dolichovespula sylvestris*) zsákmánynak vélik és a virágok mintegy 93 %-át megporozzák a virágoknak. A mézajak tövén, a sarkantyú bejáratánál levő

vörösesbarna papillák környékén a virágok 78 %-ánál megtalálható rágóik nyoma (NAZAROV 1995).

A rovarmegporzású széleslevelű nőszőfű (*Epipactis helleborine*) esetében már Darwin megfigyelte, hogy a virágaikat szinte kizárólag társas darazsak látogatják, más rovarok (például méhek) szinte ügyet sem vetnek rájuk, pedig bőven termelnek nektárt (DARWIN 1862). Analitikai-kémiai és etológiai kísérletekkel csak most sikerült a másfél évszázada ismert jelenségre megtalálnia a magyarázatot. A széleslevelű és az ibolyás nőszőfű virágzáskor olyan illékony anyagokat (GLV) bocsátanak ki, mint a hernyók által megtámadott, sérült növények. Ezek a szaganyagok vonzzák a ragadozó – és hernyókat rendszeresen zsákmányoló – darazsakat (*Vespa germanica*, *V. vulgaris*), de nem hatnak például a méhekre, poszméhekre és kétszárnyúakra. A nőszőfűveken az odacsábított darazsak hiába kutatnak hernyók után, de rábukkannak a virágok által termelt nektárra, amelyet szintén nem vetnek meg (BRODMAN *et al.* 2008). Miután a darazsak fogyasztottak a nektárból lelassulnak, „megnyugszanak”, repülésük pedig dezorientálttá válik. E jelenség magyarázatát keresve a nőszőfű nektárját részletes kutatásoknak vetették alá. A nektár mikrobiológiai vizsgálata gombákat (*Cladosporium*) és baktériumokat mutatott ki, amelyek a megporzók révén terjedhetnek és mérgező anyagcseretermékeiknek (elsősorban az etil-alkoholnak) szerepe lehet a darazsak lelassult, zavart mozgásában (EHLERS – OLESEN 1997). A nektár részletes analitikai vizsgálata során pedig közel félszáz kémiai alkotórészt azonosítottak (JAKUBSKA *et al.* 2005). Az anyagok jó részének hatása még nem ismert, egy részük a jellegzetes illatot okozza, mások antimikrobiális hatásúak (gátolják a baktériumok és gombák szaporodását), megint mások a rovarokat vonzzák, ugyanakkor hormon hatású molekulákat és négy narkotikus hatású vegyületet is kimutattak. A nőszőfű nektárjában tehát kábítószer található, amely hatására a darazsak bódult állapotba kerülnek, így valószínűleg több időt töltenek a virágokon, ezáltal növelve azok megporzásának esélyét.

Rovarmegporzású fajok tartálycsapdáival

A papucskosborok (*Cypripedium*) jellegzetes, feltűnő színű mézajka ideiglenesen csapdába ejti a megporzókat. Pontosan nem ismert hogy a méhek miért vonzódnak a nektárt nem termelő virágokhoz, ebben a színnek, a mintázatnak és az illatnak is szerepe lehet. Megporzói 10(–15) mm-nél kisebb testhosszúságú méhek elsősorban nőtény egyedei a következő családokból (és nemzetségekből): Andrenidae (*Andrena*), Anthophoridae (*Nomada*), Colletidae (*Colletes*), Halictidae (*Halictus*, *Lasioglossum*) és Megachilidae (*Osmia*) (NILSSON 1979, ERNEBERG – HOLM 1999, ANTONELLI *et al.* 2009). A Bükk hegységben a faj megporzóiként megfogott méheket Józán Zsolt a következő fajokként azonosította: *Andrena bucephala*, *A. haemorrhoa*, *A. helvola*, *A. limata*, *A. nigroaenea*, *A. rosae*, *A. rufula*, *A. subopaca*, *Halictus quadricinctus*, *Osmia rufa*, *Nomada fabriciana*. A repülve érkező méhek a mézajak felső nyílásán keresztül esnek be „papucsba”, de ezen a nyíláson annak visszahajló pereme és a papucs sima belső felszíne miatt nem tudnak kijutni. Kezdetben pánikba esnek, majd kis idő elteltével a csapda hátsó, összeszűkülő része felé vezető szőrszávon fel tudnak kapaszkodni. Ebbe az irányba csalogatja őket a mézajak áttetsző „fényablakain” beszűrő fény is. A

rovar útja során kénytelen átpréselni magát a bibekaréjok között, miközben ha volt rajta más virágból származó pollencsomag, akkor megporozza a virágot, majd ezt követően ragad az előtorára a növény sárga pollíniuma, és csak ezután szabadul ki.

Rovarmegporzású, szexuális úton „megtévesztő” fajok

A megtévesztő megporzású orchideák közül talán azok a legcsodálatraméltóbbak, amelyek virágai különböző rovarok pázásra kész nőtényeit utánozzák, és hímeket bírnak rá arra, hogy párosodni próbáljanak velük, miközben ezek elvégzik megporzásukat. Ismerünk ilyen fajokat Dél-Afrikából és Dél-Amerikából (PIJL – DODSON 1966), Ausztráliában pedig mintegy 10 nemzetség fajai követik ezt a stratégiát (COLEMAN 1927, STOUTAMIRE 1975, BEARDSSELL – BERNHARDT 1983). Európában (és a környező területeken) pedig a mediterrán géocentrumú bangó (*Ophrys*) nemzetség szinte minden fájára ez jellemző.

A bangók feltűnő tulajdonsága, hogy virágaik megjelenésükben rovarokra emlékeztetnek, melyet számos nyelven nevük is kifejez. Ennek a feltűnő hasonlóságnak a valódi okát azonban sokáig rejtély övezte. Már Darwin figyelmét felkeltette, hogy a rovarokra emlékeztető bangó virágokra „kis ördögökként” támadnak a megporzást végző méhek, de a viselkedés mögötti motivációt nem sikerült megfejtene (DARWIN 1862).

A rejtélyt a francia Pouyanne ezredesnek sikerült feloldania, aki megfigyelte, hogy a tükörbangó (*Ophrys speculum*) nevű faj virágait kizárólag egy darázs-faj (*Dasycolia ciliata*) hímjei látogatják, és határozottan párzó mozdulatokat tesznek rajta (CORREVON – POUYANNE 1916). Ebből helyesen azt a következtetést vonta le, hogy a virág a megporzás érdekében a rovar nőtényét utánozza. A jelenséget ma Pouyanne-mimikrinek (PASTEUR 1982), vagy elterjedtebb nevén „álpárazás”-nak (pszeudokopuláció) nevezzük (PAULUS 2006). A bangók virágai a megporzók nőtényeinek fontos és specifikus szexuális jeleit utánozva tévesztik meg a hímeket. Látási (vizuális), szaglási (olfaktorikus) és tapintási (taktilis) ingerekkel egyaránt fullánkös hártáásszárnýú-fajok – kisebb részben darázsak, nagýobbrészt méhek – (Hymenoptera: *Scoliidae*, *Sphecidae*, *Andrenidae*, *Colletidae*, *Anthophoridae*, *Megachilidae*) pázásra kész nőivarú egyedeit imitálják. A megtévesztett hímek megpróbálnak a mézajakkal párosodni (pszeudokopuláció), és eközben tapadnak testükre a növény pollináriumai, melyekkel a következökként meglátogatott virágot megporozzák (POUYANNE 1917, GODFERY 1925, KULLENBERG 1961). A nemzetség fajai megporzási típusuk alapján két csoportra oszt-hatók: vannak fajok, amelyek a megporzó fejére ragasztják a pollencsomagot (*cefálikus pszeudokopuláció*), míg mások a potrohára (*abdominális pszeudokopuláció*) (GODFERY 1927).

A bangók és a megporzó hártáásszárnýúak között specifikus kapcsolat áll fenn (PAULUS – GACK 1990), melynek fontos evolúciós következményei vannak. A fajspecifikus megporzók erős izolációs faktorokként működnek, azaz – mivel egy adott bangófaj csak egy adott rovarfajt vonz – megakadályozzák az együtt előforduló fajok hibridizációját. Másrészt a specifikus megporzó a közelrokon fajoktól elválasztja a megporzott faj genetikai állományát, ezért a biológiai fajfogalom alkalmazása esetén minden, a hasonló fajoktól szaporodásilag izolálódott alakot – az

izolációs fajkritérium alkalmazása miatt – önálló fajnak lehet tekinteni. Ugyanakkor az erős izoláció azt is jelenti, hogy ha egy populáció új megporzót kezd használni, az könnyen új, a korábbi alaktól izolálódott taxon kialakulásához vezet (COZZOLINO – WIDMER 2005).

Habár a különböző alakok taxonómiai besorolása nem egységes, az biztosnak tűnik, hogy a roppant változatos bangó nemzetség variabilitása a különböző hártácsszárnyú pollinátorokhoz történő alkalmazkodás eredményeként lezajlott gyors radiáció eredménye. Ennek a radiációnak a közelmúltban lezajlott voltát jelzi, hogy a génuszon belül olyan nagyfokú a kromoszómális hasonlóság, hogy a hibridizációnak akár távolabbi rokonok között sincs akadálya (EHRENDORFER 1980). Ezért a fajok közötti gyakori hibridizációt számos szerző a nemzetségen belüli fajkeletkezés egyik mozgatórugójának tartja. Azonban a számos esetben detektált, gyakorinak mondható első generációs hibridek ellenére viszonylag kevés stabilizálódott hibrid eredetű fajt ismerünk: az európai fajok ötödét tartják ilyennek (PEDERSEN – FAURHOLDT 2007). Ugyanakkor joggal merülhet fel a kérdés, hogy miként lehetséges az erős, – pollinátorok által közvetített – izoláció ellenére olyan gyakori a hibridizáció? Nos, úgy tűnik a megporzók is tévednek, és „véletlenül” olyan közelben előforduló fajokat poroznak meg, amelyek elméletileg nem a vonzzák őket. Vagy mégis?

Ennek megválaszolására jobban el kell mélyednünk a bangók és megporzók közötti viszony ismeretében, és ismernünk kell a megporzók párkereső viselkedését. A bangókat megporzó hártácsszárnyúak hímjei nagy távolságból észlelt nőstény szexuális-feromonok „ösvényét” követve, szaglási inger segítségével közelítik meg a párjukat. A „feromon ösvényét” követve látótávolságból már vizuális ingerekre támaszkodva közelíti tovább a nőstényt a hím, majd rászállva érintési ingerek (elsősorban a nőstény szőrözöttsége) alapján választja meg a párzási testhelyzetet (PAULUS 2006). Habár már korábban is sejtették ezen ingerek nagy jelentőségét a bangók megporzásában (KULLENBERG 1961), csak az utóbbi évek technológiai újításai tették lehetővé a bangó-megporzó kapcsolat beható vizsgálatát. Nagy érzékenységgű analitikai módszerek, valamint a megporzó csápjából elvezetett ingerület érzékelésének egyidejű kombinálásával lehetővé vált az egyes megporzók ingerületét kiváltó specifikus alkotóelemek meghatározása (SCHIELSTL *et al.* 1999). Kiderült, hogy a vonzó vegyületek teljesen megegyeznek a megporzó nőstényének szexuális feromonjaival, sőt, a közelrokon bangók ugyanazokat a kulcsvegyületeket (ún. aktív összetevőket) használják a megfelelő arányban, mint a közelrokon megporzók nőstényei, így – hasonlóan az utánzott modellhez – ugyanazoknak a vegyületeknek mennyiségi kombinálásával hozzák létre a faj-specifikus illatot. A vizuális ingereknek (amelyek elsősorban a mézajak rajzolatában jelennek meg) és a taktilis ingereknek (amelyeket a mézajak szőrözöttsége okoz) szintén nagy szerepe van a faj-specifikus megporzó vonzásban, de a szerepük alárendeltebb, mint a feromonoké (PAULUS 2006). Összegezve a három, a pollinátor párkereső aktivitásában szerepet játszó ingert látható, hogy a szaglási, látási és tapintási stimulusok együttesen teszik lehetővé a sikeres mimikrit, igaz, ennek sikerében az elsőnek van oroszlánrésze.

Roppant változatosságot találunk mind a bangók virágának megjelenésében (NELSON 1962), mind pedig illatában (AYASSE *et al.* 2000), mely sokszor virág-specifikus (PAULUS 2006). Ennek okát a Pouyanne-mimikri sajátos tulajdonságában kell keresni. A megporzók ugyanis képesek tanulni (PAULUS *et al.* 1983, AYASSE *et al.* 2000), és a becsapott hímeknek először csak csökken az érdeklődése a további virágok iránt, majd teljesen érdektelenné válnak számukra a nőstényt imitáló virágok. Ugyanakkor azonos fajba tartozó más populációk ugyanezen hímek érdeklődését a kezdeti vehemenciával keltik fel (PAULUS 2006). Az bizonyos, hogy a pollinátorok felismerik és elkerülik a már megismert virágokat, illetve a populációban gyakoribb szag- és színmintázatú virágokat, míg a ritkákat nagyobb eséllyel nem. Ennek fontos következménye van a gyakori alak fitnesszére, mely természetesen romlik, míg a ritkábbaké javul. Az ilyen szelekciót negatív gyakoriság-függő szelekciónak nevezik, és a Bates-féle mimikri alapkritériumaként is ismert. Ennek sajátja, hogy az utánzóknak (jelen esetben a virágnak) mindig az operátor (a pollinátor hím) által megszabott keretek között, de a modell (a pollinátor nősténye) által megengedett legnagyobb variabilitást kihasználva kell utánoznia azt. Úgy tűnik, a bangók többtényezős mechanizmusa, amellyel becsapják megporzóikat és ugyanakkor a változatosság határait fessegeti a megporzók „tévedését” vonja maga után: a nem fajspecifikus megporzás pedig hibridizációhoz és az alakok közti génáramláshoz vezet. Mindazonáltal a favorizált alakok és az elkerültek frekvenciája között hosszútávon egyensúlyi állapot áll be, amiben a variációs spektrum két vége közötti teljes skála jelen van, így tartva a populációt egy, a mimikriben érintett jegyek (jelen esetben a virágok illata és morfológiája) tekintetében roppant variábilis állapotban. A genetikai izoláció hiánya miatt fellépő esetleges génáramlás ellenére a megporzók fajspecifikus illatok iránti preferenciája fenntartja a fajok közti különbséget és a fajon belüli változatosságot (SCHIEL 2005). Mivel a pollinátor populációk különböző időpontokban különböző mértékben lehetnek érzékenyek a nemi feromonokra, így a bangók illatára, azok változatos mértékű szelekciót, illetve időben eltérő intenzitású izolációt okoznak a bangó populációkban. A szelektív operátor (a megporzó) ilyen fluktuációi a bangó alakok (fajok) közötti izoláció majd „egyesülés” közti oszcillációit eredményezhetik, ezért a bangók genetikai értelemben úgynevezett syngameon-ként evolválódnak (SCHIEL 2005).

A fent levezetett elmélet helyességét támasztják alá genetikai adatok (SRAMKÓ 2008, DEVEY *et al.* 2009) is. Mindkét kutatócsoport azt találta, hogy a poszméhbangó fajkomplexen belül morfológiai alapon elkülönített több mint 70 faj között minimális a genetikai távolság; sőt, jelentős génáramlást tapasztalhatunk a fajok közt! Vizsgálataink azt mutatták ki, hogy a fajokat nem morfológiai megjelenésük, hanem földrajzi előfordulásuk alapján lehet csoportosítani: elkülönült egységet képeznek az ibériai-félszigeti, a korán virágzó és a későn virágzó appennini-félszigeti, a balkáni, valamint a kis-ázsiai bangók csoportjai. Ennek az az oka, hogy ezeken a földrajzi területeken egykor – feltehetőleg a legutolsó jégkorszak idején – a mediterrán refúgiumokban elkülönültek egymástól a fenti leszármazási ágak ősei, de a felmelegedéssel újra találkoztak, és – a már ismert csekély genetikai izoláció miatt – keveredtek egymással. Ez újabb genetikai nyersanyagot szolgáltatott annak az

evolúciónak, mely a megporzók erőteljes irányító szelekcióján keresztül – evolúciós léptékben – időlegesen fennálló alakok sorát hozta létre. Ugyanakkor a megporzók – éppen az izoláció időleges volta miatt – evolúciós időléptékkel mérve az ide sorolt fajok genetikai izolációjára kevés hatással vannak, hiszen az továbbra is földtörténeti események bangókra gyakorolt hatását, és nem a megporzók erős, de időleges szelekciós nyomását tükrözi. A kortárs megfigyelők, azaz napjaink kutatói és természetbúvárai a bangók evolúciójának egy olyan pillanatfelvételét láthatják, ahol különleges virágzásbiológiájú növényekre megporzóikon keresztül ható „pillanatnyi” evolúciós folyamat hatására létrejött kérész életű alakok sokasága teszi ezt a nemzetséget az európai kosborok legsokszínűbb csoportjává.

A mediterrán elterjedésű nyelvorchideák (*Serapias*) legtöbb fajának virágai alvó- és bűvőhelyet kínálnak magányos életmódú méheknek (van der CINGEL 1995).

Láthattuk, hogy az orchideák körében a megporzókat az elsődlegesnek tekinthető nektártermelés helyett más módszerekkel, elsősorban megtévesztéssel csalogató csoportok igen nagy változatosságot mutatnak. A „csalás” evolúciós szempontból azért lehet előnyös e növények számára, mert csökkenti a beltenyésztés mértékét (JOHNSON – NILSSON 1999). A megporzók ugyanis a megtévesztő orchideák virágzataiban kevesebb virágot látogatnak meg, mint azokéban, amelyeknél nektárt találnak – ez pedig a szomszédmegporzás (geitonogamia) csökkenéséhez vezet (JOHNSON *et al.* 2004, SMITHSON 2006) ami az utódok genetikai variabilitásának növekedésével jár. Ugyanakkor a megtévesztés és a megporzók tanulási képességének következménye az orchideavirágok fajon, állományon, sőt egyeden belüli változatossága, amely annyira elbűvöli ezeknek a növényeknek a rajongóit, mint amennyire zavarba hozza a rendszerezésükkel foglalkozó kutatókat.

Irodalom

- ANTONELLI, A. – DAHLBERG, C. J. – CARLGREN, K. H. I. – APPELQVIST, T. (2009): Pollination of the Lady's slipper orchid (*Cypripedium calceolus*) in Scandinavia – taxonomic and conservational aspects. – *Nordic Journal of Botany* **27**: 266–273.
- ARDITTI, J. (2003): Resupination. – *Lankesteriana* **7**: 95–96.
- AYASSE, M. – SCHIESTL, F. P. – PAULUS, H. F. – LÖFSTEDT, C. – HANSSON, B. S. – IBARRA, F. – FRANCKE, W. (2000): Evolution of reproductive strategies in the sexually deceptive orchid *Ophrys sphegodes*: How does flower-specific variation of odor signals influence reproductive success? – *Evolution* **54**(6): 1995–2006.
- BAKER, H. G. – BAKER, I. (1975): Studies of nectar-constituents and pollinator-plant coevolution. – In: GILBERT, L.E. – RAVEN, P.H. (eds.): *Coevolution of plants and animals*. – University Press of Texas, Austin.
- BASKIN, S. I. – BLISS, C. A. (1969): Sugar occurring in the extrafloral exudates of Orchidaceae. – *Phytochemistry* **8**: 1139–1145.
- BAUMANN, B. – BAUMANN, H. (2010): Pollination of *Chamorchis alpina* (L.) Rich. in the Alps by worker of *Formica lemani* Bondroit: first record of orchid ant pollination in Europe. – *J. Eur. Orch.* **42**(1): 3–20.
- BEARDSSELL, D. – BERNHARDT, P. (1983): Pollination Biology of Australian terrestrial orchids. In: WILLIAMS, E. G. – KNOX, R. B. – GILBERT, J. H. – BERNHARDT, P. (eds.): *Pollination '82*. – Univ. of Melbourne Press, Parkville, Victoria.
- BONATTI, P. M. – SGARBI, E. – DEL PRETE, C. (2006): Gynostemium micromorphology and pollination in *Epipactis microphylla* (Orchidaceae). – *Journal of Plant Research* **119**: 431–437.
- BRODMANN, J. – TWELE, R. – FRANCKE, W. – HÖLZLER, G. – ZHANG, Q.-H. – AYASSE, M. (2008): Orchids Mimic Green-Leaf Volatiles to Attract Prey-Hunting Wasps for Pollination. – *Current Biology* **18**(10): 740–744.
- CATLING, P. M. – CATLING, V. R. (1991): A synopsis of breeding systems and pollination in North American orchids. – *Lindleyana* **6**: 187–210.

- CATLING, P. M. (1980): Rain-assisted autogamy in *Liparis loeselii* (L.) L.C. Rich. (Orchidaceae). – Bull. Torrey Bot. Club **107**: 525–529.
- CATLING, P. M. (1990): Auto-pollination in the Orchidaceae. In: ARDITTI, J. (ed.): Orchid biology: reviews and perspectives V. – Timber Press, Portland. pp.: 121–158.
- CLAESSENS, J. – KLEYNEN, J. (2005): Pollination in the European orchids: four examples. – Proceedings of the 18th World Orchid Congress (March 11–14. 2005, Dijon – France). pp.: 572–577.
- CLAESSENS, J. – KLEYNEN, J. (2006): Anmerkungen zur Hybridbildung bei *Platanthera bifolia* und *P. chlorantha*. – Jour. Eur. Orch. **38**(1): 3–28.
- CLAESSENS, J. – GRAVENDEEL, B. – KLEYNEN, J. (2008): *Cacullia umbratica* L. as pollinator of *Platanthera hybrida* Bruegg. in South-Limburg (The Netherlands). – J. Eur. Orch. **40**(1): 73–84.
- COLEMAN, E. (1927): Pollination of the orchid *Cryptostylis leptochila*. – Victorian Naturalist **44**: 20–22.
- CORREVON, H. – POUYANNE, A. (1916): Un curieux cas de mimétisme chez les Ophrysées. – Journal Societatis Naturalis d'Horticulture de France **17**: 29–31, 41–42, 84.
- COZZOLINO, S. – WIDMER, A. (2005): Orchid diversity: an evolutionary consequence of deception? – Trends in Ecology and Evolution **20**(9): 487–494.
- DAFNI, A. (1984): Mimikry and deception in pollination. – Ann. Rev. Ecol. Syst. **15**: 259–278.
- DAFNI, A. (1987): Pollination in Orchis and related genera: evolution from reward to deception. In: ARDITTI, J. (ed.): Orchid biology: reviews and perspectives IV. – Cornell University Press, Ithaca (New York). pp.: 79–104.
- DAFNI, A. – WOODILL, S. R. J. (1986): Stigmatic exudate and the pollination of *Dactylorhiza fuchsii*. – Flora **178**: 343–350.
- DARWIN, Ch. (1862): The various contrivances by which orchids are fertilised by insects, and on the good effects of intercrossing. – John Murray, London.
- DEVEY, S. D. – BATEMAN, R. M. – FAY, M. F. – HAWKINS, J. A. (2009): Genetic structure and systematic relationships within the Ophrys fuciflora aggregate (Orchidaceae: Orchidinae): high diversity in Kent and a wind-induced discontinuity bisecting the Adriatic. – Annals of Botany **104**(3): 483–495.
- EHLERS, B. K. – OLESEN, J. M. (1997): The fruit-wasp route to toxic nectar in Epipactis orchids? – Flora **192**: 223–229.
- EHRENDORFER, F. (1980): Hybridisierung, Polyploidie und Evolution bei europäischer-mediterranen Orchideen. – Die Orchidee (Sonderheft): 15–34.
- ENGLER, H. G. A. (1924): Syllabus der Pflanzenfamilien. Ed. 9. – Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- ERNEBERG, M. – HOLM, B. (1999): Bee size and pollen transfer in *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae). – Nord. J. Bot. **19**: 363–367.
- FARRELL, L. (1985): *Orchis militaris* L. Biological flora of the British Isles No. 160. – Journal of Ecology **73**: 141–153.
- FIGUEIREDO, A. C. – PAIS, S. M. (1992): Ultrastructural aspects of the nectary spur of *Limodorum abortivum* (L.) Sw. (Orchidaceae). – Annals of Botany **70**: 325–331.
- GODFREY, M. J. (1925): The fertilisation of *Ophrys speculum*, *O. lutea* und *O. fusca*. – Journal of Botany (London) **63**: 33–40.
- GODFREY, M. J. (1927): The fertilisation of *Ophrys fusca*. – Journal of Botany (London) **65**: 350–351.
- JAKUBSKA, A. – PRZADO, D. – STEININGER, M. ANIOL-KWIATOWSKA, J. – KADEJ, M. (2005): Why do pollinators become “sluggish”? Nectar chemical constituents from Epipactis helleborine (L.) Crantz (Orchidaceae). – Applied Ecology and Environmental Research **3**(2): 29–38.
- JEFFREY, A. C. – ARDITTI, J. – KOPOWITZ, H. (1970): Sugar content in floral and extrafloral exudates of orchids: pollination, myrmecology and chemotaxonomy implication. – New Phytologist **69**: 187–195.
- JESÁKOVÁ, J. – JONHSON, S. D. – JÜRGENS, A. (2009): Deceptive Behavior in Plants. II. Food Deception by Plants: From Generalized Systems to Specialized Floral Mimicry. In: BALUŠKA, F. (ed.): Plant-Environment Interactions. Signaling and Communication in Plants. Springer Verlag, Berlin–Heidelberg. pp.: 223–246.
- JOHNSON, S. D. – BROWN, M. (2004): Transfer of pollinaria on birds' feet: a new pollination system in orchids. – Plant Syst. Evol. **244**: 181–188.
- JOHNSON, S. D. (1996) Bird pollination in South African species of *Satyrium* (Orchidaceae). – Plant Syst. Evol. **203**: 91–98.
- JOHNSON, S.D. – NILSSON, L.A. (1999): Pollen carryover, geitonogamy, and the evolution of deceptive pollination systems in orchids. – Ecology **80**: 2607–2619, 1999.
- JOHNSON, S.D. – PETER, C.I. – ÅGREN, J. (2004): The effects of nectar addition on pollen removal and geitonogamy in the nonrewarding orchid *Anacamptis morio*. – Proc. Roy. Soc. London B Biol. Sci. **271**: 803–809.
- JUILLET, N. – GONZALEZ, M. A. – PAGE, P. A. – GIGORD, L. D. B. (2007): Pollination of the European food-deceptive *Traunsteinera globosa* (Orchidaceae): the importance of nectar-producing neighbouring plants. – Plant Systematics and Evolution **265**: 123–129.
- KROPF, M. – RENNER, S. S. (2008): Pollinator-mediated selfing in two deceptive orchids and a review of pollinium tracking studies addressing geitonogamy. – Oecologia **155**: 497–508.

- KULLENBERG, B. (1961): Studies in *Ophrys* pollination. – Zoologiska Bidrag fran Uppsala **34**: 1–340.
- MAAD, J. – NILSSON, L. A. (2004): On the mechanism of floral shifts in speciation: gained pollination efficiency from tongue- to eye-attachment of pollinia in *Platanthera* (Orchidaceae). – Biological Journal of Linnean Society **83**: 481–495.
- NAZAROV, V. V. (1995): Pollination of *Steveniella satyrioides* (Orchidaceae), by wasps (Hymenoptera, Vespoidea) in the Crimea. – Lindleyana **10**(2): 109–114.
- PASTEUR, G. (1982): A classificatory review of mimicry systems. – Annual Rev. Ecol. Syst. **13**: 169–199.
- PAULUS, H. F. (2005): Zur Bestäubungsbiologie der Orchideen. In: AHO (ed.): Die Orchideen Deutschlands. – Verlag des Arbeitskreises Heimische Orchideen Deutschlands, Uhlstädt-Kirchhasel. pp.: 98–140.
- PAULUS, H. F. (2006): Deceived males – Pollination biology of the Mediterranean orchid genus *Ophrys* (Orchidaceae). – Journal Europäischer Orchideen **38**(2): 303–353.
- PAULUS, H. F. – GACK, C. (1990): Pollinators as prepollinating isolation factors: evolution and speciation in *Ophrys* (Orchidaceae). – Israel Journal of Botany **39**: 43–79.
- PAULUS, H. F. – GACK, C. – MADDOCKS, R. (1983): Beobachtungen und Experimente zum Pseudokopulationsverhalten an *Ophrys* (Orchidaceae): das Lernverhalten von *Eucera barbiventris* (Apoidea, Anthophoridae) an *Ophrys scolopax* in Südspanien. – Die Orchidee (Sonderheft): 73–79.
- PEDERSEN, H. Æ. – FAURHOLDT, N. (2007): *Ophrys*, the bee orchids of Europe. – Kew Publishing, Kew.
- PERCIVAL, M. S. (1961): Types of nectars of angiosperms. – New Phytol. **60**: 235–281.
- PERCIVAL, M. S. (1965): Floral Biology. – Pergamon Press, Oxford – New York.
- PIJL, van der L. – DODSON, C. H. (1966): Orchid Flowers: Their Pollination and Evolution. – University of Miami Press, Miami.
- POUYANNE, A. (1917): La fécondation des *Ophrys* par les insectes. – Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Noire **8**: 6–7.
- RODRÍGUEZ-ROBLES, J. A. – MELENDEZ, E. J. – ACKERMAN, J. D. (1992): Effects of display size, flowering phenology, and nectar availability on effective visitation frequency in *Comparettia falcata* (Orchidaceae). – American Journal of Botany **79**: 1009–1017.
- ROSEN, D. – BARTHOLOTT, W. (1991): Ökologische Aspekte der Ultraviolett-Reflexion von Blumen in Mitteleuropa, besonders in der Eifel. – Decheniana **144**: 72–112.
- SCHIESTL, F. P. (2005): On the success of a swindle: pollination by deception in orchids. – Naturwissenschaften **92**(6): 255–264.
- SCHIESTL, F. P. – AYASSE, M. – PAULUS, H. F. – LÖFSTEDT, C. – HANSSON, B. S. – IBARRA, F. – FRANCKE, W. (1999): Orchid pollination by sexual swindle. – Nature **399**: 421–422.
- SCHIESTL, F. P. – GLASER, F. (2012): Specific antipollination in an alpine orchid and the role of floral scent in attracting pollinating ants. – Alpine Botany **122**: 1–9.
- SINGER, R. B. – SAZIMA, M. (2000) The pollination of *Stenorrhynchos lanceolatus* (Aublet) L. C. Rich. (Orchidaceae: Spiranthinae) by hummingbirds in southeastern Brazil. – Plant Syst. Evol. **223**: 221–227.
- SMITHSON, A. (2006): Pollinator limitation and inbreeding depression in orchid species with and without nectar rewards. – New Phytol. **169**: 419–430.
- SPRENGEL, K. C. (1793): Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blüte. – Friedrich Vieweg, Berlin.
- SRAMKÓ G. (2008): Az nrITS szekvencia változatosság a mediterrán bangó (*Ophrys* L.) nemzetség poszméhbangó (*O. fuciflora*) fajkomplexében. Doktori (PhD) értekezés. – Debreceni Egyetem Természettudományi Doktori Tanács Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola, Debrecen. 106 pp.
- STOUTAMIRE, W. P. (1975): Pseudocopulation in Australian terrestrial orchids. – American Orchid Society Bulletin **1975**: 226–235.
- STIPICZYŃSKA, M. (2003): Floral longevity and nectar secretion of *Platanthera chlorantha* (Custer.) Rchb. (Orchidaceae). – Annals of Botany **92**: 1–7.
- TREMBLAY, R. L. – ACKERMAN, J. D. – ZIMMERMAN, J. K. – CALVO, R. N. (2005): Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. – Biol. Journal of Linnean Society **84**: 1–54.
- VALLIUS, E. (2000): Position-dependent reproductive success of flowers in *Dactylorhiza maculata* (Orchidaceae). – Functional Ecology **14**: 573–579.
- VAN DER CINGEL, N.A. (1995): An Atlas of Orchid Pollination – European Orchids. – A. A. Balkema Publisher, Rotterdam.
- VÖTH, W. (1994): Bestäuber und Besucher der Blüten von *Traunsteinera globosa* (L.) Rchb., Orchidaceae, in Niederösterreich. – Linzer Biologische Beiträge **26**(1): 133–148.
- WANG, Y. – ZHANG, Y. – MA, X.-K. – DONG, L. (2008): The unique mouse pollination in an orchid species. – Nature Precedings <http://hdl.handle.net/10101/npre.2008.1824.1>
- WIDMER, A. – COZZOLINO, S. – PELLEGRINO, G. – SOLIVA, M. – DAFNI, A. (2000): Molecular analysis of orchid pollinaria and pollinaria-remains found on insects. – Molecular Ecology **9**(11): 1911–1914.

Az európai orchideák életmenete és populációdinamikája

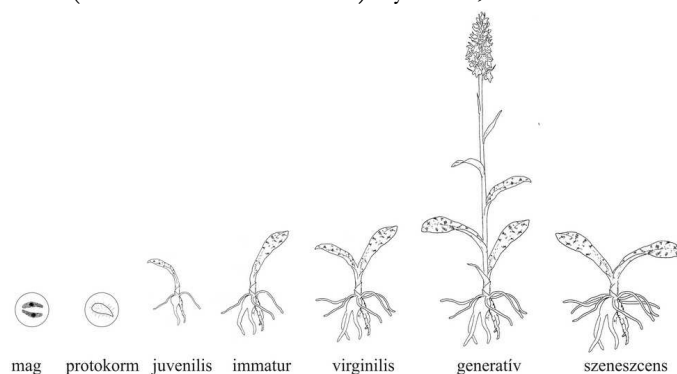
BÓDIS Judit & MOLNÁR V. Attila

Az orchideák rendkívül apró magjait már a 16. században felfedezte Konrad Gesner. Különleges virágzásbiológiájuk Christian Konrad Sprengel és Charles Darwin óta a tudományos figyelem közép-pontjában áll. A gyökereikben élő rejtélyes gombákat is közel két évszázada figyelte meg elsőként Heinrich Friedrich Link. Ugyanakkor e különleges növények életmenetéről, populációik belső szerkezetéről, állományaik időbeli változásáról igen sokáig nem tudtunk semmit. Az első lépés megtétele Carl Olof Tamm svéd kutató érdeme, aki 1942-ben azért kezdett bele egy merőben új típusú kutatásba, hogy megvizsgálja, az orchidea virágzatok gyűjtése milyen hatással van a növényekre. Tamm a mintaterületein pontosan megjelölte a vizsgált faj összes egyedét és jellemzőiket „névre szólóan” rögzítette. A példányokat évente többször felkeresve, pontos információhoz jutott arról, hogy alakul az adott növény „sorsa”, majd az egyedi sorsok összegzésével feltárultak az állomány belső szerkezeti tulajdonságai. Tamm hosszú évtizedekig folytatta megfigyeléseit, s mindvégig hangsúlyozta, hogy a fajok életmenetének és állománydinamikájának megismerése csak az egyedek szintjén végzett vizsgálatok alapján lehetséges. Munkásságának nemcsak az a hatalmas mennyiségű ismeretanyag és összefüggés a hozadéka, amelyet feltárt, de kutatásai serkentőleg hatottak a populációdinamikának, mint tudományterületnek kialakulására is. A populációdinamikai vizsgálatok azóta számos eredményt hoztak, s egyes fajok esetében már kezdjük megérteni, mi áll a rejtélyesnek tűnő életmód hátterében.

Életciklus és életszakaszok

Az átfedő generációjú polikarp fajok esetében RABOTNOV (1969) nyomán a virágos növényeknél az életkor helyett az egyedi életmenet állapotait, életfázisait használjuk, amelyeket a kosborfélékre alkalmazva a 4 ábrán mutatunk be.

4 ábra. A *Dactylorhiza fuchsii* életfázisai. A mag és a protokorm nagyításban szerepelnek, méretük nem arányos a többi életszakasszal. Kóra Judit rajzai (TATARENKO 2008: 76.) nyomán, módosítva



A kosborfélék körében fajtól és a környezeti körülményektől is függő sajátosság az egyes életszakaszok hosszúsága. De nemcsak a bemutatott életszakaszok hossza változó egyedenként is, hanem a változás iránya is (ez nemcsak a talajlakó orchideákra jellemző, hanem számos más növényre is). Azt vizsgálva, hogy milyen jellegű változás történik az egyes állapotok közötti átmenetek dinamikájában az egyik évről a másikra, a következő folyamatokat lehet elkülöníteni:

- retrogresszió: a növénynek csökken a mérete vagy életfázisbéli visszalépés történik,
- sztázis: nem történik előrelépés, ugyanabban a méretosztályban vagy életfázisban marad az egyed,
- progresszió: előrelépés történik az állapotban.

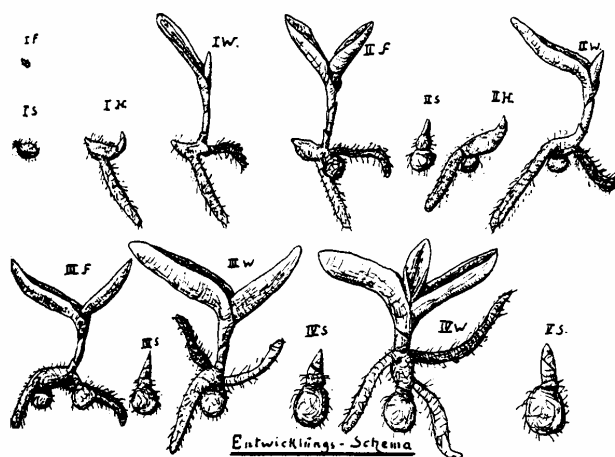
A retrogresszió a lágyszárúakra jellemzőbb, mint a fásszárúakra, s azok közül is különösen a talajbeli gumóval rendelkezőknél gyakori (SILVERTOWN *et al.* 1993). Ez a tulajdonság igencsak megnehezíti – szinte lehetetlenné teszi –, hogy a növény méretéből a korára tudjunk következtetni. Mivel az évelő lágyszárúak esetében az egyedek korának megállapítása sokszor nehéz, ráadásul a természetes populációk dinamikai vizsgálatához a fejlődési állapot alkalmasabb mutató, mint a valós, években mért kor, így a fejlődési állapot használata terjedt el a populációbiológiai vizsgálatokban (RABOTNOV 1969, HARPER 1977, SILWERTOWN *et al.* 1993, VAKHRAMEEVA *et al.* 2008). Ikergumós (*Orchis simia*, *Orchis anthropophora*) és rövid gyöktörzses (*Neottia ovata*) fajok esetében bizonyították, hogy több tulajdonságuk is független az években mért valós koruktól (WILLEMS – BIK 1991, WELLS 1981, INGHE – TAMM 1988).

A talajlakó orchideák egyedfejlődésének két, egymástól jelentősen eltérő szakasza van. A mag kicsírázása után egy ideig a növény kizárólag mikorrhiza-gombáira van utalva, a talaj felett meg sem jelenik, zöld színtesteket nem tartalmaz. A szimbióta gomba szükségessége az oka annak, hogy gyakran az anyatövek körül jelennek meg a magoncok. Az első zöld levél megjelenése után a növény már maga is állít elő szerves anyagokat.

A csírázás bonyolult körülményeinek terepi tanulmányozása során derült fény arra, hogy a kosborfajok is rendelkeznek magbankkal. Amerikai orchideafajoknál jelentős eltéréseket tapasztaltak a magvak életképességének megőrzésében. Több fajról megállapították, hogy még hét év után (a megfigyelés időtartama a közlemény írásának idején) is volt életképes mag a talajban, sőt olyan fajokat is találtak, melyek magjai egyáltalán nem csíráztak a hét év alatt, de az életképességi teszt alapján még csíráképes állapotúak voltak (RASMUSSEN – WHIGHAM 1993, WHIGHAM *et al.* 2006).

Néhány évtizeddel korábban még a legtöbb faj esetében viszonylag hosszú időre, általában több, mint egy évtizedre becsülték azt az időt, amíg a magból virágzó növény fejlődhet (ZIEGENSPECK 1936). Ennek az volt az oka, hogy egyedfejlődésük korai (teljes egészében a talajban zajló) szakaszának nyomonkövetése igen nehézkes.

5 ábra. A pókbangó (*Ophrys sphegodes*) egyedfejlődésének kezdeti szakasza (5 év)
(ZIEGENSPECK 1936: 538.) nyomán

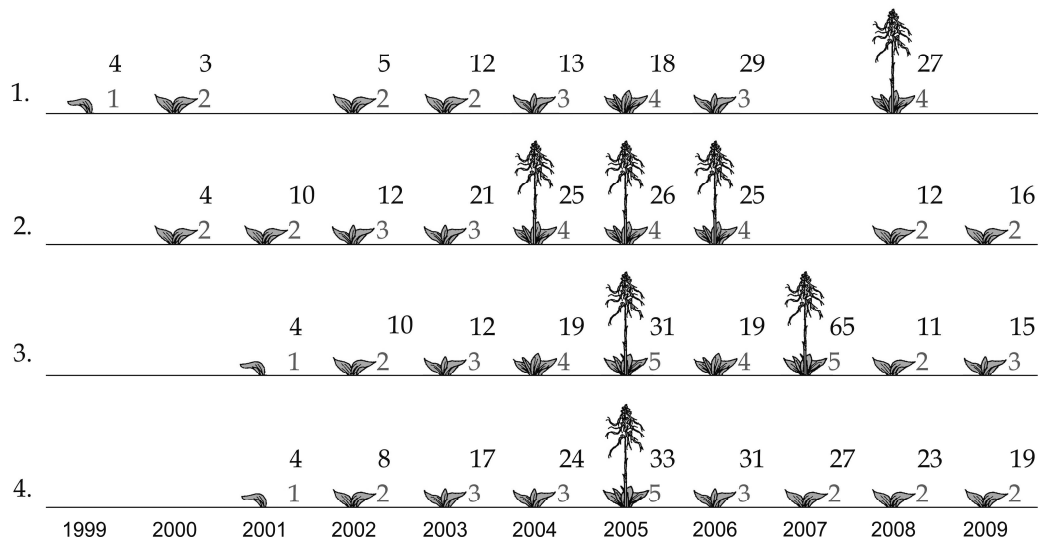


2. táblázat. Néhány orchideafaj talajbeli fejlődésének ideje és az első virágzásig szükséges időtartam

Faj	A csírázástól az első zöld levél megjelenéséhez szükséges idő (év)	Az első zöld levél megjelenésétől az első virágzásig szükséges időtartam (év)	A csírázástól az első virágzásig szükséges időtartam (év)	Forrás
<i>Cephalanthera longifolia</i>	4–5	3–4	7–8	ZIEGENSPECK 1936
<i>Cephalanthera rubra</i>	8	2–7	10–15	SUMMERHAYES 1951
<i>Dactylorhiza viridis</i>	3–4	11–12	15	SUMMERHAYES 1951
<i>Cypripedium calceolus</i>	4	7–11(–13)	11–15(–17)	ZIEGENSPECK 1936
<i>Epipactis albensis</i>	2	10	12	ZIEGENSPECK 1936
<i>Epipactis albensis</i>	9	1–2	10–11	ZIEGENSPECK 1936
<i>Epipactis belleborine</i>	(2)3–5	2–4	(5)7–8	ZIEGENSPECK 1936
<i>Epipactis belleborine</i>	4	9–11	13–15	ZIEGENSPECK 1936
<i>Himantoglossum adriaticum</i>	2	7–9	9–11	ZIEGENSPECK 1936
<i>Neottia ovata</i>	4	3–4	7–8	ZIEGENSPECK 1936
<i>Ophrys sphegodes</i>	3–4(–6)	2–6	6–7(8)	SUMMERHAYES 1951
<i>Ophrys apifera</i>	10–15	1–3	13–16	ZIEGENSPECK 1936
<i>Orchis mascula</i>	(2)3(4)	3–6	(6)8–11	VAKHRAMEEVA – ZAGULSKII 1995
<i>Orchis militaris</i>	11	2–3	13–15	ZIEGENSPECK 1936

A talajlakó orchideák aszimbiotikus nevelésével (KNUDSON 1922, DOWNIE 1941, BURGEFF 1954) kapcsolatos ismeretek bővülése során derült ki, hogy a legtöbb faj egyedei ennél jóval rövidebb idő alatt elérhetik a virágzóképes méretet és állapotot.

6. ábra. A *Himantoglossum adriaticum* első megjelenéstől nyomon követett 4 példányának viselkedése 1999 és 2009 között. Az alsó szám a tőlevelek számát, a felső pedig a legnagyobb levél szélességét (mm) jelzi. A 2–4. számú példányok a megjelenést követő ötödik, míg az 1. példány a tizedik évben virágzott először. A virágzásra akkor kerülhet sor, ha a növénynek 4–5 tőlevele van és a legnagyobb levél szélessége eléri a 25–30 mm-t (Bódis J. adatai alapján)



Magról nevelt *Cypripedium reginae* 3 év alatt (FROSCH 1985), *Dactylorhiza maculata* 3 és fél év alatt (HARBECK 1964), *Spiranthes spiralis* pedig 5 év alatt érte el a virágzó állapotot (WELLS – KRETZ 1987). Aszimbiotikus kultúrában 22 hónap alatt neveltek virágzó *Ophrys fuciflora*-t (FROSCH 1983). Természetes körülmények között a folyamat hosszabb időt vehet igénybe, mint a fenti, ellenőrzött körülményeket biztosító kísérletek során, de több természetes vagy természetközeli élőhelyen is bizonyították, hogy a korábban becsült időtartamnál rövidebb idő szükséges az európai orchideák termőre fordulásához:

- Pionír termőhelyeken (például homokbányákban, útbevágásokban) néhány év alatt képesek megtelepedni orchideák. Hazánkban elsőként Polgár Sándor figyelt fel erre a jelenségre egy Győr melletti, felhagyott agyagbányában (POLGÁR 1937).
- Magvetéssel történő visszatelepítési kísérletek során a *Gymnadenia conopsea* esetében a vetést követően 20 hónappal regisztráltak virágzó példányokat (REINECKE 1993a); a *Dactylorhiza incarnata* és *D. fuchsii* a magvetés után először a 2–3. évben virágzott, sőt a *Dactylorhiza majalis* két példánya már egy évvel a vetést követően, 4 illetve 5 virágot fejlesztve (REINECKE 1993b).
- Egy felhagyott szőlőhegyen végzett kísérlet során a magszórás után 4 évvel jelentek meg a virágzó orchideák (PEITZ 1984).
- A *Dactylorhiza praetermissa* egyik belgiumi állománya egy áradás következtében teljesen kipusztult, majd az első magról visszatelepített növények három év múlva kezdtek virágozni (VANHACKE 1991).

e.) A *Himantoglossum adriaticum* esetében az első lomblevél megjelenése és az első virágzás között három év telt el kerti kultúrában (MRKVICKA 1990) és 4–5(–10) év, amikor természetes élőhelyén figyelték meg (BÓDIS 2010).

Élettartam

A talajlakó orchideafajok egyedeinek élettartama között igen komoly különbségek vannak. Az eddigi adatok tükrében a gyöktörzsű fajok példányai magasabb kort érhetnek meg, mint a gumós fajoké, de az utóbbi csoporton belül is jelentős eltérések tapasztalhatók. Egyes fajok egyedei akár több évtizedig, vagy akár évszázadig is élhetnek (TAMM 1972, INGE – TAMM 1988). Oroszországi tapasztalatok alapján a *Dactylorhiza fuchsii* példányai 30–40 évig élhetnek, amelyből legfeljebb 20(–23) évet tesz ki a reprodukív életszakasz (VAKHRAMEEVA 2000). Ugyanakkor más, gumós fajok példányainak várható élettartama jóval rövidebb (2. és 3. táblázat).

Elméletileg a fajok populációi annál sikeresebben tudnak új lelőhelyen megtelepedni minél rövidebb idő szükséges ahhoz, hogy magból virágzó növény fejlődhesen (ami talán összefüggésben lehet az egyedek várható életkorával is). Ugyanakkor azok a fajok, amelyek egyedeinek várható élettartama rövidebb, valószínűleg sebezhetőbbek, hiszen ezek esetében akár egyetlen kedvezőtlen év (szárazság, legelés, rosszkor végzett kaszálás stb.) érzékeny veszteségeket okozhat a populáció egyedszámában. Valószínűnek tűnik, hogy ugyanannak a fajnak az elterjedési terület különböző részein, illetve jelentősen eltérő környezeti feltételek között (különböző termőhelyeken) élő állományokban az egyedek élettartama között (is) jelentős eltérések lehetnek.

3. táblázat. Néhány talajlakó orchideafaj félélet-ideje. Félélet-időnek azt az időtartamot nevezzük, amíg az egy időben észlelt tövek száma a felére csökken. Az adatok kivétel nélkül a populációk hosszú távú terepi megfigyeléseiből származnak, és így a fajok talaj feletti életszakaszaira vonatkoznak. A valós élettartam ebből következően ennél csak hosszabb lehet

Faj	Félélet-idő (év)	Forrás
<i>Orchis anthropophora</i>	4,0–7,8	WELLS 1981
<i>Coeloglossum viride</i>	1,5–2,4	WILLEMS – MELSER 1998
<i>Dactylorhiza lapponica</i>	2,8–5,8	ØIEN – MOEN 2002
<i>Dactylorhiza sambucina</i>	20	TAMM 1972
<i>Gymnadenia conopsea</i>	1,3–3,2	ØIEN – MOEN 2002
<i>Himantoglossum adriaticum</i>	5,5	BÓDIS 2010
<i>Himantoglossum hircinum</i>	3,5–6,3	PFEIFER 2004
<i>Nigritella nigra</i>	2,7–8,1	MOEN – ØIEN 2002
<i>Neottia ovata</i>	83,6	TAMM 1972
<i>Ophrys apifera</i>	6,6 (5,8–11,2)	WELLS – COX 1991
<i>Ophrys sphegodes</i>	1,5–2,3	HUTCHINGS 1987a
<i>Orchis mascula</i>	4,3	TAMM 1972
<i>Orchis militaris</i>	6–10,2	FARRELL 1985
<i>Spiranthes spiralis</i>	4,6–9,2	WELLS 1981

4. táblázat. Néhány talajlakó kosborféle egyedeinek élettartama

Faj	A csírázástól számított élettartam (év)	A talaj feletti megjelenéstől észlelt maximális élettartam (év)	Forrás
<i>Dactylorhiza incarnata</i>		25	TAMM 1972
<i>Dactylorhiza majalis</i>	>16		KOZELLA 1990
<i>Dactylorhiza sambucina</i>		30	TAMM 1972
<i>Epipactis atrorubens</i>	25–30		VAKHRAMEEVA <i>et al.</i> 1997
<i>Epipactis bellorbore</i>	25–30		VAKHRAMEEVA <i>et al.</i> 1997
<i>Gymnadenia conopsea</i>	25–30		BATALOV 2000
<i>Himantoglossum adriaticum</i>		>16	BÓDIS 2010
<i>Himantoglossum hircinum</i>		19	PFEIFER 2004
<i>Liparis loeselii</i>		8	JONES 1998
<i>Neottia cordata</i>		8–13	TATARENKO 1996
<i>Neottia ovata</i>		41–71	INGHE – TAMM 1988
<i>Platanthera bifolia</i>	20–27		VAKHRAMEEVA – DENISSOVA 1990
<i>Platanthera chlorantha</i>	20–27 (–30)		VAKHRAMEEVA – ZAGULSKII 1995
<i>Orchis mascula</i>		14	TAMM 1972
<i>Orchis militaris</i>		>10	FARRELL 1985
<i>Orchis simia</i>		>25	WILLEMS 2002
<i>Ophrys sphegodes</i>		10	HUTCHINGS 1987a
<i>Spiranthes spiralis</i>		9	JACQUEMYN <i>et al.</i> 2007
<i>Trautsteinera globosa</i>	15–20		ZAGULSKII – ZHUK 1994

Virágzásdinamika

Az orchideák állományainak legfeltűnőbb sajátága a virágzó egyedek száma, amely még szélsőséesebb mértékben ingadozik, mint a talajfelszín felett megjelent egyedek száma. Számos fajnál megfigyelték, hogy nagy egyedszámú (akár több ezer példányos) állományokban egyes években egyetlen tő sem virágzik.

Az orchideák egyedeinek mérete szoros összefüggésben van a kondíciójukkal: minél nagyobb egy tő levélfelülete annál több tápanyagot tud raktározni és ennek következtében annál nagyobb valószínűséggel fog virágozni a következő évben. Az egyes fajokra megadható az a levélfelület, amely felett várható a virágzás. Ezt „kritikus töméretnak” nevezzük. Ez a méretnagyság közelrokon fajoknál is eltérő lehet: az-*Himantoglossum adriaticum* esetében a virágzás reálisan 50 cm² felett várható, amit rendszerint 4 leveles fejlettségi állapotára ér el a tő. Ugyanez az érték a *H. jankae*-nál 100 cm², amihez legalább 6 leveles tölevélrózsa kell (CSERE *et al.* 2004). A *H. hircinum*-nak pedig legalább 5 levelet kell fejlesztenie ahhoz, hogy virágozzon (PFEIFER 2004).

A kritikus méret elérése után a virágzás valószínűsége a levélszám növekedésével nő. Tehát a kritikus méretet elért egyedeknek annál nagyobb esélyük van, hogy virágozzanak a következő évben, minél nagyobb asszimilációs felülettel rendelkeznek, azaz minél több és nagyobb levelük van (GROSS 1981, SNOW – WHIGHAM 1989, LEESON *et al.* 1991, WELLS – COX 1991). Az *Ophrys apifera* és a *Dactylorhiza fuchsii*

esetében azt is igazolták, hogy nemcsak a virágzás idején nagyobbak a reproductív tövek tölevélrózsái, hanem már a vegetációs periódus elején is (WELLS – COX 1989, JANEČKOVÁ – KINDLMANN 2002). Sőt, a növények megelőző évi mérete is befolyásolja a virágzást: iker gumós (*Dactylorhiza fuchsii*) és rizómás (*Cypripedium acaule*) faj esetében is előfordul, hogy a virágzás legjobb előrejelzője a megelőző év levélterületének nagysága (JANEČKOVÁ – KINDLMANN 2002, PRIMACK – STACY 1998). Ez érthető, ha belegondolunk, hogy a növénynek a megelőző évben kell a talajbeli raktározó szervekben elegendő mennyiségű szénhidrátot felhalmoznia ahhoz, hogy a rákövetkező évben azután ebből virágzatot (is) tudjon fejleszteni. Adott év virágzatának a kezdeményei (primordiumai) ennek megfelelően már a megelőző évben kialakulnak, a növény akkori kondíciójának függvényében. Ha a tő a megelőző évben is virágzik, akkor kondíciója igen jól becsülhető a magasságával és virágszámával.

A virágzáshoz szükséges levélfelület nagyságát további tényezők is befolyásolják. Amint azt az *Orchis simia* esetében kimutatták az enyhe télű – és így hosszabb vegetációs periódusú – mediterrán területeken, a magasabb fotoszintetikusan aktív sugárzási (PAR) értékeknek is köszönhetően jóval kisebb levélfelület is elegendő szénhidrátot termelhet a virágzáshoz, mint Nyugat-Európában (WILLEMS – ELLERS 1996). Ennek következtében például Cipruson az *Orchis simia* állományainak nagyobb hányada virágzik, mint Hollandiában vagy Észak-Franciaországban, és a virágzó növények átlagosan kisebb termetűek és levélfelületűek.

A kosborfélék populációiban nemcsak a virágzó példányok száma ingadozik igen tág határok között, hanem az egyes egyedek virágzási gyakorisága is jelentős eltéréseket mutat. A kosborok jó része nem képes folytonosan, egymást követő években virágozni akkor sem, ha a kritikus méretnél nagyobb töméretűek. Ugyanakkor néhány ellenpélda is ismert: például Hollandiában egy *Orchis simia* példány 19 éven át minden évben virágzott (WILLEMS – BIK 1991).

Az sallangvirág-fajok (*Himantoglossum adriaticum*, *H. hircinum*) esetében a legtöbb egyed egy adott évi virágzás után nem virágzik a következő évben. Jóval kevesebb azon egyedek száma, amelyek két egymást követő évben virágzatot hoznak, majd még kevesebb azoké, amelyek három évig folyamatosan és így tovább. Előbbinél 5 év, utóbbinál 6 év a leghosszabb megfigyelt folyamatos virágzási periódus (BÓDIS 2010, PFEIFER 2004). A *Platanthera bifolia* esetében is úgy tűnik, hogy a virágzást közvetlenül követő évben sok példány nem virágzik ismét, de ritkán az is előfordul, hogy egy tő 6 egymást követő évben nyílik (VAKHRAMEEVA *et al.* 2008: 340.). Ugyanennek a fajnak két lengyelországi állományában a vizsgálat hat éve alatt az egyedek közel negyede illetve fele egyszer sem virágzott, egy alkalommal a tövek közel harmada nyílt, s az ennél gyakoribb virágzás ritka volt, bár 4 és 5 alkalommal nyíló példányok is akadtak. A virágzó példányok aránya a két populációban 21,8–64,5 % illetve 2,7–28,3 % között változott, legalacsonyabb mindkét helyen a legszárazabb évben volt (BRZOSKO 2003).

5. táblázat. A virágzó példányok aránya néhány orchidea populációiban. Érdemes külön figyelni azokra az adatokra, melyek ugyanannak a fajnak különböző populációira vonatkoznak

Faj	Virágzó példányok aránya (%)	Forrás
<i>Dactylorhiza viridis</i>	kb. 50	WILLEMS – MELSER 1998
<i>Hermidium monorchis</i>	19,6 (0–36,6)	WELLS 1981
<i>Himantoglossum adriaticum</i>	4–34	BÓDIS 2010
<i>Himantoglossum bircinum</i>	0–70	CAREY <i>et al.</i> 2002
<i>Ophrys apifera</i>	6–57	WELLS – COX 1989, 1991
<i>Ophrys insectifera</i>	47	MOLNÁR 1994
<i>Ophrys sphegodes</i> (Cegléd)	62	MOLNÁR 1994
<i>Ophrys sphegodes</i> (Öskü)	46,9	MOLNÁR 1994
<i>Ophrys sphegodes</i>	83,7	HUTCHINGS 1989
<i>Orchis anthropophora</i>	41,1 (17,5–72,7)	WELLS 1981
<i>Orchis militaris</i>	26 (12–58)	FARRELL 1985
<i>Anacamptis morio</i>	54,1	MOLNÁR 1994
<i>Anacamptis morio</i>	>40	WELLS <i>et al.</i> 1998
<i>Anacamptis morio</i>	0–100	JERSAKOVÁ <i>et al.</i> 2002
<i>Spiranthes spiralis</i>	32,8 (1,3–73,6)	WELLS 1981
<i>Spiranthes spiralis</i>	0–100	JACQUEMYN <i>et al.</i> 2007

Rendszerint azok a fajok virágoznak igen magas arányban évente, amelyek már a talajfelszín feletti életük első évében nyílhatnak. Ilyen például az 5. táblázatban szereplő fajok közül az *Ophrys sphegodes*. Ennek angliai állományait vizsgálva arra a következtetésre jutottak, hogy a számára kedvező, pionír jellegű (rövid fűvű) élőhelyeken r-stratégistaként viselkedik: rövid életű, de rendkívül gyors életmenetű és nagyon szapora (HUTCHINGS 1987b, 1989). Ugyancsak rövid élettartamú és évenként jelentős számú újulattal rendelkező faj a *Dactylorhiza viridis* (WILLEMS – MELSER 1998). E két faj arra is képes, hogy életciklusában átugorja, kihagyja a juvenilis és vegetatív fázist és azonnal reproduktív állapotba lépjen. Ez a jelenség a hosszú életű fajoknál is megfigyelhető, de sokkal kisebb arányban. A *Himantoglossum bircinum* egy németországi állományában az egyedek 5 %-a megjelenésének már első évében virágzik (PFEIFER *et al.* 2006).

A virágzást több tényező együttes hatása befolyásolja: a reprodukció költsége éppúgy szerepet játszik benne, mint a meteorológiai tényezők vagy a termőhely.

A szaporodás költsége

A virágzás és különösen a termésérlelés komoly megterhelést jelenthet az orchideáknak. Virágzást követően a tövek fejlettségi állapota gyakran jelentősen romlik, retrogresszió történik. Ez hasonló okra vezethető vissza, mint az a régi megfigyelés, hogy a gyümölcsfák szakaszosan érlelnek termést, azaz a bő termésű éveket kevés termést hozók követik. A jelenséget a „reprodukció költségének” nevezték el és behatóan vizsgálják (OBESO 2002). Több orchideafaj esetében pontosan meghatározták a reprodukció költségét, például a *Himantoglossum adriaticum* esetében 2 levélnyi a virágzás költsége, de több esetben találták úgy, hogy az nem kimutatható. E költség értelmezésekor izgalmas kérdés, hogy milyen arányban veszi

igénybe a forrásokat a virágzás és milyen arányban a termésképzés. A termésképzés költségét a *Cypripedium acaule* esetében állandónak találták: minden tok 15–30 cm²-rel csökkentette a következő évi levélterületet. A termésképzés nélküli virágzás költsége nem volt kimutatható, viszont a soktermesű egyedek a következő évben nem virágoztak (PRIMACK – STACY 1998). Mindez arra utalhat, hogy a termésképzés költsége jóval nagyobb lehet, mint a virágzása.

Az időjárási tényezők és a termőhely hatása a virágzásra

A meteorológiai tényezők virágzást befolyásoló hatása igen régóta ismert. Azt is korán felismerték, hogy a virágzást a megelőző év időjárása erősebben befolyásolhatja, mint a virágzás évéé (GOOD 1936). Például a *Himantoglossum adriaticum* esetében akkor számíthatunk „jó” évre (azaz sok virágzó tőre), ha a virágzást megelőző évben alacsony a fagyos napok száma és sok a csapadék, a virágzás évében pedig nem meleg a tavasz (BÓDIS 2010).

Az időjárási befolyásoló tényezők közül a téli fagyok, a túl meleg nyár és a csapadékhány a legismertebbek. A mediterrán elterjedésű fajoknál a fagykár a virágzás teljes elmaradásához is vezethet, mint arról németországi megfigyelések beszámoltak a *Himantoglossum hircinum* esetében. Ha az áprilisi és május eleji hideghullámok elpusztítják az összes tőlevelet, elmarad a virágzat kifejlődése, vagy ha később jön a hideg, akkor a bimbók pusztulnak el (FÜLLER 1981). Hollandiában az *Orchis simia* esetében is tapasztalták a virágzás elmaradását kemény telek után (WILLEMS – BIK 1991).

Angliában a magas nyári hőmérséklet kedvezőtlen hatását a *Himantoglossum hircinum* virágzására már 1936-ban leírták (GOOD 1936). A jóval hűvösebb nyarú Norvégiában viszont pozitívan befolyásolta a nyári átlaghőmérséklet a *Dactylorhiza lapponica* virágzó egyedeinek számát, és a megelőző év kora őszi hőmérséklete is pozitív összefüggést mutatott a generatív tövek számával (ØIEN – MOEN 2002).

Ha kevés a rendelkezésre álló víz a növekedési időszakban, az több kosborfaj esetében is a virágzás elmaradásához vagy a virágszám csökkenéséhez vezet. Az adott év aszályossága negatívan befolyásolja az *Ophrys apifera* és az *Orchis simia* virágzását, amely akár el is maradhat, ha nagy a szárazság (WELLS – COX 1989, WILLEMS – BIK 1991). A *Herminium monorchis*-nál az azévi és az előző évi szárazság negatív hatását is igazolták (WELLS 1981), a *Dactylorhiza sambucina* és a *Neottia ovata* esetében az előző évi aszály negatív hatását mutatták ki (INGHE – TAMM 1988). Az *Ophrys apifera* virágzó hajtásainak magasságát viszont a virágzást megelőző év és az adott év júniusának csapadékviszonyai pozitívan befolyásolták (WELLS – COX 1991).

Néhány vizsgálat során nem találtak összefüggést a virágzó egyedek száma és a meteorológiai jellemzők között, mint Észak-Amerikában a *Tipularia discolor* és a *Liparis lilifolia* (WHIGHAM – O’NEIL 1991) vagy Norvégiában a *Gymnadenia conopsea* esetében (ØIEN – MOEN 2002).

Az időjárás erős befolyásoló hatását jól illusztrálja, hogy a „jó” és „rossz” évek meglétét is klimatikus okokra vezetik vissza. Egy adott faj virágzó egyedeinek száma nemcsak regionálisan változhat eléggé hasonló ritmusban, de nagyobb térléptékben is. A *Himantoglossum hircinum* két legnagyobb angliai és a legnagyobb német

állományában ugyanazok az évek voltak kiemelkedően jók és igen rosszak. A magyarázatot a nagy klimatikus hatásokban találták meg (PFEIFER *et al.* 2006).

Meg kell jegyeznünk, hogy a fajok klímaérzékenysége nem egyforma, valamint a termőhely adottságai a meteorológiai tényezők hatását is módosíthatják. A *Dactylorhiza sambucina* esetében a megelőző év tavaszának csapadéka száraz élőhelyen pozitív, mezofil élőhelyen viszont negatív hatást gyakorolt a virágzó egyedek számára (TAMM 1991). A termőhely befolyásoló hatására hazai példát az *Ophrys sphegodes* szolgáltat. Hároméves vizsgálat során azt találták, hogy a faj egy Duna-Tisza közti üdőbb homoki réten lévő állományában a megfigyelt tövek közel harmada (30,8 %-a) mindhárom évben virágzott, a Keleti-Bakony szélsőségesebb vízháztartású dolomitsziklagypében viszont csak 5,3 %-a (MOLNÁR 1994).

A lappangás

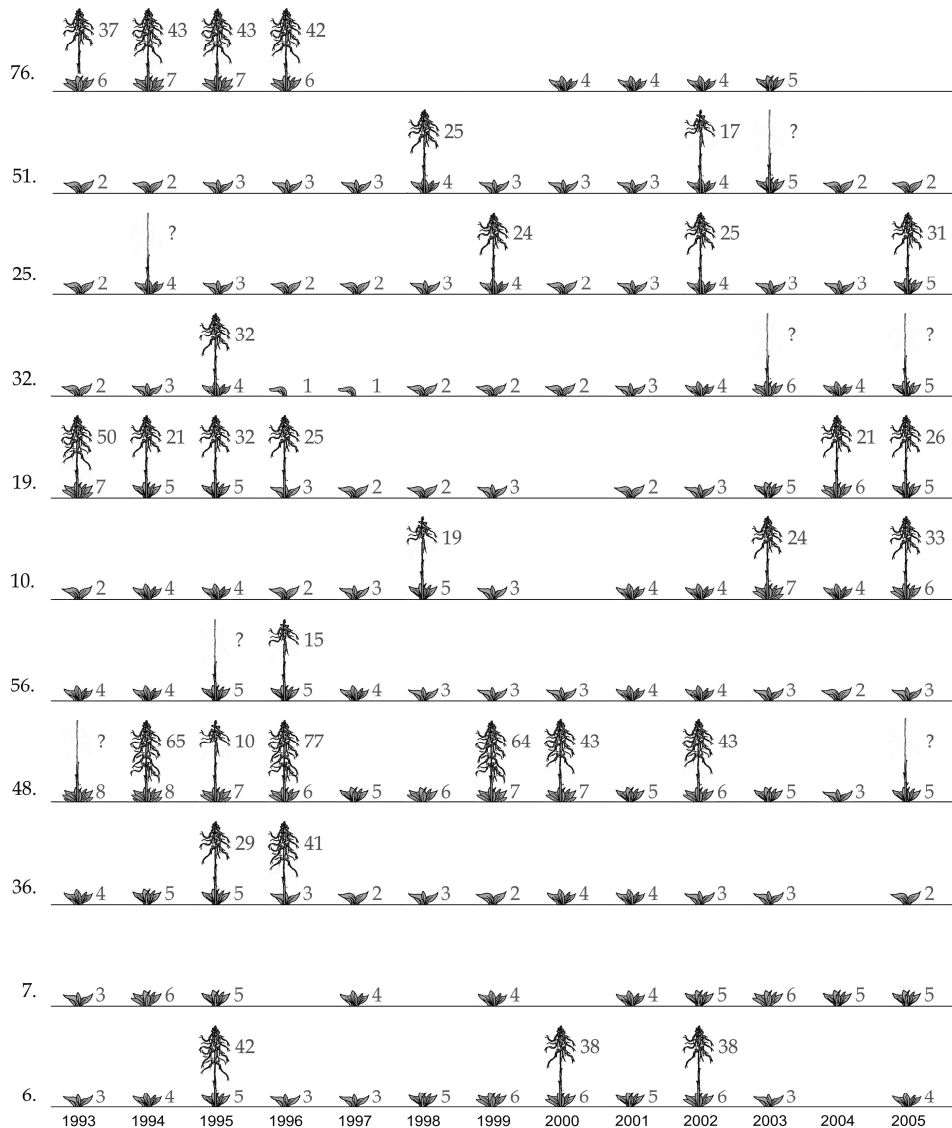
A lappangás a dormancia egyik formája, amely során nem jelenik meg a föld felett hajtás, miközben a talajfelszín alatti szerv életképes marad. Ez a jelenség az orchideák körében elég gyakori, míg más növénycsoportokban jóval kevésbé elterjedt, de szintén előfordul, például holdruta (*Botrychium*) (MONTGO-MERY 1990, BAGI 2006), sarkantyúvirágok (*Delphinium*) (EPLING – LEWIS 1952), réti füzény (*Lytbrum salicaria*) (GILBERT – LEE 1980), kései pitypang (*Taraxacum serotinum*) (MOLNÁR – BOKROS 1996), habszegfű (*Silene spaldingii*) (LESICA 1999) és a magyarföldi husáng (*Ferula sadleriana*) (KALAPOSI 1998) esetében. A dormanciát mutató fajok rendszerint egy évig nem hajtanak ki, de az orchideáknál ez több év is lehet.

A *Himantoglossum adriaticum* kezshelyi állományában a lappangó tövek aránya a teljes populáció 0–20 %-a között változott (BÓDIS 2010). A tövek jelentős része (58,9 %-a) minden évben kihajtott és 29,4 %-uk csupán egyetlen alkalommal lappangott. Az ennél hosszabb lappangás ritka esemény volt, bár egy példány 6 éves dormancia után jelent meg ismét.

A *Platanthera bifolia* esetében is dokumentálták, hogy a tövek kedvezőtlen körülményekre (például szárazság a nyár első felében, kártevő támadása) lappangással válaszolhatnak, amely rendszerint 1, ritkábban 2–3 évig tarthat (VAKHRAMEEVA – DENISSOVA 1990). A faj két lengyelországi populációjában az évenkénti lappangás mértéke 12,2–22,4 %, illetve 1%–16,3 % között változott. A tövek 33,7 és 42,9 %-a a hatéves vizsgálat alatt legalább egy alkalommal lappangott. A nem virágzó egyedek nagyobb valószínűséggel (17,7 és 19 %) lappangtak, mint a virágzók (14,8 és 8,2 %). Az egyéves lappangás volt a leggyakoribb. A növények mintegy negyede egy évben lappangott, 4–8 %-a két évben. Három- és négyéves lappangás csak az egyik populációban fordult elő (BRZOSKO 2003).

Valószínűnek tűnik, hogy a lappangás maximális időtartama és gyakorisága eltérő a különböző fajoknál, de lehetnek eltérések az eltérő környezeti feltételek között élő, azonos fajba tartozó populációk között is.

7. ábra. A *Himantoglossum adriaticum* 11 példányának 13 éves dinamikája (az alsó számok a tőlevelek számát, a felsők pedig a virágok számát jelzik). A sérült virágzatokat, amelyeken a virágok számát nem lehetett megállapítani kérdőjel jelzi. A populáció egyedeinek megjelenésében és virágzásában nagyon jelentős különbségek vannak. A legtöbb egyed a 13 év során 2–4 alkalommal virágzott, a 48. sorszámú tő viszont 8 alkalommal, míg a 7. sorszámú egyed egyszer sem. A 76. számú példány esetében 3 éves lappangás is előfordult, több példány ennél rövidebb ideig nem hajtott ki, míg az 51, 25, 32, 56. számú példányok minden évben megjelentek. A „legjobb” év az 1995-ös volt (7 nyíló tő), a „legrosszabb” pedig az 1997-es és a 2001-es (amikor a bemutatott példányok egyike sem virágzott). Az „átlagos” években a vizsgált tövek közül rendszerint 2–4 virágzott



Az eredmények arra utalnak, hogy a jó kondícióban lévő növény kevésbé hajlamos a lappangásra, mint a gyengébb. Papucskosbor-fajok (*Cypripedium calceolus*, *C. reginae*) esetében a dormancia valószínűsége csökkent a növény méretével (KULL 1995, KÉRY – GREGG 2004), a *C. acaule*-nél pedig nőtt a termésszám emelkedésével (PRIMACK – STACY 1998). A dormancia növekedése gyakran jár együtt a túlélés csökkenésével (KULL 2002). Mindezek alapján azt valószínűsítik, hogy a lappangást főleg stressz váltja ki, és a túlélés költségként is értelmezhető (SHEFFERSON *et al.* 2003).

Annak vizsgálatára, hogy a lappangás valóban adaptív válasz-e a környezeti stresszre Észtországban két hosszú életű kosborfélével folytattak kísérletet. A *Cypripedium calceolus* és a *Cephalanthera longifolia* kísérleti egyedek megfosztották felszín feletti hajtásuktól vagy árnyékkolták őket. Mindkét fajnál erősen megnőtt a dormans egyedek aránya a kezelték között. A szerzők szerint a lappangás a mortalitás (halálozási ráta) megnövekedése nélkül nyújt lehetőséget a növények számára, hogy a stresszhatásokat kivédjék (SHEFFERSON *et al.* 2005).

A lappangás évében nem tud fotoszintetizálni a növény, és ez visszavetheti következő évi fejlődését. A *Cypripedium reginae* hajtásmagassága kisebb lett a lappangás utáni évben, mint az azt megelőzőben volt (KÉRY – GREGG 2004). Más szerzők szerint viszont a lappangás éppen az „erőgyűjtés” ideje, amikor a mikorrhiza kapcsolatok révén a tápanyokok megnőnek. A *Neotinea ustulata* esetében mutatták ki, hogy ha a vegetatív év után lappangás következik, akkor a rákövetkező évben nagyobb a virágzó egyedek aránya (KULL 2002). A *Platanthera bifolia*-nál is azt tapasztalták, hogy a lappangás után a növény a következő egyedfejlődési szakaszba léphet (VAKHRAMEEVA – DENISSOVA 1988).

6. táblázat. A leghosszabb lappangás időtartama néhány európai orchidea esetében

Faj	Maximális lappangás (év)	Forrás
<i>Cephalanthera longifolia</i>	3	KULL 2002
<i>Cephalanthera rubra</i>	2	KULL – TUULIK 1994
<i>Dactylorhiza viridis</i>	1	WILLEMS – MELSER 1998
<i>Cypripedium calceolus</i>	3	KULL 1995
<i>Epipactis albensis</i>	3	KULL – TUULIK 1994
<i>Epipactis albensis</i>	11	RYDLO 1995
<i>Epipactis bellidifolia</i>	3	LIGHT – MACCONAILL 1991
<i>Epipactis bellidifolia</i>	18	LIGHT – MACCONAILL 2006
<i>Himantoglossum adriaticum</i>	6	BÓDIS 2010
<i>Listera ovata</i>	2	TAMM 1972
<i>Ophrys sphegodes</i>	3(–5)	HUTCHINGS 1987A, 1987B; WAITE – HUTCHINGS 1991
<i>Ophrys apifera</i>	2	WELLS – COX 1991
<i>Orchis mascula</i>	3	TAMM 1972
<i>Orchis militaris</i>	3–8	WAITE – FARREL 1998
<i>Orchis simia</i>	2	WILLEMS 1982
<i>Platanthera bifolia</i>	3	VAKHRAMEEVA – DENISSOVA 1988
<i>Platanthera chlorantha</i>	3	VAKHRAMEEVA – DENISSOVA 1988
<i>Spiranthes spiralis</i>	min. 1	WELLS 1967

A dormans egyedek aránya évről évre eltérő. Az egyes években lappangó tövek aránya 1,6 és 12,3 % között változott a *H. adriaticum*-nál. Más fajoknál, egyes években akár a populáció fele is a talajfelszín alatt maradhat, mint az *Ophrys apifera* (WELLS – COX 1991), az *Ophrys sphegodes* (HUTCHINGS 1987B) vagy az *Epipactis helleborine* esetében (LIGHT – MACCONAILL 1991). A *Liparis loeselii* var. *ovata*-nál viszont azt gondolták, hogy nem is fordul elő dormans állapot, s csak később mutatták ki, hogy az átmenetek 2 %-a lappangás (JONES 1998). Nagyon ritka a lappangás és legfeljebb egy évig tart a *Dactylorhiza viridis* esetében is (WILLEMS – MELSER 1998).

Az egyes fajokra jellemző lappangási arányon belül az alacsonyabb értékek az egészséges populációkat jellemzik, míg a kevésbé életképes populációk egyedei gyakrabban lappanganak (GREGG 1991).

Némileg egységesebb az egyes fajoknál észlelt leghosszabb és jellemző lappangási idő. Az európai fajok általában három évnél rövidebb ideig lappanganak, de az *Epipactis albensis* és az *E. helleborine* egyedeinél tapasztalt, 10 évet is meghaladó időtartamú dormans időszakok valószínűleg összefüggésben vannak a rizómás fajoknak a gumós fajokétól eltérő mikorrhizáival (BIDARTONDO *et al.* 2004, SELOSSE *et al.* 2004, OUANPHANIVANH *et al.* 2008, OGURA-TSUJITA – YUKAWA 2008).

A lappangás a *Himantoglossum adriaticum* felnőtt (a juvenilis állapot utáni életszakaszok) egyedeinél a tőleveles, vegetatív egyedek között kétszer olyan gyakori (6 %), mint a virágzó példányok között (3 %) (BÓDIS 2010). Ez a jelenség tipikusnak mondható az orchideáknál: ha egyszer reprodukzív állapotba kerülnek, akkor nagyobb a valószínűsége a következő évi virágzásnak, mint a visszahúzódásnak, a lappangásnak (WELLS 1967, GREGG 1991, SHEFFERSON *et al.* 2003, KÉRY – GREGG 2004).

Mikoheterotróf fajok állománydinamikája

Az anyagcseréjükben teljes mértékben mikorrhizáikra utalt mikoheterotróf fajok az orchideák közül is kitűnnek „szeszélyes” viselkedésükkel. Az *Epipogium aphyllum*-ot legtöbb lelőhelyén egyetlen alkalommal észlelték (HEGRE 1998). Finnországban beszámoltak egy populációról, amely három egymást követő évben virágzott az 1940-es években, majd azután legközelebb 36 év múlva (SÖYRINKI 1985, 1987). Egy másik finnországi lelőhelyen viszont 26 egymást követő évből 25-ben nyílt (HEGRE 1998). Csehországban egy területen 60 év elteltével ismét észlelték (PŮBAL – MAUNOVÁ 2007). A Brit-szigeteken időnként feltűnt, majd évtizedekig hiába keresték, utoljára 1986-ban látták (LANG 2004). „Megjósolhatatlan megjelenéséről” kapta angol nevét: Ghost orchid, azaz szellem-orchidea (MARREN 1999: 68.). Két sajátossága is nehezíti megtalálását. Egyrészt az egyes hajtások virágai igen rövid ideig (kb. 1 hétig) nyílnak. Másrészt a virágzás az európai orchideafajok között egyedülálló módon igen hosszú időszakban következhet be, június közepe és október közepe között (LANG 2004). Több szerző utal a faj klimatikus viszonyokkal szoros összefüggésben levő megjelenésére. Egyrészt száraz nyarakon nem jelenik meg, vagy csupán kevés példány (BILLENSTEINER 1980), másrészt igen nedves tavaszt követően virágzik (LANG 2004). Oroszországban a faj virágzó hajtásainak száma negatív korrelációt mutat a július,

illetve az előző évi vegetációs periódus átlaghőmérsékletével. Úgy vélik, hogy a talaj felső rétegének felmelegedése és kiszáradása károsíthatja a növény talajbeli szerveinek fejlődését (BLINOVA – CHMIELEWSKI 2008).

Más mikoheterotróf fajok, például a *Neottia nidus-avis* (BERNARD 1899: 1253–1255.), a *Limodorum abortivum* (LITZELMANN 1935: 146.) esetében megfigyelték, hogy képesek a talaj, illetve az avar felszíne alatt virágozni és önmegporzással termést érlelni. A jelenséget a *Corallorhiza trifida* esetében is észleltük Szlovákiában, Murány mellett 2009-ben.

Az ivartalan szaporodás

A reproduktív szaporodás mellett az orchideák képesek vegetatívan is szaporodni. A mérsékelt égövi talajlakó kosborfélék között rendkívül különlegesnek számít a *Hammarbya paludosa*, amely a levelek szélén és az algumók csúcsán megjelenő kisméretű sarjhagymácskákkal szaporodik (BATYGINA – BRAGINA 1997). Sokkal általánosabb, hogy a talajban lévő szervek vesznek részt a vegetatív szaporodásban, s ezek típusa azt is meghatározza, hogy mennyire fontos a vegetatív szaporodás egy adott faj túlélésében. Legnagyobb jelentősége a rizómás fajoknál lehet. Közismert példa erre egyik legszebb orchideánk, a *Cypripedium calceolus*. Már 1886-ban leírták, hogy a faj inkább vegetatívan szaporodik, „mivel megporzása túl bonyolult” (WEBSTER 1886). A tapasztalatok szerint tényleg sok populációban a vegetatív szaporodás játssza a főszerepet. Az ivaros szaporodás aránya a fajnál a klonálshoz viszonyítva az egyes populációkban mindössze 1 : 200-hoz (KULL 1999). Vegetatívan rizómájának elágazásával szaporodik, amely Észtországban átlagosan 4,9 évente következik be. Az idő előrehaladtával az elágazások révén kisebb-nagyobb csoportok jönnek létre, amelyek átmérője rendszerint nem haladja meg a 70 cm-t (KULL 1997). Ez igaz a hazai viszonyokra is. Hazánkban is alapvetően vegetatívan terjed (csak néhány állományában találtak magoncokat), meglepően kevés a juvenilis egyedek száma, valamint megjelenésük gyakorisága (SULYOK 2006).

A madársisak-fajok (*Cephalanthera* spp.) vegetatív szaporodásának főként az erősen árnyékolt termőhelyeken van jelentősége, ahol a túlélés szempontjából fontosabb lehet az ivaros szaporodásnál (SUMMERHAYES 1951). A növény elágazó rizómája több rügyet fejleszthet, amelyek 2–3 leveles hajtást hoznak és 2–3 év elteltével virágozhatnak, majd az anyanövénytől önállósulhatnak (LANG 1980).

A nőszőfű nemzetségben a vegetatív szaporodásra való hajlam az egyes fajok között nagymértékben különbözik. Az *Epipactis palustris* vegetatív szaporodása nagyon jellemző és nem egyszer tekintélyes méretű sarjtelepeket hoz létre (SOBKÓ – NEFEDOVA 1983). Az *Epipactis atrorubens* esetében is gyakori, hogy a termőképes egyedek rizómájuk elágazásával sarjtelepeket alkotnak. Az újonnan képződő rügyekből 3 év alatt fejlődhetnek virágzó hajtások (SUMMERHAYES 1951, POKHILKO 1993). Ugyanakkor az önmegporzó nőszőfűvek jó részénél (*E. exilis*, *E. nordeniorum*, *E. pontica*, *E. voethii*) a vegetatív szaporodás ritka jelenség. A *Goodyera repens*-nél is meghatározó jelentőségű a vegetatív szaporodás, a sarjtelepképzés. A különböző korú, vegetatív eredetű egyedek általában egy vagy néhány klónhoz tartoznak (VAKHRAMEEVA – TATARENKO 2001).

Az ikergumós fajoknál kisebb jelentőségű a vegetatív szaporodás, de nagyon sok faj esetében ismert. Mértéke (az így keletkezett tövek aránya) a *Nigritella nigra* esetében kisebb, mint 2 % (MOEN – ØIEN 2002), az *Anacamptis morio* egy nyírségi populációjában 38 % körüli (MOLNÁR 1994), a *Spiranthes spiralis* és az *Ophrys sphegodes* esetében 5 % alatti (WELLS 1967, HUTCHINGS 1987A). A *Herminium monorchis*-nál az ivartalan szaporodás mértéke jelentős, módja pedig különleges: ez a faj gyökerei végén, azok megvastagodásával képez új gumót (KÜNKELE – BAUMANN 1998: 337.)

Több gumós faj esetében a vegetatív szaporodás ritka, és jellemzően a gumó károsodását követően fordul elő. A *Platanthera bifolia* egy Moszkva környéki állományában 25 év alatt a tövek 0,02 %-ánál észlelték (VAKHRAMEEVA *et al.* 2008: 340.). Nagyon ritkán előfordul, hogy ugyanabban az évben két leánygumó képződik (LUKS 1970). Egyetlen esetben észlelték erős szárazságot követően a vegetációs időszak végén gumó képződését gyökéren (BYCHENKO 1992). A *Platanthera chlorantha* a természetben vegetatív úton szintén nagyon ritkán szaporodik (ZIEGENSPECK 1936), de kultúrában 2, sőt 3 leánygumó egyidejű képződését is észlelték (LUKS 1970, NEFEDOVA 1985).

A *Gymnadenia conopsea* vegetatív szaporodása például a gumó sérülése után lehetséges, kultúrában a gumón ejtett vágással kettő helyett négy gumó egyidejű fejlődését idézték elő (SOBKÓ 1980). A *Dactylorhiza incarnata* ivartalan szaporodása lehetséges, valószínűleg a gumó mechanikai sérülését követő regeneráció következtében fordul elő (SOBKÓ 1989). Egy 30 évig tartó svédországi vizsgálatban mindössze 3 alkalommal észlelték (TAMM 1972). A *Neotinea tridentata* esetében a Krím-félszigeten egyidejűleg két leánygumó fejlődését tapasztalták, miután az anyagumót lepkehernyó károsította (VAKHRAMEEVA *et al.* 2008: 334.).

Valószínű, hogy adott fajon belül állományonként változhat a vegetatív szaporodás jelentősége. A *Himantoglossum hircinum*-ra általában nem jellemző a vegetatív szaporodás, de spanyolországi populációinál rendszeres az ikertőképződés (CAREY – FARRELL 2002). A *Neotinea ustulata* észtországi populációiban 5–28 % között változott a 2–6 egyedből álló klonális csoportok aránya, de volt olyan állomány is, amelyben egyáltalán nem találtak vegetatív szaporodással létrejött egyedeket (TALI *et al.* 2004). Ez utóbbi fajnál másodlagos rizóma kialakulásával és azzal is magyarázzák a vegetatív terjedést, hogy egy gumón két hajtásrügy jelenik meg (RASMUSSEN 1995). A *Liparis loeselii*-ről is úgy tudjuk, hogy járulékos gumók révén képes vegetatív szaporodásra (FÜLLER 1976, CINGEL 1995).

A vegetatív szaporodásnak különlegesen fontos szerepe lehet, ha a magképződés valamilyen korlátozott. Az *Orchis militaris* angliai populációiban – valószínűleg a megporzó rovarok megritkulása miatt –, a termésképzés igen ritka (a virágoknak csak 3–6, ritkán 10 %-a hoz termést), így a populációk hosszú távú túlélésében jelentőssé vált a vegetatív szaporodás. A vegetatív szaporodás során az anyagumó két leánygumót nevel, így a következő évben két növény hajt ki, az előző évi egy helyett (FARRELL 1985).

Részletesen tanulmányozták a Nyugat-Ausztráliában élő talajlakó orchideafajokat, hogy kiderítsék mennyire változatos az ott élő fajok szaporodásmódja. Az összesen 142 fajból 55 % csak maggal szaporodott, a többi vegetatíván is. A vegetatíván is

szaporodó fajok nemcsak rizómás, hanem gumós fajok is, melyek az anyagumó felett (proximális helyzetben), vagy mellett (disztális helyzetben) képezik – többféle módon is – azokat a járulékos gumókat, melyek nem az anyagumó következő évi pótlását, hanem a vegetatív szaporodást szolgálják. A szerző arra a következtetésre jut, hogy a sokféle szaporodási mód az extrém, nyáron nagyon aszályos élőhelyhez való alkalmazkodás következménye. Ez teszi lehetővé, hogy az orchideák azon lágyszárúak közé tartozzanak, amelyek szélsőséges ökológiai körülmények között is megélnek (DIXON 1991).

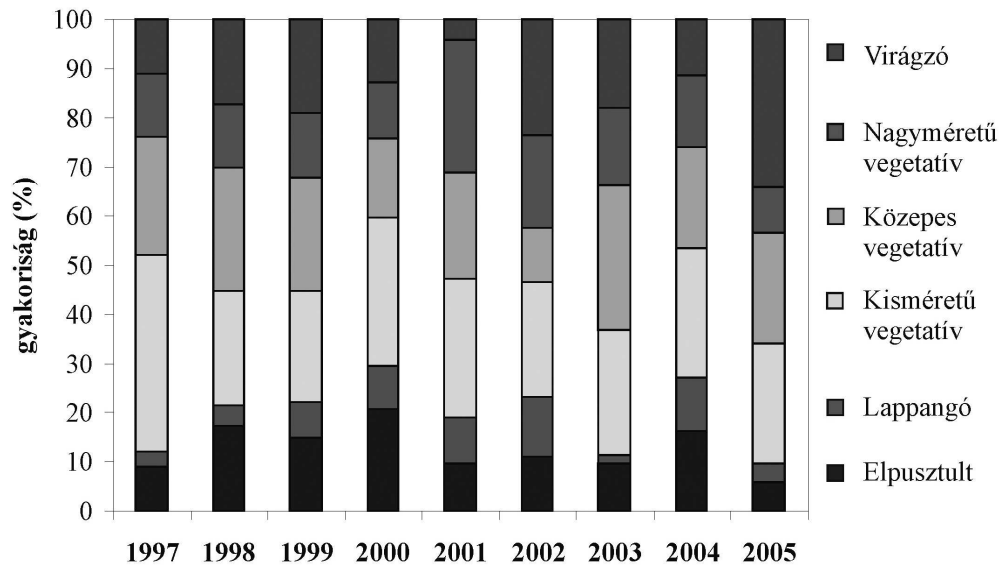
Populációszerkezet

A populációk egyedeinek „sorsa” az életciklus szakaszaiban (születés, növekedés, szaporodás, halálozás) bekövetkező változásokon keresztül térképezhető fel. A különböző korú, méretű vagy fejlettségi állapotú egyedek életciklusának hosszú távú vizsgálata elvezet az egyes állományok, populációk belső dinamikájának megértéséhez (a kor-, méret- vagy állapotstruktúra változásának elemzésével), aminek különösen a ritka, veszélyeztetett fajok esetében van jelentősége.

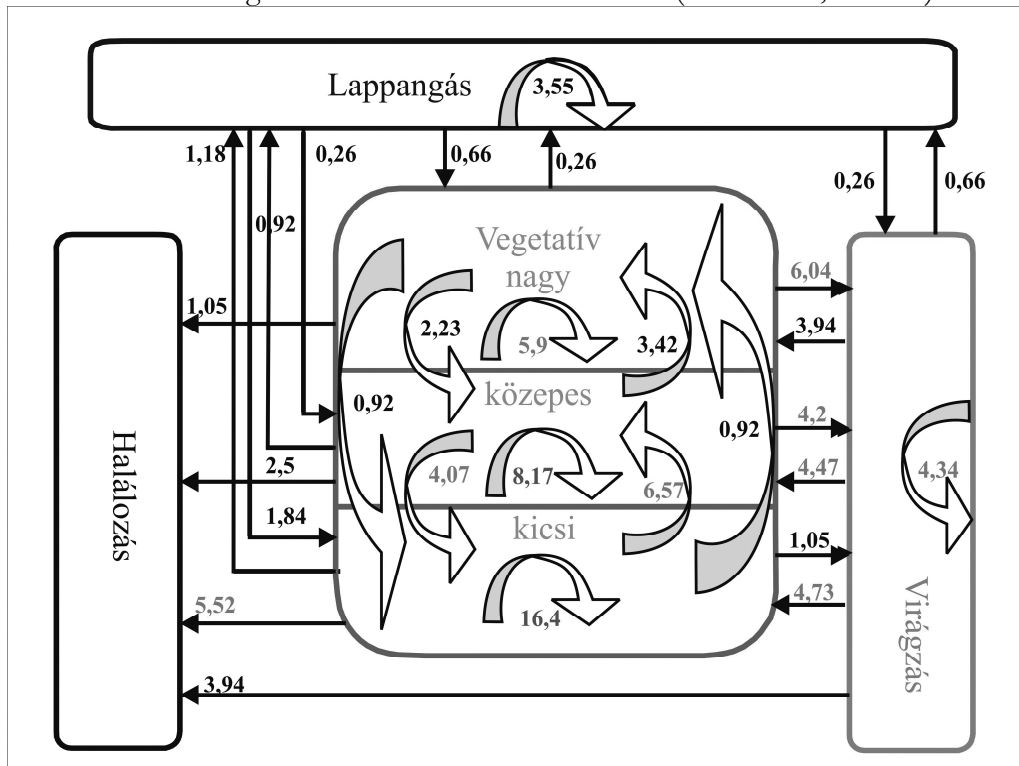
A *Himantoglossum adriaticum* egy Keszthelyi-hegységbeli populációjában az 1993–1996 között megtalálható felnőtt egyedeket (összesen 241 példányt) megjelölve, kirajzolódott ennek a „nemzedéknek” az élete. A töveknek mintegy harmada (84 fő) jelent meg a talajfelszín felett legalább 7 évben. 15 év adatainak átlaga alapján a tövek 68 %-a (41–81 %-a) volt vegetatív állapotú, 11 % (1–20 %) lappangott és 22 % (4–57 %) virágzott.

A vizsgálati eredmények összegzéséből (a 15 évre átlagolt adatokból) elkészíthető a populáció felnőtt egyedeinek valószínűsített életmenete. Ebből megállapítható, hogy a vegetatív növények nemcsak előrelephetnek egyre nagyobb méretosztályba, hanem az is gyakori, hogy saját méretosztályukban maradnak a következő évben is, sőt az is előfordul, hogy kisebb méretosztályba lépnek vissza. Az, hogy egy növény ugyanabban az állapotban maradjon, annak valószínűsége a legkisebb növények esetében a legnagyobb. A virágzásba való átmenet valószínűsége a mérettel nő. A virágzó egyedek azután kisebb részben újra virágoznak, nagyobbrészt azonban visszalépnek a vegetatív állapotokba, vagy elpusztulnak, esetleg lappanganak. A virágzásból a legtöbb egyed a legkisebb méretosztályba lép vissza (vö. a Szaporodás költsége című részben írottakkal). A lappangási állapotba kerülés valószínűsége is csökken a mérettel. A nagy tövek kisebb valószínűséggel lappanganak, mint a közepes méretűek, s legnagyobb a lappangás valószínűsége a kis vegetatív egyedeknél. Több egyed maradhat lappangó állapotban, mint amennyi ebbe a kategóriába bekerül. A halálozás mértéke hasonló a lappangáshoz: a legnagyobb arányban a kis vegetatív tövek pusztulnak el, őket a reprodukív tövek, majd a közepes és végül a nagy vegetatív növények követik. Az elpusztulás valószínűsége négyszer akkora, mint a lappangásé (BÓDIS 2010).

8. ábra. Az 1993–1996 között a Keszthelyi-hegységben megjelölt felnőtt *Himantoglossum adriaticum* tövek státusai (n= 761)



9. ábra. A *Himantoglossum adriaticum* felnőtt egyedeinek valószínűsített életciklusa a valószínűségi átmenetek százalékos értékeivel (1997–2005, n= 761)



Irodalom

- BAGI I. (2006): A *Botrychium virginianum* (L.) Sw. kunfehértói állományának populációstruktúrája és dinamikája. – *Kitaibelia* **11**(1): 6.
- BATALOV, A. E. (2000): Populations of *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (Orchidaceae) in different phytocoenosis. In: BATYGINA, T. B. (ed.): Embryology of flowering plants. Terminology and conceptions. V. 3. – Mir i semiya, St.-Petersburg. pp.: 524–532.
- BATYGINA, T. B. – BRAGINA, E. E. (1997): Embryology and Reproductive Biology of *Hammarbya paludosa* (L.) Kuntze (Orchidaceae). – Bulletin of the Polish Academy of Sciences, Bio-logical Sciences **45**: 107–118.
- BERNARD, N. (1899): Sur la germination du *Neottia Nidus-Avis*. – *Compte Rendu Hebd. Séanc. Acad. Sci. (Paris)* **128**: 1253–1255.
- BIDARTONDO, M. I. – BURGHARDT, B. – GEBAUER, G. – BRUNS, T. D. – READ, D. J. (2004): Changing partners in the dark: isotopic and molecular evidence of ectomycorrhizal liaisons between fo-rest orchids and trees. – *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **271**: 1799–1806.
- BILLENSTEINER, H. (1980): Ergänzende Beobachtungen an Orchideen im Oberen Gailtal. – *Carinthia II* 170/90: 251–260.
- BLINOVA, I. – CHMIELEWSKI, F.-M. (2008): Subarctic warming and its influence on the growth of orchid populations in the Extreme North-East of Europe (Murmansk Region). – *J. Eur. Orch.* **40**(4): 663 – 680.
- BÓDIS J. (2010): *Himantoglossum adriaticum* populációk dinamikája: demográfiai és életmenet jellemzők. – Doktori (PhD) értekezés. Biológia Doktoriskola, Pécsi Tudományegyetem.
- BRZOSKO, E. (2003): The dynamics of island populations of *Platanthera bifolia* in the Biebrza National Park (NE Poland). – *Ann. Bot. Fennici* **40**: 243–253.
- BURGEFF, H. (1954): Samenkeimung und Kultur europäischer Erdorchideen nebst Versuchen zu ihrer Verbreitung. – Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- BYCHENKO, T. M. (1992): Biological peculiarities of some species of orchids in southern Pribaikalie, and their protection. – PhD Dissertation. Moscow.
- CAREY, P. D. – FARRELL, L. (2002): *Himantoglossum hircinum* (L.) Sprengel. Biological flora of the British Isles No. 221. – *Journal of Ecology* **90**: 206–218.
- CAREY, P. D. – FARRELL, L. – STEWART, N. F. (2002): The sudden increase in the abundance of *Himantoglossum hircinum* in England in the past decade and what has caused it. In: KINDLMANN, P. – WILLEMS, J. H. – WHIGHAM, D. F. (eds.): Trends and fluctuations and underlying mechanisms in terrestrial orchid populations. – Backhuys Publi-scher, Leiden: pp.: 187–208.
- CINGEL, N. A. van der (1995): An Atlas of Orchid Pollination – European Orchids. – A. A. Balkema Publisher, Rotterdam, The Netherlands. 175 pp.
- CSERE SZ. – BÓDIS J. – DÉNES A. (2004): A *Himantoglossum caprinum* (M. Bieb.) Spreng. fekete-hegyi (Villányi-hegység) populációjának fenometriai vizsgálata és annak természetvédelmi értékelése. – *Természetvédelmi közlemények* **11**: 199–207.
- DIXON, K. (1991): Seeder/clonal concepts in Western Australian orchids. In: WELLS, T.C.E. – WILLEMS, J.H. (eds.): Population ecology of terrestrial orchids. – SPB Academic Publishing bv. Hague, Netherlands. pp.: 111–123.
- DOWNIE, D. G. (1941): Notes on the germination of some British orchids. – *Trans. Bot. Soc. Edinburgh* **33**(2): 94–103.
- EPLING, C. – LEWIS, H. (1952): Increase of adaptive range of the genus *Delphinium*. – *Evolution* **6**: 253–267.
- FARRELL, L. (1985): *Orchis militaris* L. Biological flora of the British Isles No. 160. – *Journal of Ecology* **73**: 141–153.
- FROSCH, H. (1983): Asymbiotische Vermehrung von *Ophrys holo-serica* mit Blüten nach 22 Monaten. – *Die Orchidee* **34**: 58–61.
- FROSCH, H. (1985): Asymbiotische Vermehrung von *Cypripedium reginae* mit Blüten drei Jahre nach Aussaat. – *Die Orchidee* **36**: 30–32.
- FÜLLER, F. (1976): *Malaxis, Hammarbya* und *Liparis*. – Ziemsen Verlag, Wittenberg Luther-stadt. 48 pp.
- FÜLLER, F. (1981): Frauenschuh und Riemenzunge. – Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt. pp.: 63.
- GILBERT, N. – LEE, S. B. (1980): Two perils of plant population dynamics. – *Oecologia* **46**: 283–284.
- GREGG, K. (1991): Variation in behaviour of four populations of the orchid *Cleistes divaricata*, an assesment using transition matrix models. In: WELLS, T. – WILLEMS, J. (eds.): Population ecology of terrestrial orchids. – SPB Academic Publishing bv. The Hague. pp. 139–159.
- GOOD, R. (1936): On the distribution of the Lizard Orchid (*Himantoglossum hircinum* Koch). – *New Phytol.* **35**: 142–170.
- GROSS, K. L. (1981): Predictions of fate rosette size in four „biennial” plant species: *Verbascum thapsus*, *Oenothera biennis*, *Daucus carota*, and *Tragopogon dubius*. – *Oecologia* **48**: 209–213.
- HARBECK, M. (1964): Anzucht von *Orchis maculata* vom Samen bis zur Blüte. – *Die Orchidee* **15**: 57–60.

- HARPER, J. L. (1977): Population biology of plants. – Academic Press, London.
- HEGRE, A. (1998): Finsåsmarka i Snåsa, Nord-Trøndelag har årvisst blomstring av huldreblom *Epipogium aphyllum*. The Finsås area in Snåsa, Nord-Trøndelag has an annual occurrence of flowering *Epipogium aphyllum*. – *Blyttia* **56**(4): 205–207.
- HUTCHINGS, M. J. (1987a): The population biology of the early spider orchid; *Ophrys sphegodes* Mill. I. A demographic study from 1975 to 1984. – *Journal of Ecology* **75**: 711–727.
- HUTCHINGS, M. J. (1987b): The population biology of the early spider orchid; *Ophrys sphegodes* Mill. II. Temporal pattern in a behaviour. – *Journal of Ecology* **75**: 729–742.
- HUTCHINGS, M. J. (1989): Population biology and conservation of *Ophrys sphegodes*. – In: PRITCHARD, H. W. (eds.): Modern methods in Orchid Conservation. The Role of Physiology, Ecology and Management. – Cambridge University Press, Cambridge. pp.:101–115.
- HUTCHINGS, M. J. (1991): Monitoring plant populations: census as an aid to conservation. – In: GOLDSMITH, F. B. (ed.): Monitoring for Conservation and Ecology. Conservation Biology Series 3. – Chapman – Hall, London. pp.: 61–76.
- INGHE, O. – TAMM, C. O. (1988): Survival and flowering of perennial herbs. V. Patterns of flowering. – *Oikos* **51**: 203–219.
- JACQUEMYN, H. – VANDEPITTE, K. – BRYN, R. – HONNAY, O. – ROLDÁN-RUIZ, I. (2007): Fitness variation and genetic diversity in small, remnant populations of the food deceptive orchid *Orchis purpurea*. – *Biol. Conserv.* **139**: 203–210.
- JANEČKOVÁ, P. – KINDLMANN, P. (2002): Key factors affecting shoot growth and flowering performance of *Dactylorhiza fuchsii*. In: KINDLMANN, P. – WILLEMS, J. –, WHIGHAM, D. F. (eds.): Trends and fluctuations and underlying mechanisms in terrestrial orchid populations. – Backhuys Publishers, Leiden. pp. 99–113.
- JERSÁKOVÁ, J. – KINDLMANN, P. – STRÍTESKY, M. (2002): Population dynamics of *Orchis morio* in the Czech Republic under human influence. In: KINDLMANN, P. – WILLEMS, J. H. – WHIGHAM, D. F. (eds.): Trends and fluctuations and underlying mechanisms in terrestrial orchid populations. – Backhuys Publisher, Leiden. pp.: 40–49.
- JONES, P. S. (1998): Aspects of the population biology of *Liparis loeselii* (L.) Rich. var. *ovata* Ridd. ex Godfrey (Orchidaceae) in the dune slacks of South Wales, UK. – *Botanical journal of Linnean Society* **126**: 123–139.
- KALAPOS T. (1998): A magyarföldi husáng (*Ferula sadleriana* LEDEB.) Pili-tetői populációjának dinamikája. – In: CSONTOS P. (szerk.): Szikla-gyepék szünbotanikai kutatása. – Scientia Kiadó, Budapest. pp. 41–54.
- KÉRY, M. – GREGG, K. B. (2004): Demographic analysis of dormancy and survival in the terrestrial orchid *Cypripedium reginae*. – *Journal of Ecology* **92**: 686–695.
- KNUDSON, L. (1922): Nonsymbiotic germination of orchids seeds. – *Bot. Gaz.* **73**: 1–25.
- KOZELLA, I. (1990): Ecological characteristics of the populations *Dactylorhiza majalis* (Reich.) Hunt et Summerhayes and its habitat conditions in Kizuchow Locality. – *Acta Universitatis Wratislaviensis, Prace Botaniczne* **1055**: 57–69. (lengyel nyelven)
- KULL, T. (1995): Genet and ramet dynamics of *Cypripedium calceolus* in different habitats. – *Abstracta Botanica* **19**: 95–104.
- KULL, T. (1997): Population dynamics in *Cypripedium calceolus*. – *Dissertationes Biologicae Universitatis Tartuensis* **24**. Tartu University Press, Tartu.
- KULL, T. (1999): *Cypripedium calceolus* L. Biological Flora of the British Isles No. 208. – *Journal of Ecology* **87**: 913–924.
- KULL, T. (2002): Population Dynamics of North Temperate Orchids. – In: KULL, T. – ARDITTI, J. (eds.): Orchid Biology: Reviews and Perspectives, VIII. pp.: 139–165.
- KULL, T. – TUULIK, T. (1994): Orchid studies on permanent plots. In: KULL, T. (ed.): Orchid ecology and protection in Estonia. – ELF, Tartu. pp.: 35–42.
- KÜNKELE, S. – BAUMANN, H. (1998): Orchidaceae. In: SEBALD, O. – S. SEYBOLD – G. PHILIPPI – A. WÖRZ (eds.): Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs. Bd. 8. – Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart. pp.: 286–462.
- LANG, D. (1980): Orchids of Britain. A field Guide. – Oxford University Press, Oxford. 213 pp.
- LANG, D. (2004): A guide to the identification and ecology of the wild orchids of Britain and Ireland. – WildGuides Ltd. Hampshire.
- LEESON, E. – HAYNES, C. – WELLS, T.C.E. (1991): Studies of the phenology and dry matter allocation of *Dactylorhiza fuchsii*. In: WELLS, T.C.E. – WILLEMS, J. H. (eds.): Population ecology of terrestrial orchids. – SPB Academic Publishing bv., Hague, Netherlands.
- LESICA, P. (1999): Effects of fire on the demography of the endangered, geophytic herb *Silene spaldingii* (Caryophyllaceae). – *American Journal of Botany* **86**: 996–1002.
- LIGHT, M. H. S. – MACCONAILL, M. (1991): Patterns of appearance in *Epipactis helleborine* (L.) Crantz. In: WELLS, T.C.E. – WILLEMS, J.H. (eds.): Population ecology of terrestrial orchids. – SPB Academic Publishing bv. Hague, Netherlands.
- LIGHT, M. H. S. – MACCONAILL, M. (2006): Appearance and disappearance of a weedy orchid, *Epipactis helleborine*. – *Folia Geobotanica* **41**: 77–93.

- LITZELMANN, E. (1935): Die Lebensgeschichte unsere Moderorchideen. – Aus der Heimat **48**(5): 129–148.
- LUKS, J. A. (1970): On natural vegetative reproduction of some terrestrial orchids with root tubers. – Trudi Nikitskogo Bot. Sada **43**: 72–78. (orosz nyelven)
- MARREN, P. (1999): Britain's Rare Flowers. – T – A D Poyser Natural History, London. 337 pp.
- MOEN, A. – ØIEN, D.-I. (2002): Ecology and survival of *Nigritella nigra*, a threatened orchid species ins Scandinavia. In: ØIEN, D.-I. (2002): Dynamics of plant communities and populations in boreal vegetation influenced by scything at Solendet, Central Norway. – NTNU, Trondheim.
- MOLNÁR (V.) A. (1994): Szaporodás- és virágzás-biológiai vizsgálatok hazai Orchidaceae-fajokon, 1991–1993. – Diplomamunka. Kossuth Lajos Tudományegyetem Növényteni Tanszék, Debrecen. 42 pp.
- MOLNÁR E. – BOKROS SZ. (1996): Studies on the demography and life history of *Taraxacum serotinum* (Waldst. et Kit.) Poir. – Folia Geobot. Phytotax. **31**: 453–464.
- MONTGOMERY, J. D. (1990): Survivorship and predation changes in five populations of *Botrychium dissectum* in eastern Pennsylvania. – American Fern Journal **80**: 173–180.
- MRKVICKA A. Ch. (1990): Himantoglossum adriaticum H. Baumann. Wachstumzyklen, Innovation und Ökologie. – Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. **22**(3): 528–540.
- NEFEDOVA, O. N. (1985): Ontogenesis, seasonal development and means reproduction in *Platanthera chlorantha*. In: Biological and ecological peculiarities of plant introduction. – Kiev. (orosz nyelven)
- OBESO, J. R. (2002): The costs of reproduction in plants. – New Phytol. **155**: 321–348.
- OGURA-TSUJITA, Y. – YUKAWA, T. (2008): *Epipactis helleborine* shows strong mycorrhizal preference towards ectomycorrhizal fungi with contrasting geographic distributions in Japan. – Mycorrhiza **18**: 331–338.
- ØIEN, D.-I. – MOEN, A. (2002): Flowering and survival of *Dactylorhiza lapponica* and *Gymnadenia conopsea* in the Solendet Nature Reserve, Central Norway. In: ØIEN, D.-I. (2002): Dynamics of plant communities and populations in boreal vegetation influenced by scything at Solendet, Central Norway. – NTNU, Trondheim.
- QUANPHANIVANH N. – MERÉNYI ZS. – ORCZÁN Á. K. – BRÁTEK Z. – SZIGETI Z. – ILLYÉS Z. (2008): Could orchids indicate truffle habitats? Mycorrhizal association between orchids and truffles. – Acta Biologica Szegediensis **52**(1): 229–232.
- PEITZ, E. (1984): Ein alter Weinberg wird Orchideen-Schutzgebiet. – Die Orchidee **35**: 31–34.
- PFEIFER, M. (2004): Variation of life history characteristics, long-term population dynamics and genetic differentiation of *Himantoglossum hircinum* (Orchidaceae). Implications for conservation and general questions in plant ecology. – Dissertation. Universität Jena.
- PFEIFER, M. – WIEGAND, K. – HEINRICH, W. – JETSCHKE, G. (2006): Long-term demographic fluctuations in an orchid species driven by weather: implications for conservation planning. – Journal of Applied Ecology **43**: 313–324.
- POKHILKO, A. A. (1993): Family Orchidaceae. *Epipactis atrorubens*. In: Biological Flora of Murmansk Province. – Kolskii Najchnij Centr Rossiiskoj Akademii nauk, Apatij. pp.: 35–47. (orosz nyelven)
- POLGÁR S. (1937): Új talaj befűvesedésének érdekes esete. – Botanikai Közlemények **34**(1–2): 15–26.
- PRIMACK R. – STACY, E. (1998): Cost of reproduction in the pink lady's slipper orchid (*Cypripedium acaule*, Orchidaceae): an eleven-year experimental study of three population. – Amer. J. Bot. **85**: 1672–1679.
- PÚBAL, D. – MAUNOVÁ, R. (2007): Sklenobýl bezlistý (*Epipogium aphyllum*) po 60 letech opět na Boubíně. Ghost orchid (*Epipogium aphyllum*) rediscovered on the Boubín hill after 60 years. – Silva Gabreta **13**: 7–14.
- RABOTNOV, T.A. (1969): On coenopopulations of perennial herbaceous plants in natural coenoses. – Vegetatio **19**: 87–95.
- RASMUSSEN, H. N. (1995): Terrestrial orchids from seed to mycotrophic plant. – Cambridge University Press, Cambridge.
- RASMUSSEN, H. N. – WHIGHAM, D. F. (1993): Seed ecology of dust seeds in situ: a new study technique and its application in terrestrial orchids. – American Journal of Botany **80**: 1374–1378.
- REINECKE, F. (1993a): Wiedereinbürgerung von *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. in Schleswig-Holstein. 20 Monate von der Aussaat bis zur Blüte. – Die Orchidee **44**(4): 204–206.
- REINECKE, F. (1993b): Über die natürliche Ausbreitung der Orchideen und deren Unterstützung durch Ausbringung von Saat in potentielle Lebensräume. – Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid. **10** (2): 44–59.
- RYDLO, K. (1995): Long-term observation of the *Epipactis albensis* population ont he permanent plot int he Libický luh foodplain forest. – Muzeum a současnost, Roztoky, ser. natur. **9**: 81–98.
- SHEFFERSON, R. P – KULL, T. – TALI, K. (2005): Adult whole-plant dormancy induced by stress in long-lived orchids. – Ecology **86**(11): 3099–3104.
- SHEFFERSON, R.P. – PROPER, J. – BEISSINGER, S.R. – SIMMS, E.L. (2003): Life history trade-offs in a rare orchid: the costs of flowering, dormancy, and sprouting. – Ecology **84**: 1199–1206.

- SELOSSE, M. A. – FACCIO, A. – SCAPPATICCI, G. – BONFANTE, P. (2004): Chlorophyllous and achlorophyllous specimens of *Epipactis microphylla*, (Neottieae, Orchidaceae) are associated with ectomycorrhizal septomycetes, including truffles. – *Microbial Ecology* **47**(4): 416–426.
- SILWERTOWN, J. – FRANCO, M. – PISANTY, I. – MENDOZA, A. (1993): Comparative plant demography – relative importance of life-cycle components to the finite rate increase in woody and herbaceous perennials. – *J. Ecol.* **81**: 465–476.
- SNOW, A. A. – WHIGHAM, D. F. (1989): Cost of flower production in *Tipularia discolor* (Orchidaceae). – *Ecology* **70**: 1286–1283.
- SOBKÓ, V. G. (1980): Rízorestütő reprodukciója rövid-élő növények családjában. In: *Protection and cultivation of orchids*. – Tallinn. (orosz nyelven)
- SOBKÓ, V. G. (1989): Orchidei Ukraini. – Naukova Dumka, Kiev. 192 pp. (ukrán nyelven)
- SOBKÓ, V. G. – NEFEDOVA, O. N. (1983): *Epipactis palustris* (L.) Crantz in nature and in culture. In: *Protection and cultivation of orchids*. – Kiev. (ukrán nyelven)
- SÖYRINKI, N. (1985): Über jährliche Schwankung im Blühen von *Monotropa hypopitys* (Monotropaceae) und einiger Orchideen in Finnland. – *Ann. Bot. Fennici* **22**(3): 207–212.
- SÖYRINKI, N. (1987): Über die Periodizität im Blühen von *Epipogium aphyllum* (Orchidaceae). – *Mem. Soc. Fauna et Flora Fenn.* **63**(2): 63–72.
- SULYOK J. (2006): Boldogasszony papucs (Cypripedium calceolus). KvVM Természet-védelmi Hivatal Fajmegőrzési Tervek. – KvVM Természetvédelmi Hivatal, Budapest. 66 pp.
- SUMMERHAYES V. S. (1951): Wild Orchids of Britain. – Collins New Naturalist Series 19., London.
- TALI, K. – FOLEY, M. J. Y. – KULL, T. (2004): *Orchis ustulata* L. Biological flora of the British Isles No. 232. – *Journal of Ecology* **92**: 174–184.
- TALI, K. – KULL, T. (2001): Highly variable flowering time in *Orchis ustulata*: consequences for population dynamics. – *Nordic J. Bot.* **21**: 457–466.
- TAMM, C. O. (1972): Survival and flowering of some perennial herbs II. The behaviour of some orchids on permanent plots. – *Oikos* **23**: 23–28.
- TAMM, C. O. (1991): Behaviour of some Orchid populations in a changing environment. Observations on permanent plots, 1943–1990. – In: WELLS, T.C.E. – WILLEMS, J.H. (eds.): *Population ecology of terrestrial orchids*. – SPB Academic Publishing bv. Hague, Netherlands. pp.: 1–13.
- TATARENKO, I. V. (1996): The Orchids of Russia: life forms, biology, protection. – Argus, Moskva. (orosz nyelven)
- TATARENKO, I. V. (2008): Ontogenesis. In: VAKHRAMEEVA, M. G. – TATARENKO, I. V. – VARLYGINA, T. I. – TOROSYAN, G. K. – ZAGULSKII, M. N.: *Orchids of Russia and Adjacent Countries (within the borders of the former USSR)*. – A. R. G. Gantner Verlag K. G. pp.: 67–81.
- VAKHRAMEEVA, M. G. (2000): Genus *Dactylorhiza*. In: *Biological Flora of Moscow Province*. 14. – Moscow. pp.: 55–86. (Orosz nyelven)
- VAKHRAMEEVA, M. G. – DENISOVA, L. V. (1988): Some special features of biology and dynamics of abundance of two species in the genus *Platanthera* coenopopulations. – *Acta Universitatis Wratislaviensis No 1055 (Proceedings of the symposium on biology and ecology of European orchids, Wrocław)*. pp.: 111–117.
- VAKHRAMEEVA, M. G. – DENISOVA, L. V. (1990): Some problems of rare species studies in Moscow Province (on example of orchids). In: *Ecology and nature protection in Moscow and Moscow region*. – Moscow. pp.: 84–87. (orosz nyelven)
- VAKHRAMEEVA, M. G. – TATARENKO, I. V. (2001): Population biology of *Goodyera repens* (Orchidaceae). In: ELENEVSKIY, A. G. (ed.): *Proceedings of International Conference on Phytocoenology and Systematics of Higher Plants, devoted to 100 anniversary of A. A. Urvanov*. pp.: 40–41.
- VAKHRAMEEVA, M. G. – TATARENKO, I. V. – VARLYGINA, T. I. – TOROSYAN, G. K. – ZAGULSKII, M. N. (2008): *Orchids of Russia and Adjacent Countries (within the borders of the former USSR)*. – A. R. G. Gantner Verlag K. G. Ruggell, Liechtenstein. 690 pp.
- VAKHRAMEEVA, M. G. – VARLYGINA, T. I. – BATALOV, A. E. – TIMCHENKO, I. A. – BOGOMALOVA, T. I. (1997): Genus *Epipactis*. In: *Biological Flora of Moscow Province*. 13. – Moscow. pp.: 50–87. (Orosz nyelven)
- VAKHRAMEEVA, M. G. – ZAGULSKII, M. N. (1995): *Platanthera chlorantha*. In: *Biological flora of Moscow Province*. Vyp 11. pp.: 117–131. (orosz nyelven)
- VANHACKE, L. E. M. (1991): Population dynamics of *Dactylorhiza praetermissa* in relation to topography and inundation. In: WELLS, T.C.E. – WILLEMS, J.H. (eds.): *Population ecology of terrestrial orchids*. – SPB Academic Publishing bv. Hague, Netherlands. pp.: 15–32.
- WAITE, S. (1989): Predicting population trends in *Ophrys sphegodes* Mill. – In: PRITCHARD, H. W. (eds.): *Modern methods in Orchid Conservation. The Role of Physiology, Ecology and Management*. – Cambridge University Press, Cambridge. pp.: 117–126.
- WAITE, S. – FARRELL, L. (1998): Population biology of the rare military orchid (*Orchis militaris*) at a tan established site in Suffolk, England. – *Botanical Journal of the Linnean Society* **126**: 109–121.
- WAITE, S. – HUTCHINGS, M. J. (1991): The effects of different management regimes on the population

- dynamics of *Ophrys sphegodes*: analysis and description using matrix models. In: WELLS, T. C. E. – WILLEMS, J. (eds.): Population ecology of terrestrial orchids. – SPB Academic Publishing, The Hague. pp.: 161–175.
- WEBSTER, A. D. (1886): On the growth and fertilisation of *Cypripedium calceolus*. – Transactions of the Proceedings of the Botanical Society of Edinburgh **16**: 357–360.
- WELLS, T. C. E. (1967): Changes in a population of *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. at Knocking Hoe National Nature Reserve, Bedfordshire, 1962–1965. – Journal of Ecology **55**: 83–99.
- WELLS, T. C. E. (1981): Population ecology of terrestrial orchids. In: SYNGE, H. (ed.): The Biological Aspects of Rare Plant Conservation. – John Wiley & Sons Ltd., London. pp.: 281–295.
- WELLS, T. C. E. – COX, R. (1989): Predicting the probability of the bee orchid (*Ophrys apifera*) flowering or remaining vegetative from the size and number of leaves. – In: PRITCHARD, H. W. (ed.): Modern methods in orchid conservation. The role of physiology, ecology and management. – Cambridge University Press, Cambridge. pp.: 127–139.
- WELLS, T. C. E. – COX, R. (1991): Demographic and biological studies on *Ophrys apifera*: some results from a 10 year study. In: WELLS, T. C. E. – WILLEMS, J. (eds.): Population ecology of terrestrial orchids. – SPB Academic Publishing, The Hague. pp.: 47–61.
- WELLS, T. C. E. – KRETZ, R. (1987): Asymbiotische Anzucht von *Spiranthes spiralis* (L.) Cheval. vom Samen bis zur Blüte in fünf Jahren. – Die Orchidee **38**(5): 245–247.
- WELLS, T. C. E. – ROTHERY, P. – COX, R. – BAMFORD, S. (1998): Flowering dynamics of *Orchis morio* L. and *Herminium monorchis* (L.) R. Br., at two sites in eastern England. – Botanical Journal of Linnaean Society **126**(2): 39–48.
- WHIGHAM D.F. – O'NEIL, J. (1991): The dynamics of flowering and fruit production in two eastern North American terrestrial orchids, *Tipularia discolor* and *Liparis lilifolia*. In: WELLS, T. C. E. – WILLEMS, J. H. (eds.): Population ecology of terrestrial orchids. – SPB Academic Publ, The Hague. pp. 89–101.
- WHIGHAM, D. F. – O'NEILL, J. P. – RASMUSSEN, H. N. – CALDWELL, B. A. – MCCORMICK, M. K. (2006): Seed longevity in terrestrial orchids – Potential for persistent in situ seed banks. – Biological Conservation **129**: 24–30.
- WILLEMS, J. H. (1982): Establishment and development of a population of *Orchis simia* Lamk. in the Netherlands, 1972 to 1981. – New Phytologist **91**: 757–765.
- WILLEMS, J. H. (2002): A founder population of *Orchis simia* in The Netherlands: a 30-year struggle for survival. In: KINDLMANN, P. – WILLEMS, J.H. – WHIGHAM, D.F. (eds): Trends and fluctuations and underlying mechanisms in terrestrial orchid populations. – Backhuys Publishers, Leiden. pp. 23–32.
- WILLEMS, J. H. – BIK, L. (1991): Long-term dynamics in a population of *Orchis simia* in the Netherlands. – In: WELLS, T.C.E. – WILLEMS, J.H. (eds.): Population ecology of terrestrial orchids. – SPB Academic Publishing bv., Hague. pp.: 33–46.
- WILLEMS, J. H. – ELLERS, J. (1996): Plant performance and population characteristics of *Orchis simia* (Orchidaceae) in two extremes of its distribution area. – Flora **191**: 41–48.
- WILLEMS, J. H. – MELSER, C. (1998): Population dynamics and life-history of *Coeloglossum viride*. – Botanical Journal of the Linnaean Society **126**: 83–93.
- ZAGULSKII, M. M. – ZHUK, O. O. (1994): Ontogenesis and population structure in *Traunstei-nera globosa* (L.) Reichenb. (Orchidaceae) in western region of Ukraine. In: Studies of plant ontogenesis in Botanical Institutions of Europe and Asia. – Kiev–L'viv. pp.: 56–58. (ukrán nyelven)
- ZIEGENSPECK, H. (1936): Orchidaceae. – In: KIRCHNER, von O. – LOEW, E. – SCHRÖTER, C. (eds.): Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Spezielle Ökologie der Blütenpflanzen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Band 1. Abt. 4. – Verlagsbuchhandlung Eugen Ulmer, Stuttgart. 840 pp.

Az orchidea-típusú mikorrhiza

ILLYÉS Zoltán

A görög eredetű – és magyarul gombagyökeret jelentő – mikorrhiza szóösszetételt Abel Frank alkotta meg, németországi erdőkben folytatott vizsgálatai során (FRANK 1885). Két élőlénycsoport, a gombák és a növények között kialakult kapcsolatok közül elsősorban a mindkét fél számára előnyös kapcsolat (mutualizmus) során létrejövő struktúrák elnevezését értjük alatta, melyeknek elsődleges célja a tápanyagátadás. A két szervezet szoros együttélése (szimbiózisa) többféle megjelenési formában ismert.

Hogyha a gomba talajt behálózó fonalai (hifák) elérve a növény gyökerét behatolnak nemcsak a szövetek közé, hanem a gyökeret alkotó növényi sejtek sejtfallal határolt belsejébe is, akkor endomikorrhiza alakul ki (endo előtag jelentése: belül, bent). Viszont, hogyha a gombafonalak csak a növény szöveteit alkotó sejtek közötti járatokban és a növények gyökér felszínén kapcsolódnak a partner növény egyedeihez, de nem hatolnak be a sejtfalak által körülvett sejtekbe, akkor ektomikorrhizáról beszélünk (ekto előtag jelentése: kívül, kint). Ezek kombinációja pedig az ektendo-mikorrhiza-típust hozza létre.

A gomba növény kapcsolat legalább 400 millió évre nyúlik vissza az eddig talált legkorábbi mikorrhiza kövületek tanúsága szerint, és jelentős evolúciós szerepe lehetett a növények szárazföldre való lépésében (LEWIS 1987, HECKMAN *et al.* 2001). A gombák nagy hatékonysággal tárják fel a talaj ásványi anyag tartalmát és a vizet, aminek egy jelentős részét átadhatják növénypartnereiknek, segítve azok fejlődését a szárazföldön. Ebből a szoros együttélésből (szimbiózis) a gombapartner is profitál, ugyanis a növény a napfény segítségével a légköri széndioxidból cukrokat állít elő, és ennek egy részét „ellenszolgáltatásként” gombapartnerének adja. A legősibb mikorrhiza-típus az arbuszkuláris mikorrhiza (röviden AM, vagy VAM = vezikuláris-arbuszkuláris mikorrhiza), ami egy endomikorrhiza fajta, és egy ősi gombacsoport (Glomeromycota) és számos főleg lágyszárú növényfaj között kialakult általánosan elterjedt kapcsolat. A fás szárú növényeknél gyakoribb az ektomikorrhiza (ECM), mely az AM mikorrhizában résztvevő gombáktól eltérő taxonokat, és a résztvevő gombafajok szempontjából igen széles spektrumot mutató mikorrhiza-típus.

Az orchideák kialakulásának idején már a két korábban említett mikorrhiza-típus (AM és ECM) már jól működő rendszerként működött a növényvilágban. Az orchidea-típusú mikorrhiza viszont főleg lebontást végző, bazídiumos gombák csoportjaiból származó gombák és kizárólag orchideák között létrejött endomikorrhiza kapcsolat. Egyes elképzelések szerint ez az addigiaktól eltérő kapcsolat az orchideák fán lakó életformájával magyarázható. A trópusi fák ágain összegyűlő növényi avart ugyanis a bazídiumos gombák egyes csoportjai tudták hatékonyan bontani, így a talajban már létező gomba-növény kapcsolatoktól távol a fák ágain jött létre az új típusú mikorrhiza-kapcsolat, az orchidea-típusú mikorrhiza. Majd másodlagosan a talajra visszatérve a mai talajlakó orchideák megtartották a fák ágain kialakult kapcsolatrendszerüket. Ez az elmélet az orchideák elsődlegesen fán

lakó (epifita) kialakulását feltételezi, amit egyelőre cáfolni látszik a legősibb teljes orchideát őrző kövület, amiben egy talajlakó (terresztris) orchidea ismerhető fel, valamint az a tény is, hogy a ma élő legősibb bélyegeket őrző orchidea csoport (*Apostasioideae*) talajlakó fajokból áll és tipikus orchidea-típusú mikorrhiza jelenlétét mutatták ki csírázó egyedeikből (KRISTIANSEN *et al.* 2001). Az orchidea-gomba kapcsolat talajszinten történő kialakulásának elméletét erősíti az a felfedezés is, hogy egyre több olyan orchidea szimbionta gomba azonosítása történik meg, melyek fák ektomikorrhiza partnerei is egyben.

A gomba jelenléte az orchideák fejlődése során

Az orchideák magja igen apró (0,3–14 µg tömegű), porszerű. Az új egyedet létrehozó embrió fejletlen (differenciálatlan), és nincs körülötte a kezdeti fejlődéséhez szükséges tartalék tápanyag (BURGEFF 1936). A legtöbb faj esetében már a növényvilágban általánosan elterjedt kettős megtermékenyítés második fázisa sem történik meg, amikor a pollennel érkező két hímivarsejt közül a második a petesejt melletti ún. központi sejttel kellene, hogy egyesüljön, így kialakítva a táplálósövetet (endospermium). Mivel ekkor még a kis növény nem képes a fotoszintézisre és sziklevél formájában tápanyag sem áll a rendelkezésére, így nem tud fejlődésnek indulni külső segítség nélkül. A talajba kerülő mag vízfelvétele után az embrió csak néhány osztódáson tud átesni, kialakítva ezzel egy kezdetleges és differenciálatlan csíranövényt az úgynevezett protokormot. Ez a gömbszerű képlet sok esetben alig nagyobb a magnál, és kis nyúlványokat (rhizoidokat) növeszt környezetébe, majd a növekedése leáll. Fejlődése csak abban az esetben folytatódik, ha a megfelelő gomba rátalál. Arról még megoszlik a kutatók véleménye, hogy okoz-e különbséget a gomba behatolásának helye a kapcsolat további alakulásában. Különbség lehet ugyanis a kis szőrszerű nyúlványon (rhizoid), illetve a csíranövény felszínét borító egyéb sejteken keresztül történő behatolás helye és a bekövetkező szimbionta együttműködés vagy a növény elhalását eredményező parazita kapcsolat kialakulása között. Egyes esetekben a rhizoidokon keresztül történő gombakolonizáció nagyobb eséllyel vezet szimbiózisra, míg vannak orchidea fajok, ahol az embrió alsó részének kidudorodásán (szuszpenzor) keresztül történik a sikeres kolonizáció (WILLIAMSON – HADLEY 1970, PETERSON – CURRAH 1990). A legtöbb növénynél a szuszpenzor az embrió azon része, ami az őt körbevevő tápláló szövetbe türemkedik, és onnan továbbítja a tápanyagot a fejlődő hajtás felé. Ez a képlet bizonyos orchidea fajokban még megvan, de tápláló szövet híján csak a mag levegővel kitöltött üregébe türemkedik, de érdekes módon a gombával való kolonizáltság révén újra az embrió táplálásának funkciójában játszhat szerepet.

Az orchidea csíranövény szövetei közé behatoló gomba behatol a sejt belsejébe maga előtt tolja a növényi sejt plazmamembránját. A külső sejtfalon belülré került hifa többszörösen elágazik és feltekeredik, létrehozva az orchidea-típusú mikorrhiza jellegzetes képletét a pelotont. A gomba nem nyomást gyakorolva töri át a sejtfalat, hanem lokálisan lebontja (hidrolizálja) a sejtfal anyagát, és kissé elvékonyodva halad át rajta (PETERSON – CURRAH 1990). A külső sejtfalon belüli peloton nagy felületet biztosít a tápanyagok átadására. Ahogyan a gomba sejtről sejtre terjed a csíranövény

alsó (bazális) régiójának nagy részét kolonizálhatja. Egy sejten belül nem marad meg sokáig a gomba. Részletes vizsgálatok alapján a peloton életideje átlagosan egy nap (HADLEY – WILLIAMSON 1971). Miután a gomba hifái ellaposodnak az egész gombolyag egyre kisebb csomóvá zsugorodik és a növényi sejt sejtanyagokkal (kallóz, pektin, cellulóz) veszi körül (PETERSON – CURRAH 1990). Az egész folyamat alatt és után is élő és aktív növényi sejt később újra kolonizálható a gomba által a szomszédos sejtek felől (BURGEFF 1936). Ebből is kitűnik, hogy a gomba kolonizációja az orchidea gyökerekben egy térben és időben dinamikus folyamat.

A gomba által szállított tápanyagok segítségével a csíranövény igen gyors növekedéssel, fajtól függő idő alatt, zöld hajtást növeszt fotoszintetizáló levelekkel. A fotoszintézis megindulása után alapvető változás következik be az orchidea anyagcseréjében. Saját maga is elő tudja állítani az eddig gomba által szállított tápanyagokat, főleg cukrokat. Így a kifejlett, fotoszintetizáló egyedek már fakultatív kapcsolatba lépnek az eddig nélkülözhetetlen (obligát kapcsolat) függőségből. Bizonyos orchidea fajok azonban egész életükben megtartják gombapartnerüktől függő életvitelüket, ugyanis több orchidea faj elindult a fotoszintézis vesztés útján. Egyes fajok még zöldek, levelük is van, de a levelek már olyan kicsik, hogy abból fotoszintézissel önmagában nem tudnák fedezni a növekedésükhöz szükséges szénhidrát mennyiséget (például *Epipactis microphylla*). Más fajok már zöld színüket is elvesztették, min a *Limodorum abortivum*, bár a fotoszintézisük még működik, ha nem is tökéletesen. A *Neottia nidus-avis* pedig már egyáltalán nem fotoszintetizál, és minimális zöld színanyagot tartalmaz (PARÁDI *et al.* 2000), amit nem is érzékelünk, ugyanis elfedik az egyéb színanyagok (például karotinoidok), ezért látjuk barnás-sárgásnak.

A legtöbb fotoszintetizáló faj kifejlett példányából is kimutatták már szimbionta gomba jelenlétét, ami arra utal, hogy orchideák függése partner gombáiktól nem szűnik meg végleg a csírázást követően.

A fán lakó (epifita) orchidea fajok kifejlett korukban kevésbé függenek gombapartnerieiktől, mint a mérsékelt égövi és trópusi talajlakó rokonaik (RUINEN 1953, RICHARDSON *et al.* 1993). A mérsékelt égövön bekövetkező téli, nyugalmi periódus alatt az orchideák többsége elveszti gyökérzete nagy részét és tápanyagraktáraikba, gumóikba húzódnak vissza. Mivel a talajlakó orchideák többségére jellemző gumó részben vagy teljesen gombamentes, így ez azt is jelenti, hogy évről évre megszakadhat ezen orchidea fajok és szimbionta gombáik közötti kapcsolat (SMITH – READ 2008).

A talajlakó orchideák között a gumós fajok mellett a másik nagy csoport a gyöktörzset növesztők. A két nagy csoport több tulajdonságában eltér. Az élőhelyek tekintetében a gumósok inkább a gyepekhez, a gyöktörzses fajok inkább az erdei élőhelyekhez kötődnek. Mikorrhizáltságuk évszakos ritmusában is eltérés mutatkozik a két eltérő tápanyag raktározó szervvel rendelkező csoport között. A gumós *Dactylorhiza majalis* és a rizómás *Cephalanthera longifolia* vizsgálatakor a gumós faj magasabb átlagos mikorrhizáltsági szintet mutatott, ugyanakkor nagy szezonálisitást is, vagyis a virágzási periódusban magas, a nyugalmi periódus közeledtével viszont igen alacsony mikorrhiza jelenlét volt kimutatható a gyökereiből. Ezzel szemben a

gyöktörzsos madársisak gyökereiben elszórtan megfigyelhető alacsony szintű gombakolonizáltság volt kimutatható, ez viszont állandó szinten a virágzási periódustól függetlenül (LÁTR *et al.* 2008).

A gyökérben létrejövő mikorrhiza-kapcsolat folyamán a gomba hifái a gyökér kortex-nek (kéregnek) nevezett külső részében hozzák létre a pelotonokat, melyek ugyanolyan képletek, mint a csíranövények sejtjeiben. A gyökér belső, víz és tápanyagok szállítására szolgáló központi hengerébe nem tud behatolni a gomba. A növény gyökérsejtjeiben egyszerre több gombafaj is jelen lehet, sőt akár egyetlen sejtben is létrehozhat pelotont több gombafaj (WARCUP 1971).

Mutualista szimbiózis vagy parazitizmus?

A mutualista szimbiózisban részt vevő szervezetek kölcsönös előnyben részesülnek a köztük kialakult kapcsolat által, míg a parazita kapcsolatban csak az egyik fél részesül előnyökben, a másik fél legyengül, vagy akár el is pusztulhat. Bár a mikorrhiza, vagyis gombagyökér kifejezés általában csak a gomba és növényi gyökér morfológiai kapcsolatára utal, de funkcióját tekintve tápanyag transzporton alapuló mutualista szimbiózis speciális megjelenési formájának tekintjük. A mutualista szimbiózis és a parazitizmus között nagyon tűnik a különbség, de az orchidea-típusú mikorrhiza esetében mégsem olyan egyértelmű a két kapcsolattípus határa. Az orchideák gyökeréből kezdetben azonosított gombacsoportok szinte kizárólag a mezőgazdaságban már jól ismert növénypatogén *Rhizoctonia* gombák rokonsági köréből kerültek ki, melyek többek között paprika palántadőlést, burgonya csíra- és hajtásrothadást, valamint burgonyahimlőt okoznak. A kezdeti orchidea mikorrhiza-gomba izolálási módszerek nagy teret engedtek a nem mikorrhizaként gyökérben jelenlevő gombák kimutatásának, és így később több patogén törzsről kiderült, hogy bár jelen lehet orchidea gyökerében, de nem egyértelműen mikorrhiza partnerként (RASMUSSEN 1995). Azonban egyes esetekben a patogén gombatörzsek mégis képezhetnek orchidea mikorrhizát (CARLING *et al.* 1999, PERKINS – MCGEE 1995). A parazita hajlam a gomba részéről már a csíranövénnyel kialakuló kapcsolatban is jelentkezik. A fejlődésében leállt kezdetleges csíranövény talajban kialakuló gombakapcsolata sok esetben nem a továbbfejlődés irányába alakul, hanem a gomba kolonizációjával és a csíranövény elhalásával véget is ér. Mesterséges körülmények között megfigyelték, hogy bizonyos táptalaj komponensek felerősíthetik egyes gombatörzsek patogén hajlamát. A könnyen feldolgozható egyszerű cukrok szénforrásként való használatakor a potenciálisan szimbiontának számító gombatörzs parazitálhatja az orchidea csíranövényt, míg a komplex formában táptalajba juttatott cukor például cellulóz mikorrhiza kapcsolatot eredményezhet (SMITH 1966, HADLEY 1969). Az egyes gombatörzsek másként reagálnak a cukor forrás összetételére. Jó példa erre az a kísérlet, melyben természetes élőhelyén csíráztatott *Liparis loeselii* egyedeket laboratóriumi körülmények közé helyeztünk. Az élőhelyen az egyes csíranövényeket két különböző gomba kolonizálta. A mesterséges táptalaj burgonyakeményítőt és egyszerű cukrot, glükózt is tartalmazott. A csíranövények az egyik gombatörzsszel stabil szimbionta kapcsolatot alakítottak ki, míg a másik gombatörzs, a növények kezdeti gyors növekedését követően, elpusztította azokat.

Az orchideák, a gombák szöveteikben történő túlzott elszaporodásának megakadályozására, toxikus anyagokat, úgynevezett fitoalexineket termelnek (pl. *orcinol*, *hircinol*, *loroglossol*) (STOESSL – ARDITTI, 1984). Ezek az anyagok legnagyobb mennyiségben az orchideák gumóiban találhatók, így ezek védve vannak a gombák eluralkodásától. Ez az oka annak, hogy az orchidea-típusú mikorrhiza valóban szinte kizárólag a növény gyökereiben alakul ki, és az ugyancsak talajban lévő gumóban szinte soha. Az orcinolt az *Anacamptis morio* protokormjaiból is kimutatták, így lehetséges, hogy a növény-gomba kapcsolat kezdeti fázisaiban is szerepet játszik (BEYRLE *et al.* 1995).

A gomba parazita-hajlamának bemutatása után érdekes lehet, hogy egyes kutatók éppen az orchideákat tartják gombapartnereik parazitáinak! Sokáig ugyanis a két szervezet közti tápanyag átadását vizsgáló kísérletekben csak a gombából a növény felé történő anyagátadást tudták kimutatni (ALEXANDER – HADLEY 1985, HADLEY – PURVES 1974). Sőt a növény gomba általi tápanyagokhoz jutását úgy gondolták, hogy a növényi sejtekbe benövő gombát a növény megemésztí. Ma már tudjuk, hogy a növényi sejtben található élő gombahifák szolgáltatják a tápanyagokat. Feltételezhetően pont ennek hatékonyságát növeli meg a gomba feltekeredése és elágazódása, mely révén kialakul a nagy felületű peloton. A peloton elhalásakor pedig úgy tűnik, hogy inkább a gomba élő szakaszai hasznosítják saját elhaló részeit, vagyis a gomba-növény kapcsolat aktív anyagátadás a két partner között, szemben a korábbi elhaló gombahifa elmélettel. A tápanyagtranszport egyirányúsága is megdőlt, ugyanis néhány esetben már sikerült kismértékű tápanyag mozgást kimutatni a növénytől a gomba felé is, de nagyságrendileg még mindig a gomba növénytáplálása a hangsúlyosabb (CAMERON *et al.* 2006). Az orchideák parazita jellege a nem fotoszintetizáló fajoknál vetődött fel elsőként, így például a *Neottia nidus-avis* esetében, ahol a fotoszintézis hiánya egyértelműen maga után vonja a külső szénforrás használatát. Ezeket az orchideákat korábban helytelenül szaprotróf, vagyis lebontó szervezeteknek tartották, de ma már tudjuk, hogy a gombáktól kapják a tápanyagaikat, így megfelelő elnevezésük a mikoheterotróf orchideák. Az említett orchideákkal kapcsolatban álló gombákról sorban derül ki, hogy maguk sem szaprotrófok, hanem fák ekto-mikorrhizái. Így ezek az orchideák igazából a fáktól szerzik tápanyagaikat, a gomba „csak” a szállítást végzi a két növény között (LEAKE 1994).

A gombából növénybe szállított tápanyagokat izotópos kísérlettel tudták azonosítani (SMITH 1967). A gombáknak szénforrásul ¹⁴C-es izotóppal jelölt cukrokat adtak, majd csíranövényekkel való kapcsolatra bírták őket. Egy idő után már a csíranövényekben is kimutatható volt az izotóp jelenléte, bizonyítva a szén átjutását a növény szöveteibe. Persze a gombával átszőtt növényi szövetek esetében az izotóp pontos helye nehezen lenne megállapítható, így külön-külön vizsgálták az egyes cukorformákat. Vannak ugyanis csak gombákra és csak növényekre jellemző cukrok. Amikor a szacharózban, mint csak a növényekre jellemző diszaharidban megjelent az izotóp, akkor vált bizonyítottá a tápanyag átadása. A gombából növénybe kerülő cukor valószínűleg a trehalóz. A cukrok mellett az orchideák nitrogén- és foszfor-ellátásában is nagy szerepe lehet a gombáknak (BURGEFF 1936, SMITH 1967,

CAMERON *et al.* 2006). A fotoszintetizáló orchidea fajok csírázását követő periódusban nagy anyagcsere változás következik be, amikor zöld leveleket növesztenek és elkezdenek fotoszintetizálni. Korai vizsgálatok (ALEXANDER – HADLEY 1985) a Kárpát-medencében is élő *Goodyera repens* esetében a fotoszintetizálás beindulásával párhuzamosan történő tápanyag átadás leállását mutatták ki a gombapartner felől. Újabb kutatások viszont igazolták a gomba táplálásának fennmaradását kifejtett avarvirág egyedek esetében (CAMERON *et al.* 2006). Sőt a mutualizmus bizonyítékeként kimutatható volt a növényből gomba felé történő tápanyagátadás is. A két kísérlet arra is jó példa, hogy a laboratóriumi körülmények mennyire befolyásolhatják az eredményt. A korábbi kísérlet megismétlésénél már a növény természetes környezetéhez jobban hasonlító kísérleti beállításokat alkalmaztak, ami megfordította a kísérlet kimenetelét.

Összességében elmondható, hogy az orchidea-típusú mikorrhizára nem jellemző a más mikorriza típusoknál megszokott hosszabb távon is mutualista kapcsolat. A szimbiózis egyértelműen kevésbé stabil, talán úgy írható le mint egy potenciális patogén támadás, melyet a növény védekező reakciókkal tart kordában (SMITH – READ 2008).

Az orchidea típusú mikorrhizában résztvevő gombacsoportok

Isolálás és azonosítás

A szimbiózis vizsgálatának egyik elengedhetetlen lépése a gombák izolálása, mellyel vizsgálhatóvá válnak laboratóriumi körülmények között is. Az izolálási módszerek közül a legkorábbi az ún. gyökérszegmens technika (BERNARD 1904). A gyökér felületét ebben az esetben alapos mosást követően sterilizálni kell, mert nemcsak a felületén, de a felszíni gyökér bőrszövet (rhizodermisz) és az alatta lévő sejtrétegekben is számtalan gomba és baktérium élhet pusztán gyökérlakóként (endofiton), de nem mikorrhizaként. Az így előkészített, majd feldarabolt kis gyökérdarabokat gombatáptalajra helyezik, ami ideális körülményt jelent sok gomba számára, így a szimbionta gombák bizonyos csoportjai is „kicsalogathatók” a gyökerekből. Ezzel a módszerrel azonban óvatosan kell bánni, mivel egyetlen sejtben többféle szimbionta is jelen lehet, de akár nem szimbionta szervezetek is előfordulhatnak a gyökér mélyebb, felületi sterilizálás által nem érintett területein, valamint a szimbionták hiperparazita gombái, sőt gombákkal szorosan együtt élő baktériumok is együtt nőhetnek az orchidea gombapartnerével. Biztosabb eredményt hozhat, ha a növény gyökerének sejtjeiből közvetlenül emeljük ki a szimbiózist kialakító gombaképletet, a pelotont. Így elkerülhető számos a kapcsolatban aktívan részt nem vevő gomba és baktérium zavaró jelenléte. Újabban egyre több kutatás fordul a csíranövényekből való gombaizolálás felé, ami nemcsak az orchidea-gomba szimbiózis legfontosabb, kezdeti szakaszának vizsgálatát teszi lehetővé, hanem természetvédelmi szempontból is előnyösebb, hiszen ezzel a módszerrel nem esik kár a természetes populáció kifejtett egyedeinek gyökérzetében. Az apró orchidea magok oly módon történő talajba helyezése, hogy a későbbiekben visszakereshetők legyenek, speciális körülményeket igényel. Talán az egyik legalkalmasabb módszer, hogy olyan

lyukátmérőjű hálóba (80–100 μm), helyezik ki a magokat, ahol az orchidea magjai már nem esnek ki, de a talajélet minél több résztvevője, így a gombák hifái is szabadon átszőhetnek a hálón keresztül a magokat. Ezzel gyakorlatilag csapdázni lehet egy adott élőhely potenciális orchidea szimbionta gombáit (RASMUSSEN – WHIGHAM 1993, ILLYÉS *et al.* 2007).

A gombák azonosítása nehéz feladat, mivel laboratóriumi körülmények között ritkán, vagy egyáltalán nem képeznek ivaros szaporító képleteket (bazídiumokat, aszkuszokat). A vegetatív hifa morfológiai bélyegei pedig korlátozott lehetőségeket jelentenek az egyes gombatörzsek azonosítására. Bár a hifatagok kapcsolódásainak (szeptum pórus szerkezet), a sejtmagok számának és más, csak szinte kizárólag elektronmikroszkóppal vizsgálható sejtfelépítésbeli bélyeg vizsgálatával többé-kevésbé azonosítani lehet a szimbionta gombák egy részét, de a pontos azonosításhoz szükséges a szaporító képlet. A mikroszkópos bélyegekre épülő határozás mellett egyre jobban elterjednek a molekuláris módszerek. Ezek közül is kiemelkedik a gomba DNS állományának vizsgálata (DEARNALEY 2007). Az örökítő anyagnak ugyanis minden egyes szervezetben egyedi a bázissorrendje. A megfelelő DNS szakasz kiválasztásával azonosíthatóvá válnak a fajok. A fajazonosításra leggyakrabban használt DNS szakasz a sejtek fehérje előállításáért felelős riboszómáinak RNS komponenseit kódoló része. A 600–1000 bázispár hosszúságú riboszómális ITS régió (Internal Transcribed Spacer) úgy tűnik, hogy a gombák esetében a fajok azonosításához jól alkalmazható (FROSLEV *et al.* 2007).

A szekvencia-analízis a már izolált gombatörzsek azonosításában is nagy előrelépést jelentett, de a módszer segítségével sikerült korábban nem ismert gombapartnereket is azonosítani. Kiderült ugyanis, hogy sok szimbionta gomba nem izolálható a klasszikus módszerekkel, ugyanis nem képesek a korábban általánosan használt gomba táptalajokon nőni, vagyis nem csalhatók ki a gyökerekből, vagy az orchidea csíranövényekből. Ezekben az esetekben nem áll rendelkezésre tiszta gomba tenyészet, hanem csak az orchidea szövetében vizsgálható a gomba. A DNS alapú módszerek kiválóan alkalmazhatóak ezekben az esetekben is, ugyanis a mikorrhizált növényi szövetdarabból kivont DNS, bár tartalmazza mind a növényi, mind a gomba DNS-t, mégis ezek külön-külön vizsgálhatók maradnak. A módszerrel sikerült nem csak az orchideákból korábban nem kimutatható, de a tudomány számára is ismeretlen gomba család képviselőit azonosítani a *Nervilia nipponica* nevű orchidea gyökereiből (NOMURA *et al.* 2013).

Hazai orchideáink szimbionta gombacsoportjai

Rhizoctonia

A fotoszintetizáló orchideák nagy részében egy korábban egységesnek tartott gombacsoport uralkodó szerepe mutatható ki. A *Rhizoctonia* forma-nemzetség ivaros szaporító képletek nélküli (anamorf), csak gombahifa alaktani bélyegeire épülő csoport. Közös jellegzetességei, hogy fiatal hifáik áttetszőek és oldalágaik hegyesszögben erednek, míg az idősödő hifák megbarnulnak, és elágazásaik szöge megnő. A hifák módosulásai, melyeknek nagyrészt az ivaros folyamatokon alapuló

spóráképzést kiváltó, szaporodást segítő funkciójuk van, többfélék lehetnek. A hifák szétdarabolódásából, ún. klamidospórák, osztódásuk, elágazódásuk és aggregálódásukból pedig kicsiny hifaszövedékek, ún. mikroszkleróciumok jönnek létre. A gombacsoport egyes törzseinél sikerült ivaros folyamatokat indukálni (teleomorf gombák), melynek eredményeképpen kiderült, hogy a korábban egységesnek tűnő *Rhizoctonia* forma-nemzetség legalább három, rendszertanilag egymástól távol álló gombacsoportot foglal magába (WARCUP – TALBOT 1967, 1971, 1980). Ezt a felismerést később a DNS alapú vizsgálatok is alátámasztották (ANDERSEN 1996, MA *et al.* 2003). Az egyik nagy csoport a Ceratobasidiaceae gomba család két közel rokon nemzetsége a *Ceratobasidium* és a *Thanatephorus*. Ebbe a bazídiumos gombákhoz sorolt csoportba tartoznak a már említett növénypatogén gombatörzsek is. A másik két, ugyancsak bazídiumos „*Rhizoctonia*” csoport a Tulasnellaceae család *Tulasnella* nemzetsége és a Sebacinaceae család *Sebacina* nemzetsége. A rendszertanilag elég távoli gombacsoportok közül az utolsó kettő nem egy egységes, kiforrott társaság. A *Sebacina* nemzetség fajainak határai, rokonsági szintjei még nem tisztázottak. Lebontó életmódú fajaik mellett vannak képviselőik, amelyek mikorrhiza kapcsolatban élnek az orchideákon kívül már növényekkel, például fákkal is együtt élhetnek ektomikorrhiza-kapcsolatban (SELOSSE *et al.* 2002). Sőt *Tulasnella* fajt olyan nyír ektomikorrhizaként is kimutattak már, amely egy nem fotoszintetizáló májmoha (*Chrytotallus mirabilis*) mikorrhizája is egyben, vagyis összekapcsol egy fotoszintetizáló és egy nem fotoszintetizáló növényt, megteremtve köztük a tápanyagáramlás lehetőségét (BIDARTONDO *et al.* 2003). A *Tulasnella* gombanemzetség fajai a tágan értelmezett „*Rhizoctonia*” forma-nemzetségen kívül az ugyancsak anamorf *Epulorhiza* nemzetség fajaival is rokoníthatók. Az említett gombacsoportok mind olyan bazídiumos gombák, melyek a spóráképzésüket nem a nagygombákra jellemző termőtesteken hozzák létre, így csak ritkán kerülnek az ember szeme elé, nyálkás bevonatot képezve növények szárain (*Sebacina incrustans*), vagy gyenge elszíneződéseket okozva korhadó fák felszínén (pl. lila kéregrontógomba – *Tulasnella violea*).

A hazai orchidea fajok többségében kimutatható a *Rhizoctonia* forma-nemzetség valamely csoportja. A *Neottia nidus-avis* gyökereiben pedig kizárólag *Sebacina* rokonsági körbe tartozó gombákat mutattak eddig ki, melyek egyben a környező fák ektomikorrhizái is, segítve a fa által szintetizált cukrok eljutását a zöld lomblevelekkel nem rendelkező, és egyáltalán nem fotoszintetizáló orchideába. Érdekes kontraszt, hogy a részlegesen fotoszintetizáló *Epipogium aphyllum* és *Corallorhiza trifida* fajokból viszont még nem mutatták ki *Rhizoctonia* gombák jelenlétét, ahogyan az ugyancsak erdei fajokat magában foglaló *Cephalanthera*- nemzetség képviselőiből sem.

Egyéb bazídiumos gombacsoportok

A *Rhizoctonia* típusú gombákon kívül egyre több, az említett csoportba nem sorolható bazídiumos gombát mutatnak ki orchideák gyökereiből mikorrhiza partnerként. A tinórugomba-alkatúak (Boletales) rendből az egyik tinóru fajokat magába foglaló nemzetség (*Xerocomus*) képviselőit az *Epipogium aphyllum* gyökeréből mutatták ki (ROY *et al.* 2009).

A galambgomba-alkatúak (Russulales) rendjének több nemzetségében is előfordulnak orchidea szimbionta fajok. Az *Epipactis microphylla* többek között bűdös galambgombával (*Russula foetens*) (SELOSSE *et al.* 2004), a *Limodorum abortivum* pedig földtoló galambgombával (*Russula delica*) vagy keskenylemezű galambgombával (*R. chloroides*) élhet szimbiózisban (GIRLANDA *et al.* 2006). Az általában fák ektomikorrhizáiként élő galambgomba fajokat még a *Gymnadenia conopsea* gyökereiből is kimutatták már, de ebben az esetben az orchidea-szimbiózis még nem bizonyított (STARK *et al.* 2009). A *Limodorum abortivum* a galambgomba fajokon kívül azok föld alá bújó rokonaival is szimbiózisban élhet a Földközi-tenger térségében. Ezek a *Makowanites* és *Gymnomyces* nemzetségek fajai (GIRLANDA *et al.* 2006). Ugyancsak a galambgomba rokonsági körbe tartozó tejelőgombák közül eddig a szalmasárga tejelőgomba (*Lactarius scrobiculatus*) orchidea kapcsolatát mutatták ki az *Epipogium aphyllum*-mal (ROY *et al.* 2009).

A kéreggomba-alkatúak (Thelephorales) rendjének két nemzetségéből is írtak már le orchidea mikorrhizákat. A szemölcsösgomba (*Thelephora*) fajok általában az aljzaton hozzák létre sötét termőtesteiket és a hazai orchideák közül az *Epipogium aphyllum* (ROY *et al.* 2009) és a *Cephalanthera damasonium* (BIDARTONDO *et al.* 2004) fajokban már bizonyított a jelenlétük, de más orchidea fajokkal való rendszeres előfordulásai miatt várható a partnerlista bővülése. A rend egy másik nemzetsége a *Tomentella* fajokat foglalja magába, melyek hazai lombos erdeinkben gyakori ektomikorrhiza gombák, és több orchidea fajban is kimutatták már jelenlétüket, így az *Epipactis microphylla* (SELOSSE *et al.* 2004), a *Corallorhiza trifida* (ZIMMER *et al.* 2008), a *Gymnadenia conopsea* (STARK *et al.* 2009) valamint a *Cephalanthera damasonium* és *C. rubra* (BIDARTONDO *et al.* 2004) esetében. Talaj vagy korhadék felületét vékonyan beborító felületet ritkán alkothatnak, de látványos termőtestet szinte egyáltalán nem képeznek, így jelenlétük nehezen észrevehető.

A kalaposgombák (Agaricales) rendjének egyes csoportjait is megtalálták már orchideák gyökereiben, mint mikorrhiza-partnert. A rend föld feletti és a földalatti termőtesteket hozó nemzetségei is szimbionták lehetnek. Az *Epipogium aphyllum* fő mikorrhiza-partnereit úgy tűnik, hogy a susulyka nemzetség fajai alkotják, mint az *Inocybe fuscidula*, *I. dulcamara* és *I. terrigena* (ROY *et al.* 2009). De susulykák jelenlétét mutatták ki a *Epipactis atrorubens* és a *Cephalanthera damasonium* gyökeréből is (BIDARTONDO *et al.* 2004). Az utóbbi két orchidea nemzetség további fajaiban is várhatók susulyka fajok mikorrhizáinak további megfigyelése. A rokon pókhálógomba (*Cortinarius*) nemzetség képviselőit ugyancsak a fent említett két orchidea nemzetség egyes képviselőiből, az *Epipactis microphylla* (SELOSSE *et al.* 2004) és a *Cephalanthera damasonium* (BIDARTONDO *et al.* 2004) fajokból mutatták ki. A szintén barna lemezű, mérgező fakógomba nemzetség egyik fajtát (*Hebeloma velutipes*) a hazánkban előforduló orchideák közül még csak az *Epipogium aphyllum*-ból mutatták ki (ROY *et al.* 2009). A másodlagosan föld alá költözött bazídiumos „kalaposgombák” közül a hártáspöfetegek (*Hymenogaster*) nemzetsége a már többször említett két fotoszintetizáló orchidea fajt magában foglaló nemzetségek egyes fajaival lép szimbiózisra. Eddig a *Cephalanthera damasonium* (BIDARTONDO *et al.* 2004), és az

Epipactis microphylla gyökereiből mutatták ki a földalatti gombanemzetség képviselőit, többek között az *Hymenogasterolivaceus*-t és a *H. bulliardii*-t (SELOSSE *et al.* 2004).

Tömlősgombák

Az orchideák a már említett bazídiumos gombákon (Basidiomycota) kívül a korábbi feltevésekkel ellentétben a tömlősgombákkal (Ascomycota) is kialakíthatnak mikorrhiza-kapcsolatot. Egyre több vizsgálat során mutatják ki főleg erdei orchideafajok gyökereiből az ismertebb, látványosabb és kevésbé látványos tömlősgombafajokat, melyek szinte kizárólag fák ektomikorrhizái, és feltehetően tápanyag transzport funkcióját töltik be a fák és az orchideák között. A csészegombák (Pezizales) rendjén belül eddig két nemzetség fajait mutatták ki orchideák biztos mikorrhiza partnereiként. A termőtestét tekintve alig észrevehető, maximum néhány milliméteres csészécskét növesztő *Wilcoxina* nemzetség összesen eddig leírt két faja jelentős ektomikorrhizaképző, vagyis fákkal való kapcsolatuk ismert. Ugyanakkor már három nőszőfü fajból: *Epipactis atrorubens* és *E. helleborine* (BIDARTONDO *et al.* 2004), valamint *E. microphylla* (SELOSSE *et al.* 2004), illetve a *Gymnadenia conopsea*-ból is kimutatták, bár utóbbiban nem bizonyított a mikorrhiza-kapcsolat (STARK *et al.* 2009). A valódi szarvasgombák (*Tuber*) nemzetsége földalatti termőtesteket képez, melyek közül néhány értékes és ízletes, ugyanakkor többségük az előző nemzetséghez hasonlóan kisméretű, jelentéktelen méretű. A nőszőfüvek több fájában is képezhetnek mikorrhiza-képleteket: *E. atrorubens* és *E. helleborine* (BIDARTONDO *et al.* 2004), *E. microphylla* (SELOSSE *et al.* 2004). Bár utóbbinak Franciaországban már kimutatták a nyári szarvasgombával (*T. aestivum*) alkotott mikorrhizáját, de hazánkból csak az igen kemény, és így étkezési célokra nem alkalmas üreges szarvasgomba (*T. excavatum*) kapcsolata bizonyított (OUANPHANIVANH *et al.* 2008). A magyarországi élőhelyeken a másik jelentős mikorrhiza képző szarvasgomba faj a kis fehér fajok közé sorolható foltos szarvasgomba (*T. maculatum*), melyet az *Epipactis helleborine* és *Cephalanthera damasonium* gyökereiből azonosítottak (OUANPHANIVANH *et al.* 2008). Az említett gombafajok fákkal alkotott ektomikorrhizái sokkal több helyen mutathatók ki, mint ahol termőtesteik előkerülnek, és az említett orchidea fajok, ahogyan az már a többi gombacsoport bemutatásánál látszott, igen sok gombapartnerrel élhetnek együtt, így az orchideák szarvasgomba jelző szerepe elenyésző. További tömlős gomba csoportok is kimutathatók orchideák gyökereiből, de ezek rendszertani helyzete, vagy mikorrhiza alkotó tulajdonsága még kérdéses.

Egy eddig ismeretlen rendszertani hovatartozású gomba szekvenciáira sikerült ráakadni hazai *Anacamptis coriophora* (ILLYÉS *et al.* 2011) és németországi *Gymnadenia conopsea* (STARK *et al.* 2009) gyökerében. Az nrITS szekvenciák némi hasonlóságot mutatnak a sivatagitrifla (*Terfezia*) nemzetség fajainak szekvenciáival, így elképzelhető, hogy ezeknek a gombáknak a rokonai.

Az orchidea-típusú mikorrhiza specifitása

Az orchideák, ahogyan az az előbbi fejezetből kitűnik, igen sokféle gombával képesek kapcsolatba lépni, és szimbiózist kialakítani. Az egyes fajok szintjén azonban ez a sokszínűség sokszor nem lelhető fel. Olyan eset is előfordul, hogy az adott orchidea csak egyféle gombával alakít ki sikeres együttműködést. A mikorrhiza specifitásnak egy másik megjelenési formája, hogy az orchideákban általánosan elterjedt gombacsoportok helyett egy sajátos, csak az adott kosborfélére jellemző gombával alakul ki kapcsolat. Az egy növényfaj –egy gombafaj kapcsolatra kevés példa van az orchideák között. Az amerikai *Liparis liliifolia* esetében egyetlen *Tulasnella* nemzetséghez tartozó gomba fajt tudtak kimutatni az orchidea összes vizsgált populációjában és a növény minden fejlődési állapotában (MCCORMICK *et al.* 2004). Hazai kosborfajaink között több olyan is van, amiből az eddigi kutatások során még csak egy gombafaj került elő, melyek az esetek többségében nagy hasonlóságú DNS szekvenciájú, fajszerint még nem azonosított gombatörzsek. Ilyenek az *Ophrys* nemzetség egyes fajai (ILLYÉS *et al.* 2009), de feltehetően a további kutatások szélesíteni fogják a szimbióta gomba spektrumát e fajoknak. A *Liparis loeselii* hazai vizsgálatai világítanak rá egy specifitást érintő fontos szempontra: az élőhelyek gombák elterjedésére gyakorolt hatására. A hagymaburok gyökerében és csíranövényeiben ugyanis döntő többségében egyféle gomba került elő, ami az amerikai rokonához hasonlóan a fajspecifitás koncepcióját erősítené. Viszont a hazánkban nagyrészt úszólápokhoz, de mindenképpen állandó vízellátottságú, extrém vizes, lápi környezethez kötődő faj esetében felmerült a kérdés, hogy ezen az élőhelyen nem szűkül-e le az élőhely gombáinak igen kedvezőtlen, oxigénszegény élőhelyi adottságai miatt a potenciális gombapartnerek spektruma. Ilyen irányú vizsgálatok kimutatták, hogy azok az orchideák, melyek a *Liparis* élőhelyein is, de más élőhelyeken (terresztris lápok, kiszáradó élőhelyek) is előfordulnak (*Dactylorhiza incarnata*, *Anacamptis palustris*, *Epipactis palustris*), az eltérő élőhelyeken eltérő gombacsoportokkal lépnek kapcsolatra, míg a hagymaburokkal közös élőhelyeken ők is szinte kizárólag a hagymaburokból kimutatható gombával lépnek kapcsolatba. A vizsgálat kimutatta, hogy egyes gombák bizonyos élőhelyi adottságok mellett fordulnak csak elő, míg más gombacsoportok széles elterjedésűek. A *Liparis* esetében pedig a növény szűk élőhely-választása korlátozza a fajt az élőhely nyújtotta szinte egyfajos gombakínálatra (ILLYÉS *et al.* 2009). Ez azt is jelenti, hogy a természetes orchidea populációk vizsgálatakor számolni kell a vizsgált egyedek élőhelyi adottságaival, ami abban nyilvánul meg, hogy egy adott élőhelytípuson nem fordul elő minden potenciális gombapartner egy orchidea fajnak. Ezt az élőhelyi gomba spektrum csökkenést ökológiai specifitásnak nevezzük (MASUHARA – KATSUYA 1994).

A specifitás másik fajtája általában a nem fotoszintetizáló kosborféléknél mutatható ki és az orchideák többségétől eltérő gombacsoporttal áll kapcsolatban. Ezekben az esetekben nem feltétlen beszélhetünk egyetlen gombafajhoz való kötődéstől, sőt igen sokféle gomba viselkedhet partnerként, mint például az *Epipogium aphyllum* esetében, amiből egy vizsgálat során öt susulyka fajt, egy fakógomba fajt, egy tinórút, egy tejelógombát és egy szemölcsösgomba fajt

(*Thelephora*) mutattak ki (ROY *et al.* 2009), melyek között több olyan gomba is van, amit más orchideákból még nem jeleztek.

Úgy tűnik, hogy az erdei orchidea fajok a fák ektomikorrhizáinak partnerségét kihasználva, fáktól szerzik be tápanyagaik nagy részét. Ez a kapcsolat állandóbbnak is tűnik, mint a gumós fajok évről évre megszakadó és újra kialakuló gombakapcsolat-rendszere. Így ezek az orchideák a biztos tápanyagforrások birtokában elindultak a saját tápanyagtermelés, a fotoszintézis képességének elvesztése útján. Az *Epipactis* és a *Cephalanthera* nemzetségek még kezdeti stádiumában vannak a folyamatnak, és még csak redukált levelű fajokkal (*E. microphylla*), esetleg egy amúgy fotoszintetizáló faj klorofill-mentes egyedeivel találkozhatunk. De vannak olyan orchidea nemzetségek, melyek jóval előrébb tartanak a fotoszintézis elvesztésének folyamatában, így a *Limodorum*, a *Corallorhiza*, a *Neottia nidus-avis* és az *Epipogium aphyllum*. Ezek a fajok már szinte teljesen rá vannak utalva a külső táplálásra. Heterotróffá váltak, ami maga után vonja az igen erős kötődést, és specifikus kapcsolatokat az őt tápláló szervezetekkel, gombákkal és rajtuk keresztül a fákkal. Így ezekben a fajokban találjuk az orchideák között „legkülönlegesebb”, a többitől eltérő gombapartnereket.

Az orchideák különböző mértékben függenek gombapartnereiktől. Életciklusuk kezdetén nélkülözhetetlen bizonyos gombák jelenléte. Ez a kapcsolat a fotoszintetizáló fajoknál, a zöld levelek kialakulása után megváltozhat, de egyre több talajlakó fajnál mutatják ki, hogy a növény egész életében fontos szerepe marad a gombáknak. Ezért az orchideák védelme maga után vonja a velük szimbiózisban élő gombák védelmét is, ami a változatos és természetközeli élőhelyek megőrzése nélkül nem lehetséges. Az erdei orchidea fajok mikorrhiza gombáinak feltárása jól mutatja az élőlények egymásrautaltságát. Az erdőben, csak a változatos fafajú és korú faállományok biztosíthatják azt a változatos ektomikorrhiza-közösséget, ami elengedhetetlennek tűnik sok erdei orchidea számára.

Irodalom

- ALEXANDER, C. E. – HADLEY, G. (1985): Carbon movement between host and mycorrhizal endophyte during the development of the orchid *Goodyera repens* Br. – *New Phytologist* **101**: 657–665.
- ANDERSEN, T. F. (1996): A comparative taxonomic study of *Rhizoctonia* sensu lato employing morphological, ultrastructural and molecular methods. – *Mycol. Res.* **100**: 1117–1128.
- BERNARD, N. (1904): Recherches experimentales sur les orchidées. I–III. Methodes de culture; champignon endophyte; la germination des orchidées. – *Revue Generale de Botanique* **16**: 405–451.
- BEYRLER, H. F. – SMITH S. E. – PETERSON, R. L. – FRANCO, C. M. M. (1995): Colonization of *Orchis morio* protocorms by a mycorrhizal fungus: effects of nitrogen nutrition and glyphosate in modifying the responses. – *Can. J. Bot.* **73**: 1128–1140.
- BIDARTONDO, M. I. – BRUNS, T. D. – WEISS, M. – SERGIO, C. – READ, D. J. (2003): Specialised cheating of the ectomycorrhizal symbiosis by an epiparasitic liverwort. – *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences* **270**: 835 – 842.
- BIDARTONDO, M. I. – BURGHARDT, B. – GEBAUER, G. – BRUNS, T. D. – READ, D. J. (2004): Changing partners in the dark: isotopic and molecular evidence of ectomycorrhizal liaisons between forest orchids and trees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **271**: 1799–1806.
- BURGEFF, H. (1936): Samenkeimung der Orchideen. – Gustav Fischer, Jena.
- CAMERON, D. D. – LEAKE, J. R. – READ, D. J. (2006): Mutualistic mycorrhiza in orchids: evidence from plant–fungus carbon and nitrogen transfers in the green-leaved terrestrial orchid *Goodyera repens*. – *New Phytologist* **171**: 405–416.
- CARLING, D. E. – POPE, E. J. – BRAINARD, K. A. – CARTER, D. A. (1999): Characterization of mycorrhizal isolates of *Rhizoctonia solani* from an

- orchid including AG-12, a new anastomosis group. – *Phytopathology* **89**: 942–946.
- DEARNALEY, J. D. W. (2007): Further advances in orchid mycorrhizal research. – *Mycorrhiza* **17**: 475–486.
- FRANK, A. B. (1885): Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. – *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* **3**: 128–145.
- FROSLEV, T. G. – JEPPESEN, T. S. – LAESSOE, T. – KJOLLER, R. (2007): Molecular phylogenetics and delimitation of species in *Cortinarius* section Calochroi (Basidiomycota, Agaricales) in Europe. – *Mol. Phylogenet. Evol.* **44**: 217–227.
- GIRLANDA, M. – SELOSSE, M. A. – CAFASSO, D. – BRILLI, F. – DELFINE, S. – FABBIAN, R. – GHIGNONE, S. – PINELLI, P. – SEGRETO, R. – LORETO, F. – COZZOLINO, S. – PEROTTO, S. (2006): Inefficient photosynthesis in the Mediterranean orchid *Limodorum abortivum* is mirrored by specific association to ectomycorrhizal Russulaceae. – *Molecular Ecology* **15**: 491–504.
- HADLEY, G. (1969): Cellulose as a carbon source for orchid mycorrhiza. – *New Phytologist* **68**: 933–939.
- HADLEY, G. – PURVES, S. (1974): Movement of ¹⁴carbon from host to fungus in orchid mycorrhiza. – *New Phytologist* **73**: 475–482.
- HADLEY, G. – WILLIAMSON, B. (1971): Analysis of the post infection growth stimulus in orchid mycorrhiza. – *New Phytologist* **70**: 445–455.
- HECKMAN, D. S. – GEISER, D. M. – EIDELL, B. R. – STAUFFER, R. L. – KARDOS, N. L. – HEDGES, S. B. (2001): Molecular Evidence for the Early Colonization of Land by Fungi and Plants. – *Science* **293**(5532): 1129–1133.
- ILLYÉS Z. – HALÁSZ K. – RUDNÓY SZ. – OUANPHANIVANH N. – GARAY T. – BRATEK Z. (2009): Changes in the diversity of the mycorrhizal fungi of orchids as a function of the water supply of the habitat. – *Appl. Bot. Food Qual.* **83**: 28–36.
- ILLYÉS Z. – OUANPHANIVANH N. – RUDNÓY SZ. – ORCZÁN Á. K. – BRATEK Z. (2011): Identification of orchid mycorrhizal fungi in Hungary. – *Acta Biologica Hungarica* (in press)
- ILLYÉS Z. – TAKÁCS A. A. – TAKÁCS G. – KISS P. (2007): Szempontok a *Liparis loeselii* magyar-országi élőhelyeinek természetvédelmi szempontú kezeléséhez. – *Természetvédelmi Közlemények* **13**: 403–410.
- KRISTIANSEN, K. A. – RASMUSSEN, F. N. – RASMUSSEN, H. N. (2001): Seedlings of *Neuwiedia* (Orchidaceae subfamily Apostasioideae) have typical orchidaceous mycotrophic protocorms. – *Am. J. Bot.* **88**(5): 956–959.
- LÁTR, A. – ČURÍKOVÁ, M. – BALÁŽ, M. – JURČÁK, J. (2008): Mycorrhizas of *Cephalanthera longifolia* and *Dactylorhiza majalis*, two terrestrial orchids. *Ann. Bot. Fennici* **45**: 281–289.
- LEAKE, J. R. (1994): The biology of myco-heterotrophic ('saprophytic') plants. – *New Phytologist* **127**(2): 171–216.
- LEWIS, D. H. (1987): Evolutionary aspects of mutualistic associations between fungi and photosynthetic organisms. In RAYNER A. D. M. – BRASIER C. M. – MOORE D. (eds.): *Evolutionary biology of the fungi*. – Cambridge University Press, Cambridge. pp 161–178.
- MA, M. – TAN, T. K. – WONG, S. M. (2003): Identification and molecular phylogeny of *Epulorhiza* isolates from tropical orchids. – *Micol. Res.* **107**: 1041–1049.
- MASUHARA, G. – KATSUYA, K. (1994): In situ and in vitro specificity between *Rhizoctonia* spp. and *Spiranthes sinensis* (Persoon.) Ames. var. *amoena* (M. Beiberstein) Hara (Orchidaceae). – *New Phytologist* **127**: 711–718.
- MCCORMICK, M. K. – WHIGHAM, D. F. – O'NEILL, J. (2004): Mycorrhizal diversity in photosynthetic terrestrial orchids. – *New Phytologist* **163**: 425–438.
- NOMURA, N. – OGURA-TSUJITA, Y. – GALE, S. W. – MAEDA, A. – UMATA, H. – HOSAKA, K. – YUKAWA, T. (2013): The rare terrestrial orchid *Nervilia nipponica* consistently associates with a single group of novel mycobionts. – *Journal of Plant Research* **126**: 613–623.
- OUANPHANIVANH, N. – MERÉNYI, ZS. – ORCZÁN, Á. K. – BRATEK, Z. – SZIGETI, Z. – ILLYÉS, Z. (2008): Could orchids indicate truffle habitats? Mycorrhizal association between orchids and truffles. – *Acta Biologica Szegediensis* **52**(1): 229–232.
- PARÁDI I. – BRATEK Z. – BÓKA K. – ZIMÁNYI ZS. – SÁRVÁRI É. – BÖDDI B. – SZIGETI Z. – LÁNG F. (2000): Structural and functional studies on the photosynthetic apparatus of two partially autotrophic orchids. – *Plant Physiol. Biochem.* **38**(Suppl.): 118.
- PERKINS, A. J. – MCGEE, P. A. (1995): Distribution of the orchid mycorrhizal fungus *Rhizoctonia solani*, in relation to its host *Pterostylis acuminata*. – *Australian Journal of Botany* **43**: 565–575.
- PETERSON, R. L. – CURRAH, R. S. (1990): Synthesis of mycorrhizae between protocorms of *Goodyera repens* (Orchidaceae) and *Ceratobasidium cereale*. – *Can. J. Bot.* **68**: 1117–1125.
- RASMUSSEN, H. N. (1995): *Terrestrial orchids: From seed to mycotrophic plant*. – Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- RASMUSSEN, H. N. – WHIGHAM D. (1993): Seed ecology of dust seeds in situ: a new study technique and its application in terrestrial orchids. – *Am. J. Bot.* **80**: 1374–1378.
- RICHARDSON, K. A. – CURRAH, R. S. – HAMBLETON, S. (1993): Basidiomycetous endophytes from the roots

- of neotropical epiphytic Orchidaceae. – *Lindleyana* **8**: 127–137.
- ROY, M. – YAGAME, T. – YAMATO, M. – IWASE, K. – HEINZ, C. – FACCIO, A. – BONFANTE, P. – SELOSSE, M. A. (2009): Ectomycorrhizal *Inocybe* species associate with the mycoheterotrophic orchid *Epipogium aphyllum* but not with its asexual propagules. – *Annals of Botany* **104**: 595–610.
- RUINEN, J. (1953): Epiphytosis. A second review on epiphytism. – *Annals of Bogorensis* **1**: 101–157.
- SELOSSE, M. A. – BAUER, R. – MOYERSON, B. (2002): Basal hymenomycetes belonging to the Sebacinaceae are ectomycorrhizal on temperate deciduous trees. – *New Phytologist* **155**: 183–195.
- SELOSSE, M. A. – FACCIO, A. – SCAPPATICCI, G. – BONFANTE, P. (2004): Chlorophyllous and achlorophyllous specimens of *Epipactis microphylla*, (Neottieae, Orchidaceae) are associated with ectomycorrhizal septomycetes, including truffles. – *Microbial Ecology* **47**(4): 416–426.
- SMITH, S. E. (1966): Physiology and ecology of orchid mycorrhizal fungi with reference to seedling nutrition. – *New Phytologist* **65**: 488–499.
- SMITH, S. E. (1967): Carbohydrate translocation in orchid mycorrhizas. – *New Phytologist* **66**: 371–378.
- SMITH, S. E. – READ, D. J. (2008): *Mycorrhizal Symbiosis*. 3rd ed. – Academic Press, Elsevier. New York, London, Burlington, San Diego. 787 pp.
- STARK, C. – BABIK, W. – DURKA, W. (2009): Fungi from the roots of the common terrestrial orchid *Gymnadenia conopsea*. – *Mycological Research* **113**: 952–959.
- STOESSL, A. – ARDITTI, J. (1984): Orchid phytoalexins. In: ARDITTI, J. (ed.): *Orchid Biology. Reviews and Perspectives III*. – Cornell University Press, Ithaca, pp.: 151–175.
- WARCUP, J. H. (1971): Specificity of mycorrhizal association in some Australian terrestrial orchids. – *New Phytologist* **70**: 41–46.
- WARCUP, J. H. – TALBOT, P. H. B. (1967): Perfect states of Rhizoctonias associated with orchids. – *New Phytologist* **66**: 631–641.
- WARCUP, J. H. – TALBOT, P. H. B. (1971): Perfect states of Rhizoctonias associated with orchids. II. – *New Phytologist* **70**: 35–40.
- WARCUP, J. H. – TALBOT, P. H. B. (1980): Perfect states of Rhizoctonias associated with orchids. III. – *New Phytologist* **86**: 267–272.
- WILLIAMSON, B. – HADLEY, G. (1970): Penetration and infection of orchid protocorms by *Thanatephorus cucumis* and other *Rhizoctonia* isolates. – *Phytopathology* **60**: 1092–1096.
- ZIMMER, K. – MEYER, C. – GEBAUER, G. (2008): The ectomycorrhizal specialist orchid *Corallorhiza trifida* is a partial myco-heterotroph. – *New Phytologist* **178**(2): 395–400.

A magyarországi orchideák fenológiai viszonyai

MOLNÁR V. Attila

Linné óta tudjuk, hogy a növények fejlődése szakaszokra bontható és a szakaszok kezdetét egy szerv (mint levél, virág, termés) megjelenése (vagy elvesztése) jelzi (LINNÉ 1751). Ezek a szakaszok meghatározott sorrendben követik egymást, időzítésüket klimatikus tényezők határozzák meg és általában évről-évre ciklikusan ismétlődnek. Az életciklus során tapasztalható eltérő aktivitású szakaszok (a fenofázisok) és időzítésük tanulmányozására Charles François Antoine Morren (1807–1858) belga botanikus használta először 1853-ban a fenológia kifejezést (LIETH 1974, PUPPI 2007), amely azóta ennek a tudományterületnek az elfogadott elnevezése lett (*phaino* = megjelenés, felbukkanás; *logos* = tudomány). A fenofázisok elkülönítése külső jegyek alapján történik, összességük a növény vegetációs időszakát adja. Ugyanazon faj fenológiai ritmusa eltérő klimatikus adottságú területeken természetesen különböző. Míg az erdei papucskosbor (*Cypripedium calceolus*) hajtásai Közép-Európában rendszerint március-áprilisban kezdenek növekedni és május-júniusban virágoznak, addig a Távol-Keleten az elterjedési terület északi határán a hajtások júniusban jelennek meg és júliusban virágoznak (VOROBEVA – MOSKVICHEVA 1987). A kétlevelű sarkvirág (*Platanthera bifolia*) és a zöldike ujjaskosbor (*Dactylorhiza viridis*) esetében dokumentálták az eltérő fenológiai ritmust Hollandiában és Oroszországban (Murmanszk környékén) és kimutatták az összefüggést az időjárási tényezőkkel; a két faj vegetációs időszaka tavasztól őszig addig tartott, amíg a napi átlaghőmérséklet +5 °C-nál magasabb volt (BLINOVA *et al.* 2003).

A hazai orchideák csoportosítása fenológiai ritmusuk alapján

A kosborfélék fenológiai sajátosságainak evolúciós és taxonómiai jelentősége is van, de e tényezők ismerete fontos a veszélyeztetett termőhelyek természetvédelmi kezelésének időzítésében is. A hazai kosborfélék között jelentős fenológiai eltéréseket tapasztalhatók és az asszimiláló levélfelület megjelenésének ideje és időtartama alapján három nagyobb csoportba sorolhatók:

1.) Az örökzöld fajok közé mindössze egyetlen a térségünkben honos orchideafaj tartozik. A kúszó avarvirág (*Goodyera repens*) vegetatív hajtásai az egész év során folyamatosan fejlődnek és levelei egész évben zöldellnek.

2.) Az ősztől tavaszig fotoszintetizálók (télen zöldellők) csoportjába tartozó fajok vegetatív hajtásai ősszel jelennek meg és a zöld színű levelek áttelelnek és tavasszal még újabb leveleket is hozhat a tőlevélrózsa. A levelek aztán faji sajátságoktól, egyedfejlődési állapottól, valamint az adott év időjárásától függően eltérő ideig zöldellnek és általában a virágzás elejére-végére halnak el. Tehát ez esetben az asszimiláló vegetatív hajtás és a virágzó (reproduktív) hajtás megjelenése között általában több hónap különbség van. E fajok kivétel nélkül tőlevélrózsás növények, többségük szárazabb, napfényben bőven részesülő termőhelyeken él. Késő tavasszal

virágoznak, mint az agár sisakoskosbor (*Anacamptis morio*), a tarka pettyeskosbor (*Neotinea tridentata*), a bangófajok (*Ophrys* spp.) és a sömörös pettyeskosbor korai virágzású törzsalakja (*Neotinea ustulata* subsp. *ustulata*) vagy nyáron nyílnak, mint a sallangvirágok (*Himantoglossum* spp.) és a sömörös pettyeskosbor kései virágzású alfaja (*Neotinea ustulata* subsp. *aestivalis*). A nevének megfelelően őszi virágzású faj; az őszi füzértakercs (*Spiranthes spiralis*) esetében a virágzó hajtás és a levelek körülbelül egyidőben kezdenek növekedni, míg azonban a reprodukzív hajtás pár hét alatt magokat érlel, majd elhal, addig a levelek tavaszig zöldellnek.

10. ábra. Ősztől tavaszig asszimiláló kosborféle (*Himantoglossum adriaticum*) éves életciklusa

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
											

11. ábra. Tavasszal és nyáron asszimiláló orchidea (*Dactylorhiza majalis*) éves életciklusa

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
											

3.) A tavasztól nyárig (esetleg őszi) fotoszintetizáló (nyáron zöldellő) fajok között levélrózsás és szárleveles növények is akadnak, közös jellemzőjük hogy hajtásaik a tél elmúltával kezdenek növekedni és a vegetatív hajtást általában néhány héttel követi a reprodukzív (virágzó) hajtás megjelenése is. A kora tavasszal megjelenő fajok közül némelyek, mint a bíboros-, majom- és vitézkosbor (*Orchis purpurea*, *O. simia*, *O. militaris*), az ujjaskosborok (*Dactylorhiza* spp.), vagy a tojásdad békakonty (*Neottia ovata*) esetében a levelek nagyjából a virágzás vagy a termésérlelés idejére elszáradnak. A sarkvirágok (*Platanthera* spp.) és az erdei papucskosbor (*Cypripedium calceolus*) esetében viszont a levelek késő ősziig zöldellnek. A rizómás, erdei fajok, mint a madársisakok (*Cephalanthera* spp.) és a nőszőfüvek (*Epipactis* spp.) hajtásai a virágzást 1–2 hónappal

megelőzve április és július között jelennek meg és a legtöbb fajnál a levelek még a termésérlelést követően is zöldellnek.

A tavaszi megjelenés idejét a hőmérsékleten kívül – elsősorban a vizenyős termőhelyek és a lápok fajai, mint a mocsári sisakoskosbor (*Anacamptis palustris*), a hússzínű- és széleslevelű ujjaskosbor (*Dactylorhiza incarnata*, *D. majalis*), vagy a mocsári nőszőfű (*Epipactis palustris*) esetében – jelentősen befolyásolhatja az adott év csapadékmennyisége, e fajok hajtásai általában akkor indulnak növekedésnek, amikor a termőhelyükön a víz alól a talaj (tőzeg) kezd előbukkanni.

Másfelől valószínűnek tűnik, hogy az orchideák a talajban töltött, látszólagos nyugalmi periódusban is asszimilálnak, ugyanis a lappföldi ujjaskosbor (*Dactylorhiza lapponica*) esetében Norvégiában dokumentálták a gumó növekedését, télen, vastag hótakaró alatt is (ØIEN – PEDERSEN 2005), amiért nyilván a mikorrhiza-kapcsolat felelős.

Virágzásfenológia

A virágzás (*anthesis*) a virágos növények (*Anthophyta*) életciklusának az ivaros szaporodás szempontjából kitüntetett jelentőségű és feltűnő jelensége.

Különösen fontos a virágzás időzítése a megporzókat megtévesztő orchideafajok esetében. Egy, a megporzóknak ellenszolgáltatást nem nyújtó mexikói orchideafajnál (*Myrmecophila christinae*) kimutatták, hogy az előbb és később virágzó példányok reprodukciós sikere nagyobb, mint a virágzási csúcs idején virító példányoké (PARRA-TABLA – VARGAS 2004).

A bangók (*Ophrys* spp.) esetében is nagyon jelentős szerepe van a virágzás idejének. A rovarok több nagy csoportjában – így a hártvásszárnyúak körében is – jellemző, hogy a hímek előbb kelnek ki a bából, mint a nőstények (DARWIN 1871: 260., BULMER 1983, VERECKEN – PATINY 2005). A bangók szexuálisan megtévesztő virágai legnagyobb eséllyel megporzóik frissen kikelt, szűz hímjeit tudják „elcsábítani“, mert a pollinátorok gyorsan tanulnak és legfeljebb néhány alkalommal csaphatók be (PAULUS – GACK – MADDOCKS 1983, PAULUS – GACK 1990, AYASSE *et al.* 2000, PAULUS 2006). Ebből következik, hogy a legnagyobb szaporodási sikerre akkor számíthatnak, ha virágzásukat akkorra időzítik, amikor megporzóik hímjei már rajzanak, de a nőstények még nem jelentek meg.

A megporzókat más, a rovaroknak táplálékot (nektárt vagy virágport) kínáló növényeket, ún. mágnes fajokat utánozva megtévesztő orchideafajok általában előbb virágoznak, mint a nektártermelők, hogy „naív” megporzókat kihasználhassák és / vagy elkerüljék a pollinátorokért folytatott versengést a jutalmazó fajokkal (PELISSIER *et al.* 2010).

Az európai orchideák között is több olyan taxon van, amelyek legközelebbi rokonaiktól virágzási idejükben különülnek el, azaz fenológailag izolálódnak. Ilyen, csak a közelmúltban felismert önállóságú taxonok például a sörömsös pettyeskosbor (*Neotinea ustulata*) nyári virágzású alakja (subsp. *aestivalis*) (KÜMPEL – MRKVICKA 1990), a tornyos sisakoskosbor (*Anacamptis pyramidalis*) kései alakja (subsp. *serotina*) (PRESSER 2007) és a poszméhszövő későn virágzó rokonai (*O. tetraloniae*, *Ophrys elatior*) (TESCHNER 1987, PAULUS 1996).

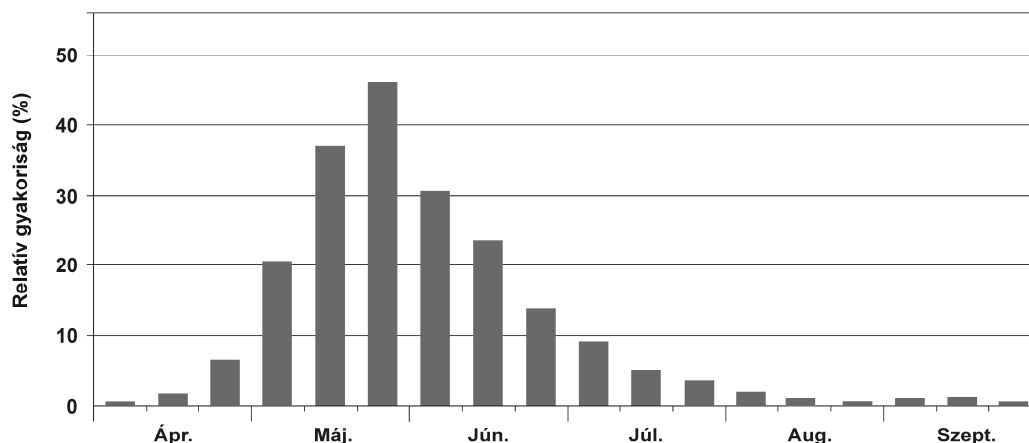
Annak, hogy a virágzási idő nem feltétlenül a növény élettani igényeihez, hanem a megporzó rovar fenológiai sajátosságaihoz idomul, szemléletes példáját adják a rovarmegporzású nőszőfüvek (*Epipactis* spp.). Ezek a fajok július-augusztusban nyílnak, a nyári szárazságban hajtásaik gyakran besülnek, virágaik lepetyognak és gyakran károsítják őket tömegesen levéltetvek. Az, hogy mégis ebben a számukra kedvezőtlen időszakban nyílnak, megporzóik, a társas darazsak életritmusához való alkalmazkodás következménye. A darázs-államokat az áttelelő királynő alapítja tavasszal és a családok nyár derekára érnek el olyan nagy egyedszámot, amely hatékony megporzóvá teszi őket.

Az európai kosborfélék – mint az egyik legrégebben és legbehatóbban tanulmányozott növénycsoport – körében megfigyelések sokasága áll rendelkezésre az egyes taxonok virágzási idejéről. Az egyes fajok virágzási idejét és időtartamát grafikus megjelenítésben tették közzé például Svájc (REINHARD ET. AL. 1991: 94–95.), Alsószászország (BIELERT 1994: 25.), Dél-Limburg (KREUTZ 1994: 31.), Morvaország (JATIOVÁ –ŠMITÁK. 1996: 21.), Ausztria (REDL 2003: 50–52.) valamint Nagy-Britannia és Írország (HARRAP – HARRAP 2009: 420.) esetében.

A magyarországi összefoglaló kézikönyvekben, határozókban az egyes fajok virágzási fenofázisát általában 2–3 hónap megnevezésével jelölik (JÁVORKA 1924–1925, SOÓ–KÁRPÁTI 1968, SOÓ 1973, MOLNÁR *et al.* 1995, SIMON 2000, KIRÁLY 2009). Adott lelőhelyen és adott évben a virágzás tényleges időtartama ennél lényegesen rövidebb, általában 3–4 hét. Magyarország csekély területi kiterjedése és tengerszint feletti magasságban is kevésbé jelentős különbségei miatt az egyes fajok virágzásának az országon belül, adott évben tapasztalható változásai összevethető mértékűek az adott lelőhelyen, a különböző évek között tapasztalható különbségekkel.

A Magyarországi Orchideák Herbárium Adatbázisában (MOLNÁR *et al.* 2012) szereplő rekordok közül csupán 15 esetben (0,2 %) nem lehetett a gyűjtött növény fenológiai állapotát megállapítani. A legtöbb példányt virágzó állapotban gyűjtötték, 6546 esetben (85,6 %) virágzásban, 279 esetben (3,6 %) elnyílóban. Emellett 468 termékes állapotú (6,1 %), 205 bimbós (2,7 %), 70 elnyílt (0,9 %) és 59 vegetatív állapotú (0,8 %) példány szerepel az adatbázisban. Mivel a faji szinten azonosított, pontosan datált és a megállapítható fenológiai állapotú példányok túlnyomó többsége virágzó állapotú, az adatbázis elsősorban az egyes taxonok virágzási fenofázisának számszerűsítését teszi lehetővé, mégpedig elég jelentős időtávlatban. Ehhez a napra pontosan datálható, virágzásban levő példányok adatait használtuk fel. A gyűjtések Juliánus-napjaiból taxononként számoltunk átlagot és szórást, valamint meghatároztuk a legkorábbi és legkésőbbi virágzási időpontot. A megfelelően sok gyűjtéssel reprezentált fajok esetében a Magyarország orchideáinak atlaszában (MOLNÁR 2011) utalunk a virágzás középnapijára és fenogramon ábrázoltuk a dekádonként gyűjtött virágzó példányok számát.

12. ábra. A Magyarországon virágzó állapotban gyűjtött orchideák példányainak dekádankénti relatív gyakorisága. Hazánkban az orchideák április elejétől október elejéig virágoznak, de a legnagyobb egyedszámban május elejétől június végéig nyílnak



Termésérés és magszórás

A legtöbb hazai orchidea esetében a termések és magok érése viszonylag gyors folyamat. Például a bangó (*Ophrys*), kosbor (*Orchis*), sisakoskosbor (*Anacamptis*), pettyeskosbor (*Neotinea*) fajok magjai a virágzás után (6–)8–10(–12) héttel érnek be. Néhány faj esetében azonban a termés felnyílása és a magszórás jóval később következik be. Az erdei papucskosbor (*Cypripedium calceolus*) termései például szeptember–októberben (16–20 héttel a megporzás után) nyílnak fel és szórnak magot (KULL 1999: 920.), a lápi hagymaburok (*Liparis loeselii*) termései pedig rendszerint csak a virágzást követő tél vége felé nyílnak fel. Ugyanakkor a legtöbb európai orchidea esetében az a gyakorlati tapasztalat, hogy termései akkor is beérnek, ha a virágzás után néhány héttel a még zöld hajtást lekasálják. Ez összefüggésben lehet azzal, hogy az orchideák éretlen magjai is csíráképesek, sőt laboratóriumi (*in vitro*) körülmények között számos faj esetében rövidebb idő alatt és nagyobb számban csíráznak az éretteknél (WITHNER 1955; LINDÉN 1980; ARTITTI *et al.* 1981, 1982a, 1982b; BALLARD 1987; MITCHELL, 1989; DEPAUW – REMPHREY, 1993; RASMUSSEN, 1995; LIGHT – MACCONAILL 1998). Az erdei papucskosbor (*Cypripedium calceolus*) esetében a megporzás után 40 nappal gyűjtött magvak csíráztak a legnagyobb arányban (WAGNER – HANSEL 1994). A kelet-ázsiai sarlós madársisak (*Cephalanthera falcata*) esetében a virágzás után 50 nappal szedett magvaknak kb. 5–7 %-a csírázott, a legnagyobb (mintegy 40 %-os) csírázási arányt a 70 napos magvak esetében tapasztalták, majd az arány gyorsan csökkent, és a 120 napos magok már nem is csíráztak (nyugalmi állapotba kerültek) (YAMAZAKI – MIYOSHI 2006).

A klímaváltozás és az orchideák

Az elmúlt évszázadban a Föld átlaghőmérséklete megközelítőleg 0,6 °C-ot emelkedett és további gyors növekedésre számíthatunk (HOUGHTON *et al.* 2001). Az éghajlatváltozásra természetesen reagálnak az élőlények is (ROOT *et al.* 2003). A hosszú távú fenológiai adatsorok a változó klíma megbízható indikátorainak tekinthetők. Az elmúlt két évtizedben számos tanulmány született, amelyek Európában (FITTER *et al.*, 1995; SPARKS – CAREY, 1995; SPARKS *et al.*, 2000; MENZEL *et al.*, 2001; AHAS *et al.*, 2002; FITTER – FITTER, 2002) és Észak-Amerikában (BRADLEY *et al.*, 1999; ABU-ASAB *et al.*, 2001) szemléltetik a globális felmelegedés növényekre gyakorolt hatásait. A herbáriumi eredetű fenológiai adatok felhasználhatóságát a klímaváltozás kutatásában éppen egy orchideafaj (*Ophrys sphegodes* azaz pókbangó) vizsgálata során validálták (ROBBIRT *et al.* 2011). A nyílási idő tavaszi átlaghőmérsékletet követő változása az 1848–1958 közötti herbáriumi adatsor és az 1975 és 2006 közötti terepi megfigyelések alapján azonos volt – bár a herbáriumi adatok nagyobb szórást mutattak. A tavaszi hőmérséklet 1 °C-os emelkedésének hatására a faj virágzása mintegy 6 nappal korábban kezdődik.

A hazai orchideák herbáriumi adatbázisának (MOLNÁR V. *et al.* 2012a) létrejötte lehetővé tette, hogy 39 orchideafaj klímaválaszt elemezzük (MOLNÁR V. *et al.* 2012b). Vizsgálatainkban filogenetikai kontrollt alkalmaztunk, vagyis ellenőriztük, hogy a kapott eredmények nem csupán a hasonló viselkedést mutató fajok rokonságából adódnak-e.

A meteorológiai adatok elemzése alapján a vizsgált időszakban a január és május közötti hőösszeg szignifikáns emelkedését tapasztaltuk. Az 1960 utáni időszakban ez az érték átlagosan 1,749 Celsius-fokkal magasabb, mint 1960 előtt. Az egyetlen évszak, amelyben a hőmérséklet szignifikánsan emelkedett, a tél volt, míg a havi átlaghőmérséklet csak februárban és márciusban emelkedett jelentősen.

A vizsgált 39 orchidea közül 31-nek (79 százaléknak) az átlagos virágzási dátuma előbbre tolódott, 9 esetben statisztikailag szignifikáns mértékben. A fennmaradó 8 faj átlagos virágzási dátuma viszont későbbre tolódott, igaz nem számottevő mértékben. Az összes taxon tekintetében az 1960 előtti időszak átlagos virágzási ideje 3,0 nappal korábbi, mint a legutóbbi 50 éves időszaké. Ugyanez az érték 7,7 nap a szignifikáns eltolódást mutató csoportoknál. A legjelentősebb mértékű klímaválaszt a majomkosbor (*Orchis simia*) mutatta, amely 1960 után átlagosan 13,9 nappal korábban virágzott, mint azt megelőzően.

A statisztikai elemzések alapján a megporzástípus, az élettartam és az átlagos virágzási idő van a legnagyobb befolyással a fenológiai válaszra, de – korábbi tanulmányoktól eltérően – a filogenetikai rokonságnak nincs jelentős hatása. A legfontosabb fenológiai változást a viszonylag korai virágzású, önmegporzó vagy megtévesztő megporzású és hosszú életű fajoknál találtuk.

Az önmegporzó fajok – amelyek függetlenek a megporzó rovaroktól – virágzási ideje tolódott előbbre a legnagyobb mértékben, míg a rovarmegporzó

kosborfélék klímaválaszának mértéke jelentős mértékben függ a megporzás módjától. A megporzó rovaroktól független önmegporzó fajok virágzási idejének változása tisztán az éghajlatváltozásra adott válaszként értékelhető. Ellenben a rovarmegporzású fajok közül a megtévesztők átlagos virágzási dátuma sokkal jelentősebb mértékben tolódott korábbra, mint a nektártermelőké. Utóbbiak feltehetőleg a megporzókkal való kiterjedt kapcsolatrendszer miatt kevésbé tudnak reagálni a klímaváltozásra.

A jelenség másik lehetséges magyarázata, hogy a megtévesztő fajok intenzíven versengenek a naiv megporzókéért, ezért ezek várhatóan nagyon érzékenyek a környezet változásaira, hogy képesek legyenek szinkronizálni a virágzást az első megporzók megjelenéséhez, azokban az években is, amikor nagyon korán tavaszodik. Ennek eredményeként e fajok könnyebben követhetik az éghajlatváltozást, mint a nektárral jutalmazók.

Az éghajlatváltozás nemcsak az orchideák fenológiai ritmusában idéz elő változásokat. Apró és szélel szállítódo magvaik révén az orchideák a könnyen terjedő fajok közé tartoznak. Európában az utóbbi évtizedekben több szubmediterrán és atlanti-mediterrán kosborféle elterjedési területe észak felé látszik eltolódni. A bakbúzü sallangvirág (*Himantoglossum hircinum*) populációinak száma és a népességek egyedszáma növekvőben van Angliában és Németországban (GOOD 1936, CAREY 1999, CAREY *et al.* 2002, HEINRICH – VOELCKEL 2003). A mediterrán Robert-sallangvirág (*Himantoglossum robertianum*) felbukkant Németországban (VÖGTLIN 2008), a Bertoloni-bangó (*Ophrys bertolonii*) pedig hazánkban (MOLNÁR V. *et al.* 2011). A majomkosbor (*Orchis simia*) újonnan telepedett meg Hollandiában (WILLEMS 1982, WILLEMS 1994). Utóbbi faj hazánkban nemrég még csak a Mecsekből és a Villány-hegységből volt ismert és Soó Rezső a jégkorszak előtti maradványfajnak tekintette. Mára előkerült a Balaton-felvidékről, a Sümeg-Tapolcai-hátról, és a Karancsról is.

Irodalom

- ABU-ASAB, M. S. – PETTERSON, P. M. – SHETLER, S. G. – ORLI, S. S. (2001): Earlier plant flowering in spring as a response to global warming in the Washington DC. area. – *Biodiversity and Conservation* **10**: 597–612.
- AHAS, R. – AASA, A. – MENZEL, A. – FEDOTOVA, V. G. – SCHEIFINGER, H. (2002): Changes in European spring phenology. – *International Journal of Climatology* **22**: 1727–1738.
- ARDITTI, J. – MICHAUD, J. D. – OLIVA, A. P. (1981): Seed germination of North American Orchids. I. Native California and related species of *Calypto*, *Epipactis*, *Goodyera*, *Piperia*, and *Platanthera*. – *Bot. Gaz.* **142**(4): 442–453.
- ARDITTI, J. – MICHAUD, J. D. – OLIVA, A. P. (1982a): Practical germination of North American and related orchids: *Epipactis atrorubens*, *E. gigantea* and *E. helleborine*. – *American Orchid Society Bulletin* **51**: 162–171.
- ARDITTI, J. – CLEMENTS, M. A. – FAST, G. – HADLEY, G. – NISHIMURA, G. – ERNST, R. (1982b). Orchid seed germination and seedling culture. A manual. In: ARDITTI, J. (ed.): *Orchid biology. Reviews and perspectives II*. Cornell University Press, Ithaca. pp.: 243–370.
- AYASSE, M. – SCHIESTL, F. P. – PAULUS, H. F. – LÖFSTEDT, C. – HANSSON, B. – IBARRA F. – FRANCKE, W. (2000): Evolution of reproductive strategies in the sexually deceptive orchid *Ophrys sphegodes*: How does flower-specific variation of odor signals influence fitness? – *Evolution* **54**(6): 1995–2006.
- BALLARD, W. W. (1987): Sterile propagation of *Cypripedium reginae* from seeds. – *American Orchid Society Bulletin* **56**: 935–946.
- BIELERT, H. G. (1994): Blühkalender. In: *Orchideen in Niedersachsen*. – AHO Niedersachsen e.V. p.: 25.
- BLINOVA, I. – WILLEMS, J. H. – VAN REENEN, J. (2003): Intraspecific variation in orchid populations

- in two different climatic areas in Europe, Murmansk Region and The Netherlands. I. Phenology. – J. Eur. Orch. **35**(1): 79–99.
- BRADLEY, N. L. – A. C. LEOPOLD, J. ROSS, and W. HUFFAKER. (1999): Phenological changes reflect climate change in Wisconsin. – Proceedings of the National Academy of Sciences USA **96**: 9701–9704.
- BULMER, M. G. (1983): The significance of protandry in social Hymenoptera. – The American Naturalist **121**(4): 540–551.
- CAREY P. D. (1999): Changes in the distribution and abundance of *Himantoglossum hircinum* (L.) Sprengel (Orchidaceae) over the last 100 years. – Watsonia **22**: 353–364.
- CAREY P. D. – FARRELL L. – STEWART N. F. (2002): The sudden increase in the abundance of *Himantoglossum hircinum* in England in the past decade and what has caused it. – In: KINDLMANN P. – WILLEMS J. H. – WHIGHAM D. F. (eds): Trends and fluctuations and underlying mechanisms in terrestrial orchid populations. – Backhuys Publisher, Leiden. pp.: 187–208.
- DARWIN, C. R. (1871): The descent of man, and selection in relation to sex. – John Murray, London.
- DEPAUW, M. A. – REMPHREY, W. R. (1993): In vitro germination of three *Cypripedium* species in relation to time of seed collection, media, and cold treatment. – Canadian Journal of Botany **71**: 879–885.
- FITTER, A. H. – FITTER, R. S. R. – HARRIS, I. T. B. – WILLIAMSON, M. H. (1995): Relationships between first flowering date and temperature in the flora of a locality in central England. – Functional Ecology **9**: 55–60.
- FITTER, A. H. – R. S. R. FITTER. (2002): Rapid changes in flowering time in British plants. – Science **296**: 1689–1691.
- GOOD, R. (1936): On the distribution of the Lizard Orchid (*Himantoglossum hircinum* Koch). – New Phytologist **35**: 142–170.
- HARRAP, A. – HARRAP, S. (2009): Orchids of Britain – Ireland. A Field and Site Guide. 2nd ed. – A – C Black Publishers Ltd. London. 480 pp.
- HEINRICH, W. – VOELCKEL, H. (2003): Mehr Individuen, mehr Fundorte – Ausbreitung der Bocks-Riemenzunge in Thüringen? – Journal Europäischer Orchideen **35**: 307–320.
- HOUGHTON, J. T. *et al.* (eds.) (2001): The Science of Climate Change. – Cambridge Univ. Press, New York.
- JATIOVÁ, M. – ŠMITÁK, J. (1996): Rozšíření a ochrana orchidejí na Moravě a ve Slezsku. Verbreitung und Schutz der Orchideen in Mähren und Schlesien. – Arca JiMfa, spol. s r. o., Třebíč.
- JÁVORKA S. (1924–1925): A magyar flóra. Magyarország virágos és edényes virágtalan növényeinek meghatározó kézikönyve I–II. – Studium, Budapest. cíi + 1307 pp.
- KIRÁLY G. (szerk., 2009): Új magyar fűvészkönyv. Magyarország hajtásos növényei. Határozókulcsok. – Aggteleki Nemzeti Park Igazgatóság, Jósvald.
- KREUTZ, C. A. J. (1994): Orchideen in Zuid-Limburg. – Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlands Natuurhistorische Vereniging. Ut-recht. 320 pp.
- KÜMPEL, H. – MRKVICKA, A. Ch. (1990): Untersuchungen zur Abtrennung der *Orchis ustulata* subsp. *aestivalis* (Kümpel) Kümpel – Mrkvicka. – Mitt. Bl. Arbeitskrs. Heim. Orchid. Baden-Württ. **22**(2): 306–324.
- LIETH, H. (ed., 1974): Phenology and seasonality modeling. – Ecological studies 8. Springer, 444 pp.
- LIGHT, M. H. S. – MACCONAILL, M. (1998): Factors affecting germinable seed yield in *Cypripedium calceolus* var. *pubescens* (Wild.) Correll and *Epipactis helleborine* (L.) Crantz (Orchidaceae). – Botanical Journal of the Linnean Society **126**: 3–26.
- LINDÉN, B. (1980): Aseptic germination of seeds of northern terrestrial orchids. – Ann. Bot. Fennici **17**(2): 174–182.
- LINNÉ, C. (1751): Philosophia Botanica. – Godofr. Kiesewetter, Stockholmiae.
- MENZEL, A. – ESTRELLA, N. – FABIAN, P. (2001): Spatial and temporal variability of the phenological seasons in Germany from 1951 to 1996. – Global Change Biology **7**: 657–666.
- MITCHELL, R. B. (1989): Growing hardy orchids from seeds at Kew. – The Plantsman **11**: 152–169.
- MOLNÁR V. A. (szerk., 2011): Magyarország orchideáinak atlasza. – Kossuth Kiadó, Budapest. 504 pp.
- MOLNÁR V. A. – MÁTÉ A. – SRAMKÓ G. (2011): An unexpected new record of the Mediterranean orchid, *Ophrys bertolonii* (Orchidaceae) in Central Europe. – Biologia **66**: 778–782.
- MOLNÁR V. A. – SÜLYÖK J. – VIDÉKI R. (1995): Vadon élő orchideák. A hazai növényvilág kincsei. – Kossuth Kiadó, Budapest. 160 pp.
- MOLNÁR V. A. – TAKÁCS A. – HORVÁTH O. – E. VOJTKÓ A. – KIRÁLY G. – SONKOLY J. – SRAMKÓ G. (2012a): Herbarium Database of Hungarian Orchids I. Methodology, dataset, historical aspects and taxa. – Biologia **67**: 79–86.
- MOLNÁR V., A., TÖKÖLYI J., VÉGVÁRI Zs., SRAMKÓ G., SÜLYÖK J., BARTA Z. (2012b): Pollination mode predicts phenological response to climate change in terrestrial orchids: a case study from central Europe. – Journal of Ecology **100**: 1141–1152.
- ØIEN, D.-I. – PEDERSEN, B. (2005): Seasonal pattern of dry matter allocation in *Dactylorhiza lapponica* (Orchidaceae) and the relation between tuber size and flowering. – Nordic Journal of Botany **23**: 441–451.
- PARRA-TABLA, V. – VARGAS, C. F. (2004): Phenology and phenotypic natural selection on the flowering time of a deceit-pollinated tropical orchid,

- Myrmecophila christinae*. – Annals of Botany **94**(2): 243–250.
- PAULUS, H. F. – GACK, C. – MADDOCKS, R. (1983): Beobachtungen und Experimente zum Pseudocopulationsverhalten an *Ophrys*. Das Lernverhalten von *Eucera barbiventris* an *Ophrys scolopax* in Südsanien. – Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal **36**: 73–79.
- PAULUS, H. F. – GACK, C. (1990): Pollinators as prepollinating isolation factors: evolution and speciation in *Ophrys* (Orchidaceae). – Israel Journal of Botany **39**: 43–79.
- PAULUS, H. F. (1996): Zur Bestäubungsbiologie und Artberechtigung von *Ophrys tetraloniae* Techner 1987 und *Ophrys elatior* Gumprecht ex H. F. Paulus spec. nov. (Orchidaceae). – Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid. **13**(2): 4–13.
- PAULUS, H. F. (2006): Deceived males – Pollination biology of the Mediterranean orchid genus *Ophrys* (Orchidaceae). – Journal Europäischer Orchideen **38**(2): 303–353.
- PELLISSIER, L. – VITTOZ, P. – INTERNICOLA, A. I. – GIRORD, L. D. B. (2010): Generalized food-deceptive orchid species flower earlier and occur at lower altitudes than rewarding ones. – Journal of Plant Ecology **3**: 243–250.
- PRESSER, H. (2007): Zur Kenntnis einiger Orchideen Italiens. – Jour. Eur. Orch. **39**(1): 79–104.
- PUPPI, G. (2007): Origin and development of phenology as a science. – Italian Journal of Agrometeorology **3**: 24–29.
- RASMUSSEN, H. N. (1995): Terrestrial orchids from seed to mycotrophic plant. – Cambridge University Press, New York.
- REDL, K. (2003): Wildwachsende Orchideen in Österreich – faszinierend und schützenswert. – 3. Auflage. Kurt Redl Eigenverlag.
- REINHARD H. – GÖLZ P. – PETER R. – WILDERMUTH H. (1991): Die Orchideen der Schweiz und angrenzender Gebiete. – Fotorotar, Egg. 348 pp.
- ROBBIRT, K. M. – DAVY, A. J. – HUTCHINGS, M. J. – ROBERTS, D. L. (2011): Validation of biological collections as a source of phenological data for use in climate change studies: a case study with the orchid *Ophrys sphegodes*. – Journal of Ecology **99**: 235–241.
- ROOT, T. L. – PRICE, J. T. – HALL, K. R. – SCHENEILDERS, S. H. – ROSENZWELG, C. – POUNDS, J. A. (2003): Fingerprints of global warming on wild animals and plants. – Nature **421**: 57–60.
- SIMON T. (2000): A magyarországi edényes flóra határozója. – Harasztok-virágos növények. – 4. átdolgozott kiadás, Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest.
- SOÓ R. – JÁVORKA S. (1951): A magyar növényvilág kézikönyve I–II. – Akadémiai Kiadó, Budapest. 1120 pp.
- SOÓ R. – KÁRPÁTI Z. (1968): Növényhatározó II. Harasztok – virágos növények. – Tankönyvkiadó, Budapest. 846 pp.
- SOÓ R. (1973): Orchidaceae. In: A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve V. Synopsis systematico-geobotanica Florae vegetationsque Hungariae V. – Akadémiai Kiadó, Budapest. pp.: 132–182.
- SPARKS, T. H. – JEFFREE, E. P. – JEFFREE, C. E. (2000): An examination of the relationship between flowering times and temperature at the national scale using long-term phenological records from the UK. – International Journal of Biometeorology **44**: 82–87.
- SPARKS, T. H. – CAREY, P. D. (1995): The responses of species to climate over two centuries: an analysis of the Marsham phenological record. 1736–1947. – Journal of Ecology **83**: 321–329.
- TESCHNER, W. (1987): *Ophrys tetraloniae* spec. nov. – eine spätblühende Verwandte der Hummel-Ragwurz in Istrien. – Die Orchidee **38**(5): 220–224.
- VEREecken, N. J. – PATINY, S. (2005): On the pollination of *Ophrys catalanica* O. Danesch – E. Danesch by pseudocopulating males of *Chalicodoma pyrenaica* (Lepeletier) (Hymenoptera, Megachilidae). – Naturalistes Belges **86**(Orchid. 18): 57–64.
- VÖGTLIN J. (2008): *Himantoglossum robertianum* (Loisel.) Delforge am Isteiner Klotz. – Ber. Bot. Arbeitsgem. Südwestdeutschland **5**: 128–130.
- VOROBJEVA, E. G. – MOSKVICHEVA, L. A. (1987): Materiali po biologii *Cypripedium calceolus* L. v Kandalshskom zapovednike. In: Redkie vidi rastenii v zapovednikah. – Nauka, Moszkva. pp: 137–145. (orosz nyelven)
- WAGNER, J. – HANSEL, A. (1994): In vitro seed germination of *Cypripedium calceolus* L. at various embryogenic stages. – Angewandte Botanik **68**: 5–9.
- WILLEMS J. H. (1982): Establishment and development of a population of *Orchis simia* Lam. in the Netherlands. – New Phytologist **91**: 757–765.
- WILLEMS J. H. (1994): Bottle-necks in establishment and survival of small populations of orchids in Western Europe. – In: BREDEROO P. – KAPTEYN DEN BOUMEESTER, D. W. (eds): Euroorchis 92, Proceedings of the International Symposium on European Orchids. – Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuur-historische Vereniging, Utrecht. pp. 72–82.
- WITHNER, C. L. (1955): Ovule culture and growth of *Vanilla* seedlings. – American Orchid Society Bulletin **51**: 380–392.
- YAMAZAKI, J. – MIYOSHI, K. (2006): In vitro asymbiotic germination of immature seed and formation of protocorm by *Cephalanthera falcata* (Orchidaceae). – Annals of Botany **98**(6): 1197–1206.

Az orchideák hibridjei

MOLNÁR V. Attila

A hajtásos növények között a hibridizáció viszonylag gyakori jelenség (GRANT 1981) és fontos szerepet játszik az evolúciójukban (EHRENDORFER 1980, GRANT 1994, WASER 2001, SOLTIS – SOLTIS 2009). Az első tudományos célú, tudatos növényi keresztezések a 18. században történtek. A hibridek tanulmányozásában jelentős állomást jelentettek Joseph Gottlieb Kölreuter kísérletei, amelyek során 1761-ben számos fontos következtetésre jutott (RIESEBERG – CARNEY 1998). Megállapította, hogy: 1.) a hibridek egy része továbbszaporodásra képtelen, 2.) a hibridek előállítása körülményes, képződésük valószínűsége a természetben csekély, 3.) az élőhely zavarása növeli a hibridek képződésének esélyét, 4.) a hibridek alaktanilag általában a szülők közötti köztes helyzetet foglalnak el, 5.) a hibridek továbbszaporodásával a szülőkre visszaütő formák jelennek meg. A hibridizációt számos tudós még a 19. században is a természet „tisztaságával” szemben álló, rendellenes jelenségnek tekintette (REICHENBACH 1820) vagy annak gyakoriságát és jelentőségét nem ismerte fel. Például átmeneti alakokat talált a kétlevelű és zöldes sarkvirág (*Platanthera bifolia*, *P. chlorantha*) között John Dalton Hooker, de ezeknek hibrid mivoltára csak Charles Darwin ökörfarkkóró-hibridekről szóló levele után ébredt rá (GODFERY 1927).

A kosborfélék körében különösen gyakran képződnek hibridek, ami a hibridizáció jelentőségére utalhat az orchideák fajképződési folyamataiban (STEBBINS 1959, ARNOLD 1997). Az vadon élő fajok számát messze meghaladja az eddig ismertté vált hibridek száma. A termesztett, trópusi eredetű orchideák javarészt hibrid eredetűek, a nemesítők régóta ismerik és használják a keverékalakok létrehozásának lehetőségét.

A hibridizáció esélye a fajok rokonsági fokának csökkenésével együtt egyre kisebb lesz, azaz minél távolabbi rokonságban áll egymással két faj, annál kisebb valószínűséggel képeznek hibrideket. Ebből következően a különböző fajok közötti (interspecifikus) hibridek jóval gyakoribbak, mint a nemzetségek közötti (intergenerikus) hibridek. Az a tény, hogy a fajok nem „olvadnak össze”, annak tudható be, hogy a hibridizációt izolációs mechanizmusok gátolják. Ezek alapvetően kétféleképpen lehetnek: a megtermékenyülést megelőzően vagy azt követően működő akadályok. Előbbieket képviselik például a különböző fajok eltérő ökológiai sajátosságai (mint például más jellegű termőhelyen fordulnak elő vagy más megporzó látogatja virágaikat) vagy fenológiai adottságai (azaz különböző időben virágoznak). Ha két faj egy időben és helyen együtt előfordul, még akkor sem biztos, hogy hibridizálódnak, ha az egyik pollenje rákerül a másik bibéjére. A virágpornak ilyenkor ugyanis tömlőt kell hajtania, hogy a hímivarsejtek elérjék a magkezdeményt. A virágportömlő azonban csak akkor indul fejlődésnek, ha a pollenszemcse és a bibe által kibocsátott kémiai jelek egymásnak kölcsönösen megfelelőek. Egyes orchideafajok között soha nem képződnek hibridek, annak ellenére, hogy a fajok rendszeresen előfordulnak együtt. Ez a helyzet például a korábban egyaránt az *Orchis* nemzetségbe sorolt, olasz kosbor (*Orchis italica*) és a pillangó sarkantyúskosbor (*Anacamptis papilionacea*) esetében.

Olaszországban virágzási idejük jelentős átfedést mutat és két rovarfajt is találtak, amely mindkét orchidea virágait megporozza. De a két faj virágainak a másik pollenjével való megporzása kimutatta, hogy az idegen pollentömlő képződését a bibe sejtjei teljesen megakadályozzák és ezáltal a megporzás utáni, de a megtermékenyülés előtti akadályt jelentenek a hibridek képződésében (PELLEGRINO *et al.* 2010). A jelenség az orchideák körében jóval elterjedtebb lehet.

Megtermékenyülés utáni akadályokat jelenthet a hibridek terméketlensége (sterilitása), amely háttérében többnyire genetikai tényezők állnak. E téren kevés konkrét adat áll rendelkezésre. F. Denis különböző *Ophrys*-hibridekkel 1920 körül folytatott kísérletei arra utalnak, hogy ezek közül több termékeny. Újabban F₁ hibridek egymás közötti keresztezése révén olyan bangóhibrideket is előállítottak amelyek 5 különböző faj génjeit hordozzák (BATEMAN *et al.* 2011). A füles- és a sápadt kosbor (*Orchis mascula*, *O. pallens*) kereszteződése révén időnként keletkező hibridek viszont nem tudnak tovább szaporodni, mert vagy a pollínium vagy annak nyele (caudicula) elcsökevényesedik. Hasonló a helyzet az erdei ujjaskosbor (*Dactylorhiza fuchsii*) és az illatos bibircsvirág (*Gymnadenia odoratissima*) hibridjei esetében: nem alakul ki pollen (REINHARD *et al.* 1991: 283.). Ugyanakkor fontos megjegyezni, hogy az állatokkal ellentétben a növényi hibridek fennmaradhatnak ivartalan szaporodás, apomixis és ivaros szaporodás útján is. Meglehetősen elterjedt jelenség, a hibrid genetikai állomány többszöröződésével járó, allopolyploidia. Jelentősége, hogy a sokszor eltérő kromoszóma-számú szülők hibridjében a hibrid genom megkétszereződésével ivaros szaporodni képes utód jön létre. Ez az eltérő kromoszóma-szám miatt izolálódik a szülőktől és ezáltal új faj képződhet. Az allopolyploid fajképződés megfigyelhető például az ujjaskosborok (*Dactylorhiza*) körében, de így képződött például a termesztett búza (*Triticum aestivum*) is, amely egy allohexaploid: 3 különböző faj genetikai anyagát hordozza. Úgy tűnik, hogy harasztoknál a fajképződési események mintegy 31%-a, a magvas növények esetében pedig 15%-a a ploidia-szint növekedésével jár (WOOD *et al.* 2009).

A két faj kereszteződésével keletkező első generációs hibridek jelölése F₁, majd ezek továbbbszaporodásával képződnek az F₂, F₃, ... stb. hibridek. Az F₁ hibridek gyakran nem egymás között, hanem valamelyik szülőfajjal visszakereszteződve képeznek utódokat. Ha ez a jelenség huzamosabb időn keresztül, számos generáción át ismétlődik, úgy azt introgresszióknak vagy introgresszív hibridizációnak nevezik (ANDERSON 1949), amelynek eredményeként az egyik faj genetikai anyaga bejut a másikéba. A jelenség számos növénycsoportban – többek között az orchideák körében is – ismert és evolúciós jelentősége is van. Két észak-amerikai papucskosbornak (*Cypripedium candidum*, *C. pubescens*) azokban az állományaiban, ahol a két faj együtt fordul elő mindkét irányban kimutattak génáramlást (KLIER *et al.* 1991). Ezekben a populációkban általában kevés "tisza", szülőfajként azonosítható egyed és elsődleges (F₁) hibrid van, a példányok többsége hibridek továbbbszaporodásával (visszakereszteződésével) létrejött leszármazott. Az alaktani és a genetikai jellemzők nem minden példány esetében esnek egybe. Az erdőekben élő *C. pubescens*-nek ismert egy prérinövényzetben előforduló ökotípusa, amely úgy tűnik, hogy a *C. candidum* genetikai információjának megszerzése révén alakult ki.

A genetikai módszerek nemcsak arra alkalmasak, hogy a hibridnek tartott egyedeket megvizsgálják, hogy valóban kereszteződés útján jöttek-e létre, hanem arra is, hogy megválaszolják a hibrid mely fajtól kapta a zöld színtestjeit (amelyek kizárólag anyai ágon öröklődnek) és így megállapítható, hogy a hibridizáció során mely faj adta a pollent és melyik a megkezdeményeket. A rengeteg leírt hibrid közül több esetében igazolták genetikai módszerek az eredetet. Ilyenek például Olaszországban az *Anacamptis laxiflora* és az *A. morio* hibridjei (pollen-donor: *A. morio*, CAPUTO *et al.* 1997), Szardínián a *Orchis mascula* subsp. *ichnusae* és az *O. provincialis* hibridjei, amelyek esetében mindkét irányú pollen-áramlást kimutattak (PELLEGRINO *et al.* 2005). Az *Orchis mascula* és az *O. pauciflora* esetében az F1 hibridek visszakereszteződését dokumentálták az utóbbi szülőfajjal (PELLEGRINO *et al.* 2000).

Mallorca szigetéről írták le az *Anacamptis fragrans* és *A. robusta* fajok hibridjét, amelynek eredetét genetikai módszerekkel is igazolták (BATEMAN – HOLLINSWORTH 2004). Az 57 megvizsgált alaktani bélyeg tekintetében a hibrid köztes helyzetet foglalt el a szülőfajok között, de az anyai szülőre (*A. fragrans*) háromszor több bélyegben hasonlított. Az Angliában nemrégiben megtalált bíboros és majom kosbor (*Orchis purpurea*, *O. simia*) hibridek esetében alaktani és genetikai vizsgálatok is igazolták a hibrid eredetet. Úgy tűnik, hogy a 7 példány egyetlen megporzási eseményt követően keletkezett: a bíboros kosbor bibéjére került majomkosbor pollen nyomán (BATEMAN *et al.* 2008). A genetikai vizsgálatok kizárták annak lehetőségét, hogy a két faj kereszteződése révén keletkezett volna a hibridre némiképpen emlékeztető megjelenésű vitéz kosbor (*O. militaris*). Az eddigi tapasztalatok alapján a hibridek morfológiailag közelebb állnak az anyai szülőhöz és a szülőfajok közül általában a pollent adó szülőfaj a gyakoribb és / vagy a későbben virágzó (BATEMAN *et al.* 2008). A bangó nemzetségben az *Ophrys fuciflora* – *oestriifera* alakkörben lejátszódó hibridizációs folyamatot is kimutattak már (GULYÁS *et al.* 2005) és primer hibridet (*O. lutea* × *O. tarentina*) is jellemeztek genetikailag (PELLEGRINO *et al.* 2008).

Egyes ujjaskosbor (*Dactylorhiza*) taxonok gyakran fordulnak elő együtt, hibridjeik is megfigyelhetők, de az nem ismert, hogy mi akadályozza meg a fajok teljes összeolvadását. A hússzínű ujjaskosbor (*D. incarnata*) különböző, a svédországi Gottland szigetén együttesen előforduló alakjai közül a vajsínű virágú alak (subsp. *ochroleuca*) genetikailag elkülönülő homozigóta leszármazási vonalat alkot, de néhol a bíbor virág színű alakok introgressziója észlelhető (HEDRÉN – NORDSTRÖM 2009). Észtországban az alakkör különböző virág színű alakjai (*incarnata*, *cruenta*, *ochroleuca*) esetében a szaporodási sikert pozitív frekvencia-függőnek találták, amelyet a különböző színváltozatokat eltérő mértékben látogató megporzók okozhatnak (VALLIUS *et al.* 2004). A bíboros virág színű subsp. *incarnata* és a vajsínű virágokkal rendelkező subsp. *ochroleuca* pollencsomagjait közel ugyanolyan valószínűséggel szállították a megporzó rovarok eltérő és azonos színű virágokra. Azt tapasztalták, hogy a magtermelés, a magok csíráképességére és a gomba-szimbiózis kialakulásának valószínűségére nincs hatással, hogy a magok önmegporzás, azonos alak más egyedének vagy másik alak egyedének pollenjével végzett megporzás nyomán keletkeztek. Ezek alapján a subsp. *incarnata* és a subsp. *ochroleuca* között nem ismert megporzás előtti vagy utáni szaporodási akadály (VALLIUS *et al.* 2008).

A hibridizációban kulcsszerepe van a megporzóknak, de hogy jelenlétük és tevékenységük miképpen hat, arra nézve kevés konkrét információ áll rendelkezésünkre. Franciaországban a bábu- és majomkosbor (*Orchis anthrophora*, *O. simia*) megporzóit és hibridjeit vizsgálták (SCHATZ 2006). Megporzóként előbbi faj esetében négy rovar (*Cidnopus pilosus*, *Tenthredopsis* sp., *Arge thoracica*, *Cantharis rustica*), utóbbi esetében pedig két fajt (*Cidnopus pilosus*, *Hemaris fuciformis*) azonosítottak. A két kosborfaj esetében egyetlen közös pollinátor volt, amelyet egyébként mindkét esetben a leghatékonyabb megporzónak bizonyult: a szőrös pattanóbogár (*Cidnopus pilosus*). A hibrid és a megporzó előfordulási mintázata között erős összefüggés van: hibridek ott képződnek, ahol a bogár megtalálható. Valószínű, hogy hasonló interakciók előfordulnak más orchidea fajok és megporzók esetében is.

Irodalom

- ANDERSON, E. (1949): Introgressive Hybridization. – Wiley, New York.
- ARNOLD, M. L. (ed., 1997): Natural Hybridization and Evolution. – Oxford University Press, New York.
- BATEMAN, R. M. – HOLLINGSWORTH, P. M. (2004): Morphological and molecular investigation of the parentage and maternity of *Anacamptis* × *albuferensis* (*A. fragrans* × *A. robusta*), a new hybrid orchid from Mallorca, Spain. – *Taxon* **53**(1): 43–54.
- BATEMAN, R. M. – SMITH, R. J. – FAY, M. F. (2008): Morphometric and population genetic analyses elucidate the origin, evolutionary significance and conservation implications of *Orchis* × *angusticurvis* (*O. purpurea* × *O. simia*), a hybrid orchid new to Britain. – *Botanical Journal of the Linnean Society* **157**: 687–711.
- BATEMAN, R. M. – BRADSHAW, E. – DEVEY, D. S. – GLOVER, B. J. – MALMGREN, S. – SRAMKÓ, G. – THOMAS, M. M. – RUDALL, P. J. (2011): Species arguments: clarifying competing concepts of species delimitation in the pseudo-copulatory orchid genus *Ophrys*. – *Botanical Journal of the Linnean Society* **165**(1): 336–347.
- CAPUTO, P. – ACETO, S. – COZZOLINO, S. – NAZZARO, R. (1997): Morphological and molecular characterization of a natural hybrid between *Orchis laxiflora* and *O. morio*. – *Plant Systematics and Evolution* **205**(3): 147–155.
- EHRENDORFER, F. (1980): Hybridisierung, Polyploidie und Evolution bei europäisch-mediterranen Orchideen. – *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **33**: 15–34.
- GODFREY, M. J. (1927): Natural orchid hybrids. – *Genetica* **9**: 19–38.
- GRANT, V. (1981): *Plant Speciation*. – Columbia University Press, New York.
- GRANT, V. (1994): Modes and origins of mechanical and ethological isolations in angiosperms. – *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **91**: 3–10.
- GULYÁS G. – SRAMKÓ G. – MOLNÁR V. A. – RUDNÓY SZ. – ILLYÉS Z. – BALÁZS T. – BRATEK Z. (2005): Nuclear ribosomal DNA ITS paralogs as evidence of recent interspecific hybridization in the genus *Ophrys* (Orchidaceae). – *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica* **47**(2): 61–67.
- HEDRÉN, M. – NORDSTRÖM, S. (2009): Polymorphic populations of *Dactylorhiza incarnata* s. l. (Orchidaceae) on the Baltic island of Gotland: morphology, habitat preference and genetic differentiation. – *Annals of Botany* **104**: 527–542.
- HOGENBOOM, N. G. – MATHER, K. (1975): Incompatibility and Incongruity: Two Different Mechanisms for the Non-Functioning of Intimate Partner Relationships. – *Proceedings of the Royal Society of London. Series B* **188**: 361–375.
- KLIER, K. – LEOSCHKE, M. J. – WENDEL, J. F. (1991): Hybridization and Introgression in White and Yellow Lady'slipper Orchids (*Cypripedium candidum* and *C. pubescens*). – *Journal of Heredity* **82**(4): 305–318.
- PELLEGRINO, G. – CAPUTO, P. – COZZOLINO, S. – MENALE, B. – MUSACCHIO, A. (2000): Molecular Characterization of a Hybrid Zone between *Orchis mascula* and *O. pauciflora* in Southern Italy. – *Biologia Plantarum* **43**(1): 13–18.
- PELLEGRINO, G. – D'EMERICO, S. – MUSACCHIO, A. – SCRUGLI, A. – COZZOLINO, S. (2005): Confirmation of hybridization among sympatric insular populations of *Orchis mascula* and *O. provincialis*. – *Plant Systematics and Evolution* **251**(2): 131–142.
- PELLEGRINO, G. – BELLUSCI, F. – MUSACCHIO, A. (2008): Morphological and molecular investigation of the parentage of *Ophrys* × *circlarium* (*O. lutea* × *O. tarentina*), a new hybrid orchid from Italy. – *Annales Botanici Fennici* **45**: 61–67.
- PELLEGRINO, G. – BELLUSCI, F. – MUSACCHIO, A. (2010): Strong post-pollination pre-zygotic isolation between sympatric, food-deceptive Mediterranean orchids. – *Sexual Plant Reproduction* **23**(4): 281–289.

- REICHENBACH, H. T. L. (1820): Monographia generis Aconiti iconibus omnibus specierum coloratis illustrata, latine et germanice elaborata. – Sumtibus Frid. Christ. Guill. Vogelii, Lipsiae.
- REINHARD H. – GÖLZ P. – PETER R. – WILDERMUTH H. (1991): Die Orchideen der Schweiz und angrenzender Gebiete. – Fotorotar, Egg. 348 pp.
- RIESEBERG, L. H. – CARNEY, E. S. (1998): Plant hybridization. (Tansley review No. 102). – New Phytologist **140**: 599–624.
- SCHATZ, B. (2006): Fine scale distribution of pollinator explains the occurrence of a natural hybrid $\times$ *Orchis bergonii*. – Écoscience **13**(1): 111–118.
- SOLTIS, P. S. – SOLTIS, D. E. (2009): The Role of Hybridization in Plant Speciation. – Annual Review of Plant Biology **60**: 561–588.
- STEBBINS, G. L. (1959): The role of hybridization in evolution. – Proceedings of the American Philosophical Society **103**: 231–251.
- STEBBINS, G. L. (1971): Chromosomal evolution in higher plants. – Edward Arnold, London.
- STEBBINS, G. L. – FERLAN, L. (1956): Population variability, hybridization, and introgression in some species of *Ophrys*. – Evolution **10**(1): 32–46.
- VALLIUS, E. – SALONEN, V. – KULL, T. (2004): Factors of divergence in co-occurring varieties of *Dactylorhiza incarnata* (Orchidaceae). – Plant Systematics and Evolution **248**: 177–189.
- VALLIUS, E. – SALONEN, V. – KULL, T. (2008): Pollen flow and post-pollination barriers in two varieties of *Dactylorhiza incarnata* s. l. (Orchidaceae). – Plant Systematics and Evolution **274**(3): 171–178.
- WASER, N. M. (2001): Pollinator behaviour and plant speciation: Looking beyond the “ethological isolation” paradigm. In: CHITTKA, L. – THOMSON, J. D. (eds.): Cognitive ecology of Pollination. – Cambridge University Press, Cambridge. pp.: 318–335.
- WOOD, T. E. – TAKEBAYASHI, N. – BARKER, M. S. – MAYROSE, I. – GREENSPOON, P. B. – RIESEBERG, L. H. (2009): The frequency of polyploid speciation in vascular plants. – Proc. Natl. Acad. Sci. USA. **106**(33): 13875–13879.

Az európai orchideák veszélyeztetettsége és védelme

MOLNÁR V. Attila

Az orchideáknak világszerte számos képviselője tartozik a veszélyeztetett fajok közé. Hazánk 1985-ben csatlakozott a veszélyeztetett vadon élő állat- és növényfajok nemzetközi kereskedelmét szabályozó Washingtoni Egyezményhez (CITES). Ennek II. függelékében szerepel a kosborfélék családja (Orchidaceae), ciklámenekkel, kaktuszokkal, hóvirágokkal, aloékkal, rovarermésztő növényekkel és más olyan, jelenleg kipusztulással nem fenyegetett fajokkal együtt, amelyek nemzetközi kereskedelmét szabályozni kell ahhoz, hogy vadon élő állományuk ne kerüljön kritikus helyzetbe. Magyarországon minden orchideafaj törvényes védelem alatt áll (a jogalkotás természetesen némi késéssel követi a kutatást: az újonnan előkerülő fajok csak azután válnak védetté, hogy hazai előfordulásukra fény derül).

Az európai orchideák visszaszorulásának mértéke

Az Európa Tanács rendelete (*The European Union Wildlife Trade Regulation*, EC No. 338/97) B függelékében is szerepelnek az orchideák. Úgy tűnik azonban a jogszabályi oltalom ellenére a legtöbb faj erőteljesen, egyesek pedig drámai mértékben visszaszorulóban vannak. Napjainkra több országban megtörtént az orchideafajok egykori (archív) és élőnek tekinthető előfordulási adatainak összegyűjtése. Az elterjedési adatok elemzése országokként vagy régióként lehetővé teszi a fajok visszaszorulásának számszerűsítését (JACQUEMYN *et al.* 2005, KULL – HUTCHINGS 2006).

A hazai fajok veszélyeztetettségét négy másik európai ország adataival hasonlítjuk össze. (Az elemzésből kihagytuk azokat a fajokat, amelyeket az utóbbi néhány évtizedben írtak le vagy előfordulásuk nemrégiben vált ismertté az adott területen, mert ezek korábbi elterjedéséről – és így visszaszorulásuk mértékéről – nincsenek megbízható adatok, Megjegyezzük, hogy a visszaszorulás számítása során az alapegységek minden esetben a flóratérképezési négyzetek voltak. Az így kapott értékeknél a fajok veszteségei a populációk és az egyedek szintjén jóval nagyobbak is lehetnek.)

7. táblázat. Orchideafajok visszaszorulásának átlagos mértéke hazánkban és másik 4 európai országban

Terület	Egyesült Királyság	Németország	Morvaország (Cseh Köztársaság)	Magyarország	Észtország
Forrás	KULL – HUTCHINGS 2006	AHO 2005	JATIOVÁ – ŠMITÁK 1996	MOLNÁR 2011	KULL – HUTCHINGS 2006
Vizsgált fajok száma	46	59	49	51	33
Visszaszorulás átlagos mértéke	51%	59%	64%	35%	25%

Az öt vizsgált ország közül a legerdősültebb (44%) és történelmi okok miatt a legkevésbé intenzív művelésmódokkal jellemezhető Észtországban a legkisebb mértékű az orchideák térvesztése. Míg a tőlünk nyugatra eső országokban a fajok átlagosan elvesztették egykori elterjedésük felét–kétharmadát, addig hazánkban ez az arány jelenleg még nem sokkal haladja meg az egyharmadot. A nyugati országok esetében a fajok legtöbbször térvesztése 30–59 %-os mértékű, a hazai orchideafajok közel fele „csak” 0–29 %-kal szorult vissza.

8. táblázat. A különböző mértékben veszélyeztetett orchideafajok aránya hazánkban és másik 4 európai országban (az alapadatok forrásai a 7. táblázatban szerepelnek)

	Egyesült Királyság	Németország	Morvaország (Cseh Köztársaság)	Magyarország	Észtország
Visszaszorulás mértéke	Fajok részesedése (%)				
0 %	0	2	0	2	6
0–29 %	24	2	6	47	64
30–59 %	37	52	43	41	27
60–79 %	26	29	19	2	3
80–99 %	9	13	20	2	0
100 %	4	2	12	6	0

9. táblázat. Az orchideafajok visszaszorulásának mértéke különböző biológiai jellemzők szerinti csoportosításban. Kategóriánként és országonként a legvesélyeztetettebb típus adatai félkövér szedéssel szerepelnek (az alapadatok forrásait l. a 7. táblázatban)

Típusok	Csoportok	Visszaszorulás átlagos mértéke (%)				
		Egyesült Királyság	Német-ország	Morva-ország	Magyar-ország	Észt-ország
Megporzás	Önmegporzó	47,9	55,9	53,6	15,7	28,5
	Rovarmegporzású, megtévesztő	51,9	59,5	64,8	32,6	26,6
	Rovarmegporzású, nektártermelő	51,9	57,2	67	43,1	20,4
Élettartam	Hosszú életűek	49,4	57,6	61,2	36,1	23,7
	Rövid életűek	61	61,7	68,9	21,2	32,5
Élőhely	Erdei	52,2	56,1	52,4	28,8	25,1
	Gyepi	55,8	63,1	72,5	29,8	27,2
	Lápi, lápréti	43,8	51,7	66,9	46,2	23
Életforma	Rizómás	54,1	57,4	54,1	26,6	27,7
	Gumós	50,2	58,7	68,3	35,5	23,5
Termet	Alacsony (< 30 cm)	55,2	66,8	79,9	37,7	37,8
	Magas (> 30 cm)	49,3	51,2	52,5	29,5	17,7
Elterjedés	Alpin-boreális	53,3	60,7	73,3	51,3	41,4
	Mediterrán	56	62,2	72	21,9	26,9
	Egyéb	48,7	55,7	58	31,3	17

A különböző természetföldrajzi és gazdasági adottságokkal rendelkező, eltérő történelmi múlttal és tájhasználattal jellemezhető területek, országok között különbségek vannak a különböző élőhelyigényű fajok veszélyeztetettségének mértékében. Észtországban a gyepi, erdei és lápi fajok közel azonos mértékű visszaszorulása (23–27%) regisztrálható és mindhárom élőhelytípusra jellemző fajok kisebb mértékben szorultak vissza, mint a többi területen. Amíg az Egyesült Királyságban, Német-, Morva- és Észtországban a gyepekre jellemző fajok szenvedték el a legnagyobb veszteségeket (KULL – HUTCHINGS 2006, AHO 2005, JATIOVÁ – ŠMITÁK 1996), Belgium Flandria tartományában a lápi és a tápanyagszegény fenyérekre jellemző fajok visszaszorulása a legnagyobb mértékű (JACQUEMYN *et al.* 2005).

Hazánkban az erdei (29%) és gyepi fajok (30%) átlagos térvessztése közel azonos mértékű, ezt jóval meghaladja a lápi, lápréti fajok átlagosan 46%-os visszaszorulása. Mindez Magyarország vizes élőhelyeinek veszélyeztetettsége mellett a gyepeink kiemelt jelentőségére hívja fel a figyelmet, ugyanis ezek orchideafajai a földrész nagy részén jóval nagyobb veszteségeket szenvedtek el, mint nálunk.

Az orchideák veszélyeztetettségének összehasonlítása a különböző országokban választ adhat arra is, hogy mely biológiai jellemzők milyen mértékben felelősek a fajok sérülékenységeért. Mivel a növényi populációk hosszú távú fennmaradása részben a megporzástól és a magprodukciótól függ és a megporzókat megtévesztő fajokra különösen jellemző a viráglátogatások ritkasága és a termésképzés kisebb hatékonysága. Elméletileg tehát azt várhatnánk, hogy a magasabb termésképzési arányokkal rendelkező nektártermelő fajok állományai kevésbé sérülékenyek. Először belgiumi (flamand) és holland adatok elemzése mutatott rá, hogy a nektártermelés nem jelent biztosítékot a helyi kipusztulás ellen (JACQUEMYN *et al.* 2005), de ezt más területeken tapasztaltak is alátámasztják: az Egyesült Királyságban (52%), Németországban (61%) és hazánkban (43%) is a nektártermelő rovarmegporzású fajok visszaszorulása a legjelentősebb mértékű és az önmegporzó fajoké a legkisebb (KULL – HUTCHINGS 2006, AHO 2005, MOLNÁR 2011).

A fajokat három főbb elterjedési-típusba – alpin-boreális, (szub-)mediterrán és egyéb – sorolva azt tapasztalhatjuk, hogy Morva- és Észtországban, valamint hazánkban az alpin-boreális elterjedésű fajok szenvedték el a legnagyobb veszteségeket. Az Egyesült Királyságban és Németországban e fajok kissé kevésbé veszélyeztetettek, mint a (szub-)mediterrán elterjedésű orchideák. Hazánkban az összes vizsgált ország közül egyedülként éppen a (szub-)mediterrán fajok visszaszorulásának mértéke a legkisebb, sőt egyes fajok – például majomkosbor (*Orchis simia*), méh- és Bertoloni-bangó (*Ophrys apifera*, *O. bertolonii*) – esetében talán napjainkban történő terjedés is zajlik. E jelenség valószínűleg nem független attól, hogy hazánk az összes vizsgált országtól eltér a különböző élettartamú fajok veszélyeztetettségében is. Míg a másik négy országban a rövid egyedi élettartamú fajok (köztük a bangók) a sérülékenyebbek, nálunk éppen fordítva van: a hosszú életűek szenvedték el a nagyobb területi veszteséget.

Ellentmondásos a kép a fajok életformája tekintetében: Németországban, Morvaországban és hazánkban gumós, az Egyesült Királyságban és Észtországban a

rizómás fajok szorultak jobban vissza. Viszont minden vizsgált országban jelentősebb nagyságú területet vesztek a 30 cm-nél kisebb hajtásmagasságú fajok. A kistermetű fajok visszaszorulásának mértéke az egyes országokban 9–27%-kal (átlagosan 16%-kal) haladja meg a természetesbekét. A jelenség oka valószínűleg a különböző termetű fajok eltérő kompetíciós képességében keresendő.

Az élőhelyek elvesztése és átalakulása

A közép-európai flóra elemzése három fő élőhelytípus (antropogén fenyérek és rétek, nedves területek, erdők) tekintetében is azt mutatta, hogy a veszélyeztetett fajok nitrogén-igényének ökológiai értékszáma alacsonyabb, a fényigényének értékszáma magasabb a nem veszélyeztetettekénél (ELLENBERG 1985). Ez annak fényében különösen fontos, hogy tíz svájci erdőállomány 1939-es és 1984-es felvételeinek összehasonlító elemzése azt mutatta, hogy minden állományban növekedett a magasabb nitrogénigényű és az árnyéktűrő fajok részesedése (KUHN *et al.* 1987). Az emelkedő hőmérséklet, valamint a légkörből kiülepedő nitrogén- és kénhatására bekövetkező változásokat dokumentálták például svédországi lápokon (GUNNARSSON 2000). A légkörből kiülepedő nitrogénformáknak a majomkosbor állományára gyakorolt kedvezőtlen hatását is leírták (WILLEMS – BIK 1991).

Az európai orchideafajok többségének populációi erősen függnak a termőhelyek hagyományos használatától, különösen a rendszeres kaszálástól vagy legeltetéstől (WAITE – HUTCHINGS 1991, KULL 2002). Csehországban részletesen elemezték a széleslevelű ujjaskosbor (*Dactylorhiza majalis*) helyzetét és arra a következtetésre jutottak, hogy nagymértékű visszaszorulásának legfőbb oka a kaszálás elmaradása, a rétek trágyázása és a tápanyagok bemosódása a környező területekről (WOTAVOVA *et al.* 2004). A legmegfelelőbb a faj számára a legalább egyszeri, június végére július elejére időzített évenkénti kaszálás (JANEČKOVÁ *et al.* 2006). A hagyományos használat megszűnésével azt természetvédelmi célú kezelés válthatja fel, a veszélyeztetetté vált fajok fennmaradása érdekében.

A különböző területeken az ott megtalálható élőhelyek helyi kiterjedése és állapota dönti el, hogy milyen mértékben van szükség kezelési intézkedésekre és a rendelkezésre álló forrásokat mely fajok élőhelyeinek megőrzésére kell összpontosítani.

Hazánkban – a térség más államaihoz hasonlóan – az utóbbi időben egyes élőhelyek nagyon jelentős átalakulása zajlik. A tájhasználatban és a művelésben az elmúlt évtizedekben tapasztalható változások két szempontból is kedvezőtlenül érintik az orchideákat. Egyrészt jellemző tendencia, hogy a hagyományos emberi hasznosítás alatt álló külterjesen művelt élőhelyek (például rétek, legelők) területi kiterjedése drasztikusan csökken, másrészt viszont a hasznosított élőhelyek (erdők, gyepek) művelése egyre intenzívebbé válik. A két ellentétes tendencia jól érzékeltethető hazai kaszált gyepjeink példájával. Míg a lecsökkent létszámú állatállomány miatt alig van igény a szénára, így kaszálóink cserjésednek, erdősülnek. Ugyanakkor bizonyos kis kiterjedésű gyepfoltok esetében (például települések belterületén vagy temetőikben) a korábbi kíméletes, évi egy-kétszeri kaszálást

felváltotta a rendszeres (néhány hetenként ismétlődő) fűnyírozás és szegélynyírás. Utóbbi hatására a gyepek fajkészlete átalakul: a veszélyeztetett fajok (köztük orchideák) nem képesek eljutni virágzásig és magérlelésig – ennek következtében visszaszorulnak, majd eltűnnek. A szegélynyíró és a motoros fűnyíró sokkal alacsonyabb tarlót hagy, mint a kézi kasza, sőt rendszeresen belevág a talaj felszínébe is. Az így képződő pionír felszíneken pedig olyan ruderalis fajok jelennek meg, amelyek a zárt gyepekben nem életképesek.

Az utóbbi évtizedek társadalmi és technikai átalakulásával párhuzamosan új, a természetes élőhelyeket fenyegető veszélyforrások is megjelentek, mint a cross-motorozás, terepi kerékpározás, quadozás, terepjárózás, iparszerű erdőgazdálkodás, rendkívüli mértékben felduzzasztott létszámú és tájidegen fajokat (muflon, dóm) is felvonultató nagyvadállomány. Gyakran esnek áldozatul értékes, orchideákban is bővelkedő területek ipari létesítmények, áruházak, bányák, utak, golfpályák létesítésének vagy települések terjeszkedésének. Sajnos az elmúlt évek bebizonyították, hogy önmagában az Európai Unió természet-megőrzési stratégiája, a Natura 2000 sem képes útját állni ezeknek a romboló építkezéseknek, részben a beruházók hatalmas gazdasági potenciálja és lobbiképessége, részben a döntéshozók szűklátókörű és technokrata szemlélete miatt. Nem új jelenség, de az utóbbi években felerősödni látszik a kosborfélék példányainak illegális kiadásának és magánkertekbe való telepítésének gyakorlata. Az erdei papucskosbor (*Cypripedium calceolus*) Sopron melletti, egy évszázada még legendásan gazdag állományának az utóbbi 2–3 évtizedben történt végzetes megfogyatkozásához döntő mértékben járult hozzá a tövek kiadása és eltulajdonítása. A maig megmaradt példányok száma egy kézen megszámolható... Ugyanennek a fokozottan védett fajnak szintén szigorúan védett és bekerített területről, a Bükkből is ásták ki és lopták el példányát, de a jelenséget más, ritka fajok esetében is tapasztaltuk az utóbbi években. Ez különösen akkor rendkívül veszélyes, mikor évről-évre ismétlődően történik vagy kritikusan kis egyedszámú állományokat érint. Ez történt például az *Ophrys oestrifera* budai-hegységi állománya, vagy a *Himantoglossum caprinum* egy bakonyi populációja esetében. De erre a sorsra jutott az *Orchis simia* Sümeg-Tapolcai-háton megtelepedett első példánya is, amely egy új állomány alapítója lehetett volna.

Több fajnak jelentős egyedszámú állományai alakultak ki másodlagos élőhelyeken, például felhagyott homokbányákban (*Dactylorhiza incarnata*, *Epipactis palustris*, *Orchis militaris*), vagy nyárültetvényekben (*Cephalanthera* spp., *Epipactis* spp.). Mindez azonban legfeljebb mérsékli a természetes élőhelyek elvesztésével járó pusztulást, amit a láprétek tönkremenetele vagy a borókás-nyárasok kiirtása jelent.

A kaszálórétek hazánkban is kritikus helyzetben vannak, amelyet a Gyertyán-kúti rétek példáján keresztül részletesen bemutat MATUS (2011). Azt pedig, hogy a tradicionális és kíméletes hasznosítás/kezelés reprodukálása ma milyen nehézségekkel jár és az adriai sallangvirág kőszegi (MARKOVICS – EMÓDY 2011) és a pókbangó fenékpusztai (BENKE *et al.* 2011) állománya kapcsán érzékeltették.

Az európai orchideák és a szálep

A talajlakó orchideák gumóinak gyűjtése egyes országokban nagyon jelentősen veszélyezteti az ott élő fajokat. A jelenség szerencsére nálunk jelenleg nem okoz gondot, de egyes országokban bizonyos ikergumós fajokra rendkívüli kockázatot jelent, amelyen csak a kereskedelem nemzetközi szabályozásával lehet változtatni. Az orchideagumók gyűjtésének szokása igen régi gyökerekkel rendelkezik, amelyeket nemcsak azért érdemes felidézni, hogy a mozgatórugókat jobban megértsük, hanem kultúrtörténeti vonatkozások miatt is.

Az Európában honos talajlakó orchideák közül különösen az ikergumós fajok keltették fel a természettel szoros kapcsolatban élő ókori népek figyelmét. A kosborok kultusza legalább az ókori Hellaszba visszanyúl: csodálatos hatású szerelmi varázsszernek tartották e növényeket (*szatürion*), amelyek minden férfit Priaposzá tesznek. (Aki a görög mitológiában a szexualitás, valamint a kertek, a növények és az állatok termékenységének istene volt, Héra rontása miatt rendellenesen óriási nemi szervvel született és ezért anyja, a csapodár életmódú Aphrodité eltaszította magától.) A föld termékenységének ünneplésekor, Démétér ünnepén a görög ifjak kosborból font koszorút viseltek. A hellének által az orchideákra használt szatürion (*satyrion*) elnevezés gyökere a manapság is közhírt, bár kétségtelenül pejoratív felhanggal társult szatír szóval közös. A szatírok a görög mitológiában a férfiaságot megtestesítő, félig ember, félig állat (deréktól lefelé kecskabak) testű, túlfűtött félistenek, akiknek kedvelt táplálékuk volt a kosborok „gyökere”. A hellének az orchideák gumóit borban áztatták. Az ókori római enciklopédista, idősebb Plinius (23–79) azt írta a kosborról: „*már akkor is szerelmi ingert érez az ember, ha gyökerét a kezébe fogja, még inkább, ha savanykás borban megissza. Renyhább kosoknak és bakoknak is adják italukban.*”

A kosborok ógörög eredetű tudományos elnevezése, az *Orchis* herét jelent, és ennek származéka a köznyelvbe is beépült, széles körben használt orchidea szó is. (Egyébként *Orchis* a görög mitológiában annak a fiatal férfinak volt a neve aki Dionüszosz egyik papnőjét erőszakkal akarta magáévá tenni, ám a papnő vadállatai szétépték és szétmarcangolt teste változott orchideává.) A jellegzetes kettős gumó hasonlósága a heréhez persze csak látszólagos. A hazai orchideáknak jellegzetes alakú föld alatti tápanyagraktározó szerveik vannak. Több nemzetség tagjainak (így a kosboroknak, bangóknak, sisakoskosboroknak, pettyeskosboroknak, gömböskosbornak, sallangvirágoknak, sarkvirágoknak) ikergumóik vannak. Az ikergumós fajoknak virágzáskor egy tápanyagokkal telt, tömör, „leánygumó”-nak nevezett gumójuk és egy ráncos, petyhüdt „anyagumójuk” van. Az anyagumóból a növény már felhasználta a tápanyagokat a virágzat kineveléséhez, a leánygumóban viszont a jövő évi virágzáshoz szükséges, azéiben felhalmozott tápanyagok vannak. Veszelszki Antal 1798-ban a következőket írta: „*A' gyökere kettős tökéforma, egyike friss, a' másik pedig meghervadt forma. A' kettős gyökérnek kettős a' haszna: mert a' frissel élünk, hogy a' férjfiúság megerősödjön; a' hervadtal pedig ad coervendam libidinem, hogy a' bujaságot előltsuk magunkban.*”

Az orchideák ikergumóihoz fűződő mítosz a keresztény Európában is fennmaradt. A középkori eredetű szignatúra-tan szerint Isten, amikor megteremtette a növényeket, olyan jelekkel (*signum*=jel) ruházta fel őket, amelyek az ember számára jelzik, hogy az adott növény mire használható, különösen pedig milyen betegség gyógyítására alkalmas. A kosborok kerekded, páros tápanyagraktározó gumói a herére emlékeztetnek ezért ezeket potencianövelő, afrodiziákus szernek tekintették. A híres okkult alkimista, csillagász és orvos Paracelsus (1493–1541) a következőket írta róluk: „*Látva a kosbor gyökeret, nem hasonló az a férfi nemi szerveihez? Ennek megfelelően ... helyreállíthatja egy ember férfiaságát és szenvedélyét.*” Ez a hiedelem lett az alapja e növények számos elnevezésének. Az állati eredetű afrodiziákumok köre igen széles: a hím veréb verétől, az orrszarvú tülkén és a szarvas spermáján át, a bika, a farkas és mindenekelőtt a kos porrá tört heréjéig terjed. Utóbbi használatának emléke él a 16. századból fennmaradt kosmony nősző fű (*mony*=here) és a kosbor szavakban. Erdélyben még nemrégiben is ásták a kosbor fajok ikergumóit, majd szárítás után megtörték és a pornak nemi izgató hatást tulajdonítottak, ezért Gyimesben és Csíkban *bergőburján* a kosborfajok neve. (A *bereg, bérég, berreg, bérreg, börrög* ige a székelieknél „párosodik” jelentésű.) Ugyanez áll a népies nősző fű és embererő fű (és talán a vitézfű) elnevezések hátterében is.

Az orchideákat a magyar népi gyógyászat kevésbé használta. A kosborokról DIÓSZEGI (1813: 312.) azt írta, hogy szerelemre gerjesztő, BERDE (1940: 220.) szerint is hatásos impotencia ellen. Az *Orchis* nemzetségről FÄLLER (1943: 36.) a következőket írja: „*A bűdös fajtáinak kivételével valamennyit használják szárazbetegség, gyomorgörcs, vesefájdalom, hideglelés, hasmenés, vérhas ellen.*” CSAPÓ (1775: 84.) az *Ophrys unifolia* J. Bauhin nevű faj gyökerének porát pestis ellen hatásos szerként említi. FÄLLER (1943: 36.) ezt az adatot az *Ophrys* nemzetségre vonatkoztatja, holott az valószínűleg az egylevelű lágyvirágra (*Malaxis monophyllos*) utal. CSAPÓ (1775: 180.) Johannes Bauhinra hivatkozva említi, hogy a *Cypripedium* friss sebekre téve azokat gyorsan meggyógyítja. FORGÓ (1817) szerint a kosborfélék leforrázott gumóit inségeledelként fogyasztották.

A kosborfélék pestis elleni és vérzéscsillapító hatását a későbbi kutatások nem igazolták, ennek ellenére több gumós orchideafajt hazánkban is gyógynövényként ismertek. AUGUSTIN és munkatársai (1948: 60.) könyvében 1948-ban még a következő szerepelt: „*Gyűjtendő az említett kosborok „leánygumója”, ez a drogkereskedelemben Salep tuber néven szerepel. A gumók gömbös tojásdad, vagy hosszúkás alakúak, szennyesfehér, vagy fehéresbarnás színűek, szagtalanok, édeses ízűek, száruneműek, porrá törve vízzel nyálkás oldatot adnak, mely főzés után kocsonyaszerűvé válik. ... A leánygumókat a növény virágzásakor vagy közvetlenül utána ássuk. Azután megtisztítjuk, megmossuk, majd forró vízzel leöntjük és mesterséges hőnél pl. sütőlapokon a nem forró tűzhely tetején megszáritjuk. A gumókat azért forrázzuk le, mert ellenkező esetben kicsíráznak. A száraz anyagot zsákokban tároljuk és zsákokban szállítjuk. Kb. 3 kg nyers gumó ad 1 kg szárazat. Hatóanyagai: 48 % nyálka, 27 % keményítő, 5 % fehérje. ... A gyógyászatban Salep-nyálk (Mucilago salep) készítésére használják, amelyet mint nyálkás bevonószert főleg csecsemők hasmenésénél alkalmaznak. ... Mint táplálék is alkalmas, mert majdnem teljesen felszívódik. Az iparban mint ragasztót és textilkikészítőszeret használják.*”

Jelenleg hazánkban kosborfélék származékai nincsenek kereskedelmi forgalomban és a hivatalos gyógyszerkönyvekből is kimaradtak. De nem mindenütt ilyen szerencsés a helyzet. A kosborok szárított gumóit arabul *kebus yatus sablab*-ként (azaz rókahereként) emlegették, ebből az elnevezésből rövidült a török *sablep* és *salep*. A szárított gumót, annak lisztjét ill. a belőle előállított készítményeket egyaránt nevezik szálepnek. Főként nyálkaanyagokat és keményítőt tartalmaz. Híre messze eljutott, egész Keleten dicsérték hatását. Indiában arannyal fizettek érte, kivonatából erősítő és frissítő italt készítettek. India egyes területein bizonyos fajokat (például *Orchis mascula*, *Dactylorhiza hatagirea*) ma is gyűjtenek gyógyító hatásuk miatt (ALLIMUTHU – WALTER 2008, GIRI – TAMTA 2010, JOSHI *ET AL.* 2009, MEDHI – CHAKRABARTI 2009, RAO 2004). A perzsák és a törökök a szálepet forró tejbe tették és gyömbérrel fűszerezték. Törökországban a gumókat hagyományos török fagylalt (*salepi dondurma*, szószerint: rókahere fagylalt, másnéven Mara) és ital készítéséhez használják fel. A törökországi szálepet legalább 10 nemzetség 38 fajából, az ország 5 vidékéről nyerik. Egy kilogramm szárított szálephez 1000–4350 kosbor példány elpusztítása árán lehet hozzájutni, amelyért a gyűjtő kb. 5,6 dollárt kap, a németországi kiskereskedelmi forgalomban ugyanez a mennyiség már háromszor annyit ér (ÖZHATAY *et al.* 1997). A szálep gyűjtését főleg asszonyok, gyermekek és idősebb férfiak végzik, 1 kilogrammnyi szárított gumót mintegy 10 nap alatt lehet összeszedni. A törökországi belföldi kereskedelmi mennyiséget szinte lehetetlen megbecsülni, de az exportált mennyiség az 1990-es években a korábbinak a sokszorosára nőtt és elérte az évi néhány tízezer kilogrammot. Ez alapján Törökországban évente 10–20 millió (KASPAREK – GRIMM 1999) vagy 30–40 millió (SEZIK 2002) orchidea-példány pusztulását okozza a szálep gyűjtése. Az áru mintegy 15 országba jut el, a nagyobb importőrök Németország, Észak-Ciprus és Hollandia. A jelenség nem korlátozódik Törökországra: Albániából 1992-ben 700 kg, 1996-ban 1100 kg száraz szálepet exportáltak Németországba (LANGE 1996), ez évi 1–5 millió kosbor-példánynak felel meg. Kisebb mértékben Görögországban, a Közel-Keleten és a Krím-félszigeten (Ukrajna) is tapasztalható szálep gyűjtése.

A szálepnek nyálkahártyák gyulladását csökkentő, emésztést könnyítő, nyugtató, étvágyjavító, általános roboráló és potencianövelő hatást is tulajdonítanak. Mai vizsgálatok nem igazolták öt olyan kínai gyógyászati készítménynek a jótékony hatását, amelyek orchideák származékait tartalmazták (BULPITT *et al.* 2007). Némely esetben viszont igazolták egyes orchideafajok gumóinak „afrodiziákus” hatását. Az anatóliai kosbor (*Orchis anatolica*) gumóival táplált hím egerek termékenysége (KHOURI *et al.* 2006), illetve a széleslevelű ujjaskosbor (*Dactylorhiza majalis*) poliszaharidokban gazdag kivonata hím patkányok cukorbetegségből adódó szexuális diszfunkcióira (THAKUR – DIXIT 2007) jótékony hatással volt. Napjaink farmakognóziái vizsgálatai is mutatnak ki új, bioaktív anyagokat orchideákból, például a zöldike ujjaskosborból (*Dactylorhiza viridis*) (HUANG *et al.* 2002, HUANG *et al.* 2003). Gyógyászati célokra azonban ma már számos más, hatásos szer is rendelkezésre áll. A fagylalt és ital készítéséhez pedig a szálep helyettesítésére bevált a karboximetil-cellulóz (CMC, E466) és rizskeményítő, és ezeket a kereskedők nem különböztetik meg a valódi száleptől (KASPAREK – GRIMM 1999).

Hazánkban a szálep gyűjtése szerencsére sohasem dívott, de egyes orchideákat a kipusztulás szélére sodort Törökországban, ahol a szokás visszaszorítása fontos feladat lenne. Európában ezért annyit tehetünk, hogy sem otthon, sem külföldön nem vásárolunk szálep-termékeket.

Az orchideák mint a természetvédelem indikátorai és esernyőfajai

Az orchideák nemcsak jelentős fajszaúukkal veszik ki részüket az életformák sokféleségének létrehozásából, hanem azáltal is, ahogy élőhelyeiken számos különböző élőlényel tartanak fenn különleges és fennmaradásukhoz nélkülözhetetlen viszonyt. A biodiverzitás megőrzésével foglalkozó újkeletű tudományterület, a természetvédelmi biológia (konzervációbiológia) az élőhelyek és fajok megőrzésére vonatkozó adminisztratív döntések meghozatalát igyekszik segíteni többek között az ernyőfajok (*umbrella species*) és az indikátor fajok (*indicator species*) körének meghatározásával.

Az esernyőfajok olyan széles elterjedésű fajok, amelyek védelme közvetetten sok más faj megőrzését segítheti elő, mert élőhelyük változatos életközösségnek ad otthont, amelynek tagjai menedéket találhatnak ezen élőlények védelmének ernyője alatt (OZAKI *et al.* 2006). Az esernyőfajok a védendő területek helyének kiválasztásában, a rezervátumok legkisebb minimális méretének meghatározásában, illetve az ökoszisztémák összetételének, szerkezetének és folyamatainak tanulmányozása során használhatók (ROBERGE – ANGELSTAM 2004).

Az indikátor fajok meghatározására hét alternatív definíciót javasoltak (LINDENMAYER *et al.* 2000), amelyek közül legalább három igaz az orchideák jó részére:

- 1.) fajok, amelyek jelenléte ill. hiánya jelzi egy sor más faj jelenlétét ill. hiányát;
- 2.) fajok, amelyeket bizonyos hatások tekintetében érzékenynek tartunk és a környezeti változások (mint például globális klímaváltozás) korai előrejelzőjének tekintünk (bioindikátor fajok);
- 3.) fajok, amelyek az élőhely kezelésének indikátorai, tükrözik a rendszer zavarainak hatását és a zavaró hatások csökkentésére irányuló erőfeszítések hatékonyságát.

Az orchideák jelentős elterjedtségük és változatos élőhelyigényük miatt széles körűen használhatók az életközösségek működőképességének, „egészségének” indikátoraként, azaz olyan szerepet játszanak, mint egykor a kanárik a szénbányákban.

Hogy miként kapcsolódik egyetlen orchideafaj a neki otthont adó életközösség legkülönbözőbb elemeihez, azt a piros madársisak (*Cephalanthera rubra*) példáján mutatjuk be. Ez a faj erőteljesen mikotróf növény, azaz a mikorrhiza-gombák egész élettartama alatt jelen vannak a gyökerében és szerepet játszanak abban, hogy a madársisak több éven keresztül képes észrevétlenül lappangva életben maradni árnyas erdők talajában. Gyökereiből genetikai módszerekkel – többek között – obligát (kizárólagos) ektomikorrhizát képző gombákat (*Tomentella*) is azonosítottak. (Ez azt jelenti, hogy az erdőalkotó fákkal kapcsolatban lévő gomba segít felvenni a fásszárú növénynek a vizet és a benne oldott ásványi anyagokat, ezért „cserébe” a

fotoszintézis során előállított szerves anyagokat – szénhidrátokat – kap.) A madársisak ugyanezekkel a gombákkal azonban más, jóval egyoldalúbb kapcsolatot alakít ki: nagymértékben függ endoszymbiontáitól, izotópos vizsgálatok szerint szénforgalmának 26 %-a, nitrogénforgalmának 61 %-a gombáitól – végső soron pedig az erdőalkotó fáktól – származik, az orchideától a gomba felé irányuló anyagforgalom viszont nem kimutatható (BIDARTONDO *et al.* 2004).

A madársisak virágai a harangvirág (*Campanula*) fajokat mímelve tévesztik meg megporzóikat, a *Chelostoma* nemzetségbe tartozó hártyásszárnyú rovarokat (NILSSON 1983). Ezek a művészméhek a harangvirágokon gyűjtögetnek nektárt és eközben, tévedésből látogatják a madársisak virágait, amely őket is „kihasználja”: hiába vesztegetik idejüket és energiájukat a virágok látogatására, nem találnak táplálékot – de eközben az orchidea virágait megporozzák. A madársisak függése a megporzóktól viszont további következményekkel jár. A faj egyrészt érzékenyen reagál a megporzó méhek megritkulására vagy eltűnésére, amelynek hátterében több más tényező (például vegyszerhasználat) mellett az erdőművelési gyakorlat is állhat. A *Chelostoma*-fajok ugyanis elhalt, korhadó fák üregeiben fészkelnek, és ha a holt fát eltávolítják az erdőből, akkor a méheket megfosztják lakóhelyüktől, a madársisakot pedig megporzóitól. (A holt faanyag ugyanakkor számos további élőlénycsoport, például gombák, mohák, xilofág rovarok, odúlakó madarak stb. számára igen fontos.)

De a madársisak nemcsak e méhektől függ, hanem az azoknak táplálékot nyújtó, az orchideának pedig modellként szolgáló a harangvirágoktól is (VÖTH 1992). A megtévesztő orchideák szaporodási sikere ugyanis a megporzókat vonzó, mágnes-fajhoz közeledve növekszik: azaz minél több harangvirág nyílik a madársisak közelében, annál több termést hoz. A leggyakoribb modell, a baracklevelű harangvirág (*Campanula persicifolia*) élőhelyigénye azonban nem egyezik meg tökéletesen a madársisakéval: legjobban fényben gazdagabb gyepszintű erdőkben, szegélyeken, tisztásokon érzi magát.

A piros madársisak szaporodásához és fennmaradásához tehát egyidejűleg több élőlény együttes előfordulására van szükség. Az orchidea közvetlenül függ mikorrhiza-gombáitól és a megporzó méhektől. A gombák közvetítésével az erdőalkotó fáktól kapja tápanyagainak jelentős részét, termést pedig akkor van esélye hozni, ha az erdőállomány vegyes korösszetételű és természetes szerkezetű s így otthont ad a fényigényesebb harangvirág fajoknak is, valamint a megporzó méhek megtelepedéséhez szükséges holt, korhadó fa is megtalálható. (Nem kizárt, hogy a jövőben még újabb tényezőkre is fény derül, amelyek fontosak a faj életében.)

Mindezek fényében érthető, hogy a piros madársisakot az Egyesült Királyságban a kipusztulás fenyegeti (HARRAP – HARRAP 2009). Angliában rendkívül alacsony a természetes szaporodási rátája, egy populációban tíz év alatt egyetlen termést találtak és megmentése érdekében a virágok mesterséges (kézzel történő) megporzásával próbálkoznak (NEWMAN *et al.* 2007). Emellett a példányokat egyenként igyekeznek védelmezni a növényevőktől, például a csigáktól (NEWMAN – SHOWLER 2007). Ugyanakkor hazánkban a piros madársisaknak még számtalan olyan állománya ismert, amely bőven hoz termést, ami azt jelzi, hogy az életközösség most vázolt hálózata működik és így tartós fennmaradására is jó esély van. Míg számos országban

pollinációs krízisről beszélnek, addig nálunk kimutatták, hogy a faj megporzójának számító *Chelostoma* nemzetségbe tartozó méhek közül három faj relatív gyakorisága határozott növekedést mutat, öt faj gyakorisága nem mutat szignifikáns változást és csupán egy faj állománya csökken (HAVAS *et al.* 2009).

Napjainkban hazánkban az orchideák – és valószínűleg más vadon élő növényfajok – állományai kedvezőbb helyzetben vannak, mint a nyugat-európai államokban, de ez elsősorban annak a tájhasználatban, a természeti erőforrások kiaknázásában, a művelés intenzitásában tapasztalható több évtizedes (vagy évszázados) „lemaradásnak” köszönhető, amelyet az egységes Európában éppen napjainkban igyekszünk felszámolni és ezáltal természetes–féltermészetes élőhelyeink nyugat-európai szemmel irigylésre méltó sokféleségét tönkretenni.

Irodalom

- AHO (ed., 2005): Die Orchideen Deutschlands. – Verlag des Arbeitskreise Heimische Orchideen Deutschlands, Uhlstädt-Kirchhasel. 800 pp.
- ALLIMUTHU, M. – WALTER, T. M. (2008): The Role of Salamisri (*Orchis mascula*) in Geriatric Care. – Siddha Papers **1**(09): 1–9.
- BENKE SZ. – PAPIKA A. – ZENTAI K. – PALKÓ S. (2011): A fenékpusztai pókbangó-állomány története. In: MOLNÁR V. A. (szerk.): Magyarország orchideáinak atlasza. – Kossuth Kiadó, Budapest. pp.: 442–443.
- BIDARTONDO, M. I. – BURGHARDT, B. – GEBAUER, G. – BRUNS, T. D. – READ, D. J. (2004): Changing partners in the dark: isotopic and molecular evidence of ectomycorrhizal liaisons between forest orchids and trees. – Proceedings of the Royal Society London Series B **271**: 1799–1806.
- BULPITT, C. J. – LI, Y. – BULPITT, P. F. – WANG, J. (2007): The use of orchids in Chinese medicine. – Journal of the Royal Society of Medicine **100**: 558–563.
- ELLENBERG, H. jun. (1985): Veränderungen der Flora von Mitteleuropas unter dem Einfluss von Düngung und Immissionen. – Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen **136**: 19–39.
- GUNNARSSON, U. (2000): Vegetation changes on Swedish mires. Effects of raised temperature and increased nitrogen and sulphur influx. – Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology 561. Acta Universitatis Upsaliensis, Uppsala. 25 pp.
- KUHN, N., AMIET, R. & HUFSCHEID, D. (1987): Veränderung der Waldvegetation in der Schweiz infolge Nährstoffreicherung aus der Atmosphäre. – Allgemeine Forst- und Jagdzeitung **158**: 77–84.
- FORGÓ Gy. (1817): Rendkívül való szükség idején, a közönségesen szokásban lévő gabona fajokon kívül, miből készíthetni még kenyeret hazánkban, s mit találhatni még, a mivel olyankor táplálhassa magát a szegénység? – Tudományos Gyűjtemény **10**: 41–57.
- GIRI, D. – TAMTA, S. (2010): A General Account on Traditional Medicinal Uses of *Dactylorhiza batabe-girea* (D. Doon) Soo. – New York Science Journal **3**(2): 78–79.
- HARRAP, A. – HARRAP, S. (2009): Orchids of Britain – Ireland. A Field and Site Guide. 2nd ed. – A – C Black Publishers Ltd. London. 480 pp.
- HAVAS E. – RÉPÁSI V. – STASZNY Á – SÁROSPATAKI M. (2009): A magyarországi *Chelostoma*-fajok (Hymenoptera: Megachilidae) elterjedési és előfordulási gyakoriságának időbeni változása. – Állattani Közlemények **94**(1): 63–72.
- HUANG, S. H. – SHI, J. G. – YANG, Y. Ch. – HU, S. L. (2002): Two New Isobutyltartrate Monoesters from *Coeloglossum viride* (L.) Hartm. var. *bracteatum* (Willd.) Richter. – Chinese Chemical Letters **14**(8): 814–817.
- HUANG, S. H. – SHI, J. G. – YANG, Y. Ch. – TU, P. F. (2003): Two New Tartrate Derivative Glucosides from *Coeloglossum viride* (L.) Hartm. var. *bracteatum* (Willd.) Richter. – Chinese Chemical Letters **14**(8): 814–817.
- JACQUEMYN, H. – BRYN, R. – HERMY, M. & WILLEMS, J. H. (2005): Does nectar reward affect rarity and extinction probabilities of orchid species? An assessment using historical records from Belgium and the Netherlands. – Biological Conservation **121**: 257–263.
- JANEČKOVÁ, P. – WOTAVOVÁ, K. – SCHÖDELBAUEROVÁ, I. – JERSÁKOVÁ, J. – KINDLMANN, P. (2006): Relative effects of management and environmental conditions on performance and survival of populations of a terrestrial orchid, *Dactylorhiza majalis*. – Biological Conservation **129**: 40–49.
- JATIOVÁ, M. – ŠMITÁK, J. (1996): Rozšíření a ochrana orchidejí na Moravě a ve Slezsku. Ver-breitung und Schutz der Orchideen in Mähren und Schlesien. – Arca JiMfa, spol. s. r. o., Třebíč.

- JOSHI, G. C. – TEWARI, L. M. – LOHANI, N. – UPRETI, K. – JALAL, J. S. – TEWARI, G. (2009): Diversity of orchids in Uttarakhand and their conservation strategy with special reference to their medicinal importance. – *Report and Opinion* **1**(3): 47–52.
- KASPAREK, M. – GRIMM, U. (1999): European trade in turkish salep with special reference to Germany. – *Economic Botany* **53**(4): 396–406.
- KHOURI, N. A. – NAWASREH, M. – AL-HUSSAIN, S. M. – ALKOFAYI, A. S. (2006): Effects of orchids (*Orchis anatolica*) on reproductive function and fertility in adult male mice. – *Reproductive Medicine and Biology* **5**: 269–276.
- KULL, T. – HUTCHINGS, M. J. (2006): A comparative analysis of decline in the distribution ranges of orchid species in Estonia and the United Kingdom. – *Biological Conservation* **129**: 31–39.
- KULL, T. (2002): Population Dynamics of North Temperate Orchids. – In: KULL, T. – ARDITTI, J. (eds.): *Orchid Biology: Reviews and Perspectives*, VIII. pp.: 139–165.
- LINDENMAYER, D. B. – MARGULES, C. R. – BOTKIN, D. B. (2000). Indicators of biodiversity for ecologically sustainable forest management. – *Conservation Biology* **14**(4): 941–950.
- MA, B. – LI, M. – NONG, H. – SHI, J. – LIU, G. – ZHANG, J. (2008): Protective effects of extract of *Coelloglossum viride* var. *bracteatum* on ischemia-induced neuronal death and cognitive impairment in rats. – *Behavioural Pharmacology* **19**(4): 325–333.
- MARKOVICS T. – EMÓDY W.-Z. (2011): Egy „kültúrákövető” faj megőrzésének nehézségei és tanulságai – az adriai sallangvirág Kőszegen. In: MOLNÁR V. A. (szerk.): *Magyarország orchideáinak atlasza*. – Kossuth Kiadó, Budapest. pp.: 441–442.
- MATUS G. (2011): Egy jeles orchidea-élőhely története és helyzete: a regéci Gyertyán-kúti-rétek. In: MOLNÁR V. A. (szerk.): *Magyarország orchideáinak atlasza*. – Kossuth Kiadó, Budapest. pp.: 438–440.
- MEDHI, R. P. – CHAKRABARTI, S. (2009): Traditional knowledge of NE people on conservation of wild orchids. – *Indian Journal of Traditional Knowledge* **8**(1): 11–16.
- MOLNÁR V. A. (szerk., 2011): *Magyarország orchideáinak atlasza*. – Kossuth Kiadó, Budapest.
- NEWMAN, R. D. – SHOWLER, A. J. (2007): The use of copper rings to reduce losses of red helleborine *Cephalanthera rubra* to slug and snail herbivory in the Chiltern Hills, Buckinghamshire, England. – *Conservation Evidence* **4**: 66–68.
- NEWMAN, R. D. – SHOWLER, A. J. – HARVEY, M. C. – SHOWLER, D. A. (2007): Hand pollination to increase seedset of red helleborine *Cephalanthera rubra* in the Chiltern Hills, Buckinghamshire, England. – *Conservation Evidence* **4**: 88–93.
- NILSSON L.A.. (1983): Mimesis of bellflower (*Campanula*) by the red helleborine orchid *Cephalanthera rubra*. – *Nature* **305**: 799–800.
- OZAKI, K. – MASAHIRO, I. – TAKAYUKI, K. – SHIGEO, I. – TAKUMA, K. – KENJI, F. (2006): A Mechanistic Approach to Evaluation of Umbrella Species as Conservation Surrogates. – *Conservation Biology* **20**(5): 1507–1515.
- ÖZHATAY, N. – KOYUNCU, M. – ATAY, S. – BYFIELD, A. (1997): A Study on Natural Medicinal Plants Trade of Turkey. – *Society for Protection of Natural, İstanbul*.
- RAO, A. N. (2004): Medicinal orchid wealth of Arunachal Pradesh. – *Newsletter of Envis Node on Indian medicinal plants* **1**(2): 1–5.
- ROBERGE, J.-M. – ANGELSTAM, P. (2004): Useful-ness of the Umbrella Species Concept as a Conservation Tool. – *Conservation Biology* **18**(1): 76–85.
- SEZİK, E. (2002): Turkish Orchids and salep. – *Acta Pharmaceutica Turcica* **44**: 151–157.
- THAKUR, M. – DIXIT, V. K. (2007): Ameliorative effect of fructo-oligosaccharide rich extract of *Orchis latifolia* Linn. on sexual dysfunction in hyperglycemic male rats. – *Sex Disabil* **26**: 37–46.
- VÖTH, W. (1992) Über die Abhängigkeit der *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. (Orchidaceae) von *Campanula persicifolia* L. (Campanulaceae). – *Mitteilungsblatt Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württemberg* **24**(4): 653–668.
- WAITE, S. – HUTCHINGS, M.J. (1991): The effects of different management regimes on the population dynamics of *Ophrys sphegodes*: analysis and description using matrix models. In: WELLS, T.C. – WILLEMS, J. H. (eds.): *Population Ecology of Terrestrial Orchids*. – SPB Academic Publishing, The Hague, pp. 161–175.
- WILLEMS, J. H. & BIK, L. (1991): Long-term dynamics in a population of *Orchis simia* in the Netherlands. In: WELLS, T. & WILLEMS, J. (eds.): *Population ecology of terrestrial orchids*. – SPB Academic Publishing, The Hague. pp.: 33–45.
- WOTAVOVA, K. – BALOUNOVA, Z. – KINDLMANN, P. (2004): Factors affecting persistence of terrestrial orchids in wet meadows and implications for their conservation in a changing agricultural landscape. – *Biological Conservation* **118**: 271–279.

Ajánlott általános irodalom

- AHO (ed., 2005): Die Orchideen Deutschlands. – Verlag des Arbeitskreise Heimische Orchideen Deutschlands, Uhlstädt-Kirchhasel. 800 pp.
- ARDITTI, J. (1992): *Fundamentals of orchid biology*. – John Wiley and Sons, New York. 691 pp.
- BAUMANN, H. & KÜNKELE, S. (1982): *Die wildwachsenden Orchideen Europas*. – Franck'sche Verlagshandlung. Kosmos Naturführer. Stuttgart. 432 pp.
- BUTTLER K.P. (1986): *Orchideen. Die wildwachsenden Arten und Unterarten Europas, Vorderasiens und Nordafrikas*. – Mosaik Verlag. München. pp.: 287.
- CINGEL, N. A. van der (1995): *An Atlas of Orchid Pollination – European Orchids*. – A. A. Balkema Publisher, Rotterdam, The Netherlands. 175 pp.
- CLAESSENS, J. & KLEYNEN, J. (2011): The flower of the European orchid: form and function. – Published by Jean Claessens and Jacques Kleynen. 439 pp.
- DELFORGE, P. (2005a): *Orchids of Europe, North Africa and the Middle East*. – A&C Black, London. 640 pp.
- DIXON, K. W., KELL, S. P., BARRETT, R. L. & CRIBB, P. J. (eds., 2003): *Orchid Conservation*. – Natural History Publications, Kota Kinabalu.
- KINDLMANN, P. – WILLEMS, J.H. – WHIGHAM, D.F. (eds., 2002): *Trends and fluctuations and underlying mechanisms in terrestrial orchid populations*. – Backhuys Publishers, Leiden.
- KREUTZ, C. A. J. (2004): *Kompendium der Europäischen Orchideen / Catalogue of European Orchids*. – Kreutz Publishers. 240 pp.
- MOLNÁR V. A. (szerk., 2011): Magyarország orchideáinak atlasza. – Kossuth Kiadó, Budapest. 504 pp.
- RASMUSSEN, H. N. (1995): *Terrestrial orchids from seed to mycotrophic plant*. – Cambridge University Press, Cambridge.
- VAKHRAMEEVA, M. G. – TATARENKO, I. V. – VARLYGINA, T. I. – TOROSYAN, G. K. – ZAGULSKII, M. N. (2008): *Orchids of Russia and Adjacent Countries (within the borders of the former USSR)*. – A. R. G. Gantner Verlag K. G. Ruggell, Liechtenstein. 690 pp.
- VLČKO, J. – DÍTĚ, D. – KOLNÍK, M. (2003): *Vstavačovitě Slovenska. Orchids of Slovakia*. – ZO SZOPK Orchidea, Zvolen. 120 pp.

Ajánlott világháló oldalak

Biodiversity Heritage Library	http://www.biodiversitylibrary.org/
Die Gattung <i>Epipactis</i>	http://www.aho-bayern.de/Epipactis/
Jany Renz Herbarium	http://orchid.unibas.ch/site.herbarium.php
Virtual Herbaria	http://herbarium.univie.ac.at/database/search.php

Tartalom

Bevezető	4
Az orchideák filogenetikája és rendszertana	5
Az orchideák elterjedése és kialakulása	5
Az orchideák rendszerezése	6
A filogenetikai vizsgálatok módszerei és alapfogalmai	8
A hazai orchideák leszármazási viszonyai	12
Az európai orchideák megporzásbiológiája	22
Az európai orchideák főbb megporzási típusai	24
Önmegporzó fajok	25
A megporzó rovarokat táplálékkal „jutalmazó” fajok	27
Rovarmegporzású, táplálék ígéretével „megtévesztő” fajok	29
Rovarmegporzású, préda-utánzó fajok	30
Rovarmegporzású fajok tartálycsapdával	31
Rovarmegporzású, szexuális úton „megtévesztő” fajok	31
Az európai orchideák életmenete és populációdinamikája	38
Életciklus és életszakaszok	38
Élettartam	42
Virágzásdinamika	43
A szaporodás költsége	45
Az időjárási tényezők és a termőhely hatása a virágzásra	46
A lappangás	47
Mikoheterotróf fajok állománydinamikája	50
Az ivartalan szaporodás	51
Populációszerkezet	53
Az orchidea-típusú mikorrhiza	60
A gomba jelenléte az orchideák fejlődése során	61
Mutualista szimbiózis vagy parazitizmus?	63
Az orchidea típusú mikorrhizában résztvevő gombacsoportok	65
Az orchidea-típusú mikorrhiza specifikálása	70
A magyarországi orchideák fenológiai viszonyai	74
A hazai orchideák csoportosítása fenológiai ritmusuk alapján	74
Virágzásfenológia	76
Termésérés és magszórás	78
A klímaváltozás és az orchideák	79
Az orchideák hibridjei	83
Az európai orchideák veszélyeztetettsége és védelme	88
Az európai orchideák visszaszorulásának mértéke	88
Az élőhelyek elvesztése és átalakulása	91
Az európai orchideák és a szálep	93
Az orchideák mint a természetvédelem indikátorai és esernyőfajai	96
Ajánlott általános irodalom & világháló oldalak	100