

Inaugural - Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
der
Gesamtfakultät
für Mathematik, Ingenieur - und Naturwissenschaften
der
Ruprecht - Karls - Universität
Heidelberg

vorgelegt von

M.Sc. Jonas Bleilevens

aus: Geilenkirchen, Germany
Tag der mündlichen Prüfung: 14.07.2025

Platanthera pervia:
Ein altes Taxon neu erkannt

Systematik und Bewertung
der Gattung *Platanthera* (Orchidaceae)
in Mitteleuropa

Gutachter: Prof. Dr. Marcus Koch

PD Dr. Mike Thiv

Abstract

Orchidaceae represent one of the most species-rich plant-families globally, with the genus *Platanthera* being one of the species-rich genera within this family. This diversity is unevenly distributed globally and only a few species are known in Europe. Alongside the established Central European species *Platanthera bifolia* and *Platanthera chlorantha*, the morphologically intermediate and genetically distinct species *Platanthera muelleri* was formally described in 2017, leading to a re-evaluation of these taxa. In this context, we re-evaluated the Upper Rhine intermediate kin of *Platanthera* and conducted this Central European study, in order to evaluate the intermediate taxon on a large scale.

(I) For this purpose, firstly a revision of the historical names and their type specimens in Central Europe was conducted. This revealed that Petermann (1846) had already validly described intermediate species with the taxon *Platanthera pervia*, but this taxon had fallen into disuse. Thus *P. pervia* is the valid name for these kin.

(II) To further investigate the genus, a combined genetic-morphological study was conducted with genetic analyses (836 individuals) and 75 measured characters (1815 individuals) across 174 locations. The genetic data were analysed by population structure analysis and the morphological data by multivariate statistics. It was shown that *Platanthera pervia* is genetically distinct from the known species – *P. bifolia* and *P. chlorantha* – and probably represents a separate evolutionary lineage. The morphological data were used to verify and revise an existing identification key for distinguishing the three taxa. Furthermore, strong evidence for hybridisation between the three taxa was found, as occasional hybrids of *P. bifolia* and *P. chlorantha* in sympatric locations show a genetic pattern that corresponds to theoretical F1 hybrids. These hybrids can only be distinguished from *P. pervia* by the population structures and are probably the reason why *P. pervia* was overlooked for a long time. The genetic patterns further indicate that hybridisation of *P. bifolia* and *P. pervia* probably occurs on the Upper Rhine area, and introgressions between all three taxa are likely.

The results of the studies (I) and (II) further indicate that *Platanthera muelleri* can be classified as a synonym of *P. pervia* based on taxonomic congruence and genetic identity. The name *Platanthera fornicata* listed by Buttler (2011) was identified as taxonomically invalid, as its type corresponds to *P. bifolia*, and the morphological data do not confirm a subdivision of *P. bifolia* into small-growing open land kin and large-growing forest kin.

The genetic-morphological study (II) revealed a further kin (in addition to the three taxa) that is morphologically indistinguishable from *Platanthera chlorantha* but shows clear genetic differences. This cryptic group – which is here referred as Pseudo-Chlorantha – was found in parts of the German low mountain ranges (Black Forest, Hochtaunus and Eifel) and does not overlap with the distribution area of the genetically distinct *P. chlorantha*.

(III) The geo-ecological investigation of the locations from (II) revealed differences in altitude and climate only between Pseudo-Chlorantha and the three taxa, which themselves revealed no such differences. Furthermore, habitat differences were detected between Pseudo-Chlorantha and *Platanthera chlorantha* in Baden-Württemberg (Germany). These were confirmed by the AHO (Arbeitskreis Heimische Orchideen Baden-Württemberg) records of *P. chlorantha* and its differentiation – both inside and outside the Black Forest. In the Black Forest, *P. chlorantha* (which corresponds to Pseudo-Chlorantha) occurs primarily in biotope types that are base-poor, open and protected. In contrast, outside the Black Forest *P. chlorantha* occurs increasingly in base-rich and shady biotope types. This indicates an ecological differentiation between both groups. Further analysis of the AHO data on nine orchid species showed that these were primarily mapped in protected habitats and frequently within protected areas, which indicates that the species are useful for nature conservation. Whether *P. pervia* (associated with wetlands) and the montane Pseudo-Chlorantha group hold conservation value remains an open question.

Kurzfassung

Orchidaceae sind eine der artenreichsten Pflanzenfamilien der Welt und innerhalb dieser Familie gehört die Gattung *Platanthera* zu den artenreichen Gattungen. Diese Diversität ist global ungleich verteilt und in Europa sind nur wenige Arten bekannt. Neben den in Mitteleuropa etablierten Arten – *Platanthera bifolia* und *Platanthera chlorantha* – wurde 2017 eine morphologisch intermediäre und genetisch eigenständige Art – *Platanthera muelleri* – beschrieben, was zu einer Neuinterpretation dieser Sippen führte. In diesem Zusammenhang wurde in meinem Projekt die oberrheinische intermediäre Sippe der *Platanthera* neu bewertet und diese vorliegende mitteleuropäische Studie durchgeführt, um die intermediären Sippen großräumig zu bewerten.

(I) Hierfür wurde zuerst eine Revision der historischen Namen und ihrer Typusbelege in Mitteleuropa durchgeführt. Hierbei ergab sich, dass von Petermann (1846) intermediäre Sippen bereits unter dem Namen *Platanthera pervia* valide beschrieben wurden, dieses Taxon aber in Vergessenheit geriet. Damit stellt *P. pervia* den prioritären Namen für diese Sippe da.

(II) Zur weiteren Untersuchung der Gattung erfolgte eine kombinierte genetisch-morphologische Studie mit genetischen Analysen (836 Individuen) sowie 75 vermessenen Messlängen (1815 Individuen) über 174 Fundorte hinweg. Die genetischen Daten wurden durch eine populationsgenetische Strukturanalyse und die morphologischen Daten über multivariate Statistik ausgewertet. Es konnte gezeigt werden, dass *Platanthera pervia* eine genetische Eigenständigkeit gegenüber den bekannten Arten – *P. bifolia* und *P. chlorantha* – aufweist und vermutlich eine separate evolutionäre Linie darstellt. Aus den morphologischen Daten ließ sich ein vorhandener Bestimmungsschlüssel zur Unterscheidung der drei Taxa verifizieren und überarbeiten. Dazu wurden starke Evidenzen für Hybridisierungen zwischen den Taxa gefunden, da Einzelhybriden der *P. bifolia* und *P. chlorantha* in sympatrischen Fundorten ein genetisches Muster aufweisen, welches theoretischen F1-Hybriden entspricht. Diese Hybriden sind von der *P. pervia* nur durch die Populationsstrukturen zu unterscheiden und stellen vermutlich den Grund da, weshalb *P. pervia* lange übersehen wurde. Die genetischen Muster zeigen weiter, dass es vermutlich zu Hybridisierungen von *P. bifolia* und *P. pervia* im Oberrheingraben kommt, und Introgressionen zwischen allen drei Taxa sind wahrscheinlich.

Aus den Ergebnissen der Studien (I) und (II) geht weiter hervor, dass *Platanthera muelleri* aufgrund taxonomischer Kongruenz und genetischer Identität als Synonym von *P. pervia* zu klassifizieren ist. Der von Buttler (2011) aufgeführte Name *Platanthera fornicata* wurde taxonomisch als unzulässig erkannt, da sein Typus auf *P. bifolia* zurückgeht und die morphologischen Daten keine Unterteilung der *P. bifolia* in eine kleinwüchsige Offenland- und großwüchsige Waldsippe bestätigen.

In der genetisch-morphologischen Untersuchung (II) ist zusätzlich zu den drei Taxa eine weitere Sippe aufgefallen, welche morphologisch nicht von der *Platanthera chlorantha* zu unterscheiden ist, aber deutliche genetische Unterschiede aufweist. Diese kryptische Gruppe - welche hier als Pseudo-Chlorantha bezeichnet wird - konnte in Teilen der deutschen Mittelgebirge (Schwarzwald, Hochtannus und Eifel) nachgewiesen werden und überschneidet sich nicht mit dem Verbreitungsgebiet der genetisch eindeutigen *P. chlorantha*.

(III) Bei der geoökologischen Untersuchung der Fundorte aus (II) konnten Höhenunterschiede sowie klimatische Unterschiede der Pseudo-Chlorantha zu allen drei *Platanthera*-Taxa erkannt werden, während sich letztere nicht unterschieden. Weiter wurden Habitatunterschiede der Pseudo-Chlorantha zur *P. chlorantha* in Baden-Württemberg nachgewiesen. Diese konnten über die Fundmeldungen der *P. chlorantha* des AHO (Arbeitskreis Heimische Orchideen Baden-Württemberg) und ihrer Differenzierung – innerhalb und außerhalb vom Schwarzwald – bestätigt werden. Im Schwarzwald kommt *P. chlorantha* (welche der Pseudo-Chlorantha entspricht) primär auf basenarmen offenen und gesetzlich geschützten Biotoptypen vor. Außerhalb des Schwarzwaldes kommt *P. chlorantha* vermehrt auf basenreichen sowie schattigen Biotopen vor, was als Indiz auf eine standortabhängige ökologische Differenzierung hinweist. Bei der weiteren Auswertung der AHO-Daten konnte mit neun Orchideenarten gezeigt werden, dass diese primär in geschützten Biotoptypen und häufig innerhalb von Schutzgebieten kartiert wurden. Dies deutet auf einen naturschutzfachlichen Nutzen der Arten hin. Die naturschutzfachliche Relevanz der mit Feuchtgebieten assoziierten *P. pervia* und der montanen Pseudo-Chlorantha bleibt noch offen.

INHALTSVERZEICHNIS Inhaltsverzeichnis I

Abbildungsverzeichnis	V
Tabellenverzeichnis.....	VII
Abkürzungsverzeichnis	VIII
1 Einleitung	2
1.1 Orchideen.....	2
1.2 Die Orchideenflora in Europa.....	5
1.3 Die Gattung <i>Platanthera</i> in Europa	6
1.3.1 Globale Verbreitung und die europäische Diversität der <i>Platanthera</i>	6
1.3.2 Morphologische Merkmale: Variabilität und Einflussfaktoren	8
1.3.3 Genetische und taxonomische Aspekte	9
1.3.4 Bestäuber und Evolutionäre Zusammenhänge	11
1.3.5 Reproduktive Isolation, Autogamie und Hybridisierung.....	13
1.3.6 Ökologie und Bedrohung der <i>Platanthera</i> in Europa.....	14
1.4 Forschungsfragen und Aufbau.....	18
Kapitel (I)	
2 Taxonomische Revision der <i>Platanthera</i> in Mitteleuropa	21
2.1 Anerkannte <i>Platanthera</i> Taxa in Mitteleuropa und ihre Historie	23
2.1.1 <i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich. und <i>Platanthera chlorantha</i> (Custer) Rchb.	23
2.1.2 <i>Platanthera bifolia</i> subsp. <i>subalpina</i> Brügger.....	27
2.1.3 <i>Platanthera chlorantha</i> var. <i>gselliana</i> (H.Baumann, Künkele & R.Lorenz) Perazza & R.Lorenz.....	28
2.2 Weitere kritische Taxa aus Mitteleuropa	29
2.2.1 <i>Platanthera bifolia</i> var. <i>latissima</i> (Tinant) Thielens	29
2.3 Historische Namen intermediärer <i>Platanthera</i> Sippen in Mitteleuropa.....	32
2.3.1 <i>Platanthera brachyglossa</i> (Wallr.) Rchb.....	33
2.3.2 <i>Platanthera pervia</i> Peterm.....	36
2.3.3 <i>Platanthera bifolia</i> sensu Müller (1868)	40

2.3.4	<i>Platanthera bifolia</i> var. <i>robusta</i> Seemen.....	41
2.3.5	<i>Platanthera fornicata</i> (Bab.) Buttler	42
2.3.6	<i>Platanthera bifolia</i> subsp. <i>osca</i> R.Lorenz, Romolini, V.A.Romano & Soca	46
2.3.7	<i>Platanthera muelleri</i> A.Baum & H.Baum.....	49
2.4	Zusammenfassung	54

Kapitel (II)

3	Biosystematische Untersuchung in Mitteleuropa.....	56
3.1	Ergebnisse.....	57
3.1.1	Drei genetische Gruppen mit komplexen Mustern.....	59
3.1.2	Morphometrische Untersuchung zur taxonomischen Artabgrenzung	68
3.2	Diskussion	80
3.2.1	Interpretation der Ergebnisse.....	81
3.2.2	Vergleich zum Forschungsstand	96
3.2.3	Weiterführende Interpretation und wissenschaftliche Bedeutung.....	103
3.2.4	Diskussion der Limitierungen	108
3.2.5	Ausblick und weiterer Forschungsmöglichkeiten	114
3.3	Material und Methoden.....	117
3.3.1	Materialaufsammlung.....	117
3.3.2	Erhebung genetischer ddRAD Sequenzen.....	120
3.3.3	Auswertung der genetischen ddRAD Sequenzen.....	121
3.3.4	Erhebung der morphometrischen Daten.....	123
3.3.5	Auswertung der morphometrischen Daten.....	128

Kapitel (III)

4	Geographisch-ökologische Untersuchung in Mitteleuropa, mit Schwerpunkt in Baden-Württemberg	136
4.1	Material und Methoden.....	140
4.1.1	Untersuchung der AHO-Daten aus Baden-Württemberg.....	143
4.1.2	Standorte der Untersuchten <i>Platanthera</i> Taxa (Kapitel II)	152

4.2	Ergebnisse	154
4.2.1	Standorte der untersuchten <i>Platanthera</i> Gruppen aus Kapitel (II)	155
4.2.2	Untersuchung der AHO-Daten aus Baden-Württemberg	160
4.3	Diskussion.....	169
4.3.1	Beantwortung der Forschungsfragen.....	169
4.3.2	Vergleich der Ergebnisse mit anderen Studien und dem aktuellen Stand der Forschung.....	177
4.3.3	Weiterführende Interpretation im wissenschaftlichen Kontext	180
4.3.4	Methodische Einschränkungen und Schwächen der Studie	183
4.3.5	Ausblick mit weiterführenden Fragen und Forschungsmöglichkeiten	189
5	Literaturverzeichnis.....	IX
6	Physischer Anhang	XXVI
6.1	Physischer Anhang: Textdokumente	XXVI
6.1.1	ddRAD Protokoll.....	XXVI
6.1.2	Trimmomatic Einstellungen	XXVII
6.1.3	Erstellung des Referenzgenom	XXVIII
6.1.4	Freebayes Einstellungen	XXVIII
6.1.5	Filtern des SNP-Panel.....	XXVIII
6.1.6	SNP Filter	XXIX
6.2	Physischer Anhang: Tabelle	XXX
6.3	Physischer Anhang: Abbildungen.....	XXXI
7	Elektronischer Anhang	XLIII
8	Danksagung	XLIV

ABBILDUNGSVERZEICHNIS

Abbildung 1: Typusbeleg <i>Platanthera bifolia</i>	24
Abbildung 2: Typusbeleg <i>P. chlorantha</i>	25
Abbildung 3: Typusabbildung <i>P. bifolia</i> var. <i>brachyglossa</i>	33
Abbildung 4: Typusbeleg <i>P. pervia</i>	36
Abbildung 5: Typusbeleg <i>Habenaria fornicata</i>	42
Abbildung 6: Typusbeleg <i>P. bifolia</i> var. <i>osca</i>	46
Abbildung 7: Typusbeleg <i>P. muelleri</i>	49
Abbildung 8: Bemusterte Standorte der untersuchten Taxa.....	58
Abbildung 9: Cross-Validation-Fehler der Admixture-Analyse	60
Abbildung 10: Proof of Concept der Admixture-Analyse.....	61
Abbildung 11: Genetische Zuordnung der Individuen in der Admixture-Analyse	64
Abbildung 12: Geografische Verteilung der genetischen Zuordnungen	67
Abbildung 13: Größenverteilung der Blütenstandshöhe nach Taxa und Habitat	71
Abbildung 14: Verteilung morphologischer Merkmale nach Taxa.....	72
Abbildung 15: Bedeutung morphologischer Variablen für die Klassifikation.....	76
Abbildung 16: Die statistisch wichtigsten Merkmale zur Taxa-Unterscheidung.....	77
Abbildung 17: Blütenaufnahmen der Taxa im Überblick	91
Abbildung 18: Übersicht der Fundorte.....	119
Abbildung 19: Übersicht der vermessenen Merkmale	124
Abbildung 20: Höhenlage der Fundpunkte aus Kapitel (II).....	155
Abbildung 21: Klimatische Unterschiede der inkludierten Fundpunkte	158
Abbildung 22: Verteilung der Biotoptypen der Gruppen aus Kapitel (II)	159
Abbildung 23: Zeitliche Entwicklung der AHO-Kartierung der <i>Platanthera</i> -Arten	160
Abbildung 24: Zuordnung der kartierten Fundorte zu Schutzgebietskategorien.....	162
Abbildung 25: Sankey-Plots zur Biotoptyp-Zuordnung der Arten	164
Abbildung 26: Verteilung der Anzahl an kartierten Individuen pro Fundort.....	166

Abbildung 27: Entwicklung der Individuenzahlen auf kartierten Flächen 167

Ergänzende Abbildung 1: Admixture-Zuordnung verschiedener Gruppenstärke..... XXXI

Ergänzende Abbildung 8: Genetische Zuordnung der Individuen nach Taxa und StandortXXXII

Ergänzende Abbildung 9: Vergleich der Admixture- und Random-Forest-ZuordnungXXXIII

Ergänzende Abbildung 4: Geografische Verteilung der gen. Zuordnungen in BW..... XXXIV

Ergänzende Abbildung 5: WSS-Error der Spectral-Cluster-Analyse nXXXV

Ergänzende Abbildung 6: Größenverteilung aller Taxa nach Habitat XXXVI

Ergänzende Abbildung 8: Abstand der Fundorte (Kapitel II) zu Naturschutzgebieten ..XXXVIII

Ergänzende Abbildung 9: Histogramm der Flächengrößen auf logarithmischer Skala..XXXVIII

Ergänzende Abbildung 10: Relative Schutzgebietszuordnung der AHO-Fundorte..... XXXIX

Ergänzende Abbildung 11: Abstand der Fundorte zum nächstgelegenen Naturschutzgebiet
..... XXXIX

Ergänzende Abbildung 12: Verteilung der Anzahl der Individuen pro Fundort nach Biotoptypen
..... XL

Ergänzende Abbildung 13: Anzahl der unterschiedlichen Biotoptypen je Art nach Schutzstatus
.....XLI

Ergänzende Abbildung 14: Anzahl der unterschiedlichen Biotoptypen je Art nach Schutzstatus
..... XLII

El. Anhang Abbildung 1-75: Verteilung der Messlängen nach Taxon und Fundorten.....XLIII

El. Anhang Abbildung 76-79: Pearson-Korrelationsmatrix aller Merkmale nach Taxa.....XLIII

El. Anhang Abbildung 80-86: Zeitliche Entwicklung der AHO-Kartierung weiterer Arten
.....XLIII

TABELLENVERZEICHNIS TOC \F T\C

Tabelle 1: Spectral-Cluster-Analyse genetisch Eindeutiger Individuen.....	73
Tabelle 2: Spectral-Cluster-Analyse aller Individuen	74
Tabelle 3: Die wichtigsten Unterscheidungsmerkmale der Taxa	79
Tabelle 4: Übersicht der verwendeten morphologischen Messlängen	125
Tabelle 5: Steckbriefe der berücksichtigten Arten	138
Tabelle 6: Zuordnung der Biotop- und Lebensraumtypen	144
Tabelle 7 Tabelle 6: Anzahl der Fundorte zu den Arten	150
Ergänzende Tabelle 1: unaussagekräftige Spectral-Cluster-Analyse gen. eindeutiger Individuen	XXX
El. Anhang Tabelle eS1: Datenübersicht der analysierten Individuen.....	XLIII

ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS

Abkürzung	Bedeutung	Abkürzung	Bedeutung
AFLP	amplifizierter Längenpolymorphismus von DNS-Fragmenten (Amplified Fragment-Length Polymorphism)	AHO	Arbeitskreis Heimische Orchideen Baden-Württemberg
BW	Baden-Württemberg	ddRAD	doppelt verdaute restriktionsstellenassoziierte DNS (Double digest restriction-site associated DNS)
DNS	Desoxyribonukleinsäure	el. Anhang	elektronische Anhang
FFH	Fauna-Flora-Habitat/ NATURA-2000-Schutzgebiet (Bezug: Richtlinie 92/43/EWG des Rates vom 21. Mai 1992 zur Erhaltung der natürlichen Lebensräume sowie der wildlebenden Tiere und Pflanzen)		
FVA	Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg	ICN	International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants
ID	Identifikationsnummer	LRT	FFH-Lebensraumtypkartierung
LSG	Landschaftsschutzgebiet	LUBW	Landesanstalt für Umwelt, Messungen und Naturschutz Baden-Württemberg
MAUP	Problem der veränderbaren Gebietseinheiten (Modifiable Areal Unit Problem)	MDA	Abnahmegenaugigkeit (Mean Decrease Accuracy)
NSG	Naturschutzgebiet	NUTS	Systematik der Gebietseinheiten für die Statistik (Nomenclature des Unités Territoriales Statistiques)
OFL	Offenlandbiotopkartierung Baden-Württemberg	RG-BW	naturräumlichen Gliederung von Baden-Württemberg nach Meynen et al. (1962)
SD	Standardabweichung (Standard Deviation)	WLD	Waldbiotopkartierung Baden-Württemberg
WSG	Waldschutzgebiet		

Erläuterung der verwendeten Begriffe Fund-/ Stand- und Wuchsort nach Breunig (2002):

Fundort: Der genaue Ort, an dem eine Pflanze gefunden wurde (z. B. Koordinaten Beschreibung).

Standort: Die Umweltbedingungen eines Ortes (z. B. Bodenart, Feuchtigkeit, Licht).

Wuchsort: Die typische Lebensumgebung einer bestimmten Pflanze (inkl. Standort und Einflüsse).

1 EINLEITUNG

1.1 Orchideen

Weltweit ist die Pflanzenfamilie der Orchideen (Orchidaceae), mit über 31.000 akzeptierten Arten die zweitgrößte Familie der Angiospermen (T. Li, Yang, et al., 2021; *WFO Plant List | World Flora Online*, 2024). Über 800 Gattungen sind in dieser Familie beschrieben, und die Erforschung ihrer Diversität ist nicht abgeschlossen. Jedes Jahr werden durchschnittlich mehrere Hundert neue Arten und mehrere neue Gattungen wissenschaftlich beschrieben, was die große Diversität und die vielfältige Entwicklung in dieser Familie unterstreicht (Chase et al., 2015; Piñeiro Fernández et al., 2019). Diese Dynamik macht die Orchideen zu einer wissenschaftlich relevanten Pflanzenfamilie. Ihr Ursprung liegt nach neuesten Forschungsergebnissen in Laurasia, wo sie in der späten Kreidezeit vor etwa 120 bis 83 Millionen Jahren entstanden sind (Pérez-Escobar et al., 2024). Zuvor wurde ihr Ursprung lange Zeit in Australien vermutet. Die heutige Vielfalt der Orchideen hat sich jedoch erst in den letzten 5 Millionen Jahren entwickelt. Heute haben Orchideen ihren biodiversitären Hotspot in den Tropen (Givnish et al., 2016).

Orchideen sind die Familie der Angiospermen mit der größten Variabilität in Bezug auf die Genomgröße, die bis zu 168-fach variieren kann: 1C = 0.33 Picogramm (*Trichocentrum maduroi*) bis 1C = 55.4 Picogramm (*Pogonia ophioglossoides*; Leitch et al., 2009). Dies wird unter anderem auf komplexe evolutionäre Prozesse wie Genomduplikationen oder die Insertion von Retrotransposons zurückgeführt (Song et al., 2022). Die Entschlüsselung der evolutionären Komplexität und Genomarchitektur von Orchideen stellt weiterhin eine zentrale Forschungsherausforderung dar, da ihre außerordentliche Diversität sowie das Zusammenspiel multipler ökologischer und genetischer Determinanten die Entwicklungsdynamiken beeinflussen (Mafakheri et al., 2022; Tian et al., 2018).

Orchideen zeichnen sich nicht nur durch eine hohe Artenvielfalt aus, sondern auch durch ihre Vielzahl an Lebensformen, die von lithophytischen über terrestrische bis hin zu epiphytischen Wuchsformen reicht (*Orchideen - Lexikon Der Biologie*, 1999; Rudall et al., 2013). Morphologisch sind Orchideen für ihre vielfältige Blütenstrukturen bekannt und zeichnen sich durch besondere morphologische Merkmale aus insbesondere durch das Gynostemium, das eine Verschmelzung der männlichen und weiblichen Fortpflanzungsorgane darstellt einschließlich der Antheren, die teilweise in spezifische Antherenfächer integriert sind, sowie durch das charakteristische Element der Blütenlippe (Labellum), das aus dem dritten Petalum gebildet wird.

Fortpflanzung und Entwicklung von Orchideen sind eng mit komplexen ökologischen Wechselwirkungen verknüpft. Zum Beispiel sind Orchideen stark auf Mykorrhiza angewiesen, um zu keimen und Nährstoffe aufzunehmen (Favre-Godal et al., 2020; T. Li, Wu, et al., 2021). Orchideen produzieren eine Vielzahl an kleinen Samen, welche kein eigenes Nährgewebe aufweisen. Aufgrund dieser Anpassungen bleibt die Keimungsrate von Orchideen in der Natur im Vergleich zu anderen Pflanzenfamilien niedrig (Rasmussen, 1995). Eine weitere ökologische Wechselwirkung betrifft die Bestäubung der Orchideen. Schätzungsweise werden mehr als 87 % der Be decksamer inkl. der Orchideen durch tierische Vektoren bestäubt (Chupp et al., 2015; Janes et al., 2024; Maad, 2002). Diese Art der Bestäubung ist oft effizienter und spezifischer als abiotische Bestäubermechanismen. Sie trägt zur floralen Diversifizierung, zu variablen Genflussraten, zur Isolation oder Koexistenz von Arten und damit zur Selektion und Artbildung bei. Diese natürliche Selektion durch Bestäuber hat die Entwicklung der Blütenvielfalt der Angiospermen beeinflusst. Im Fall der Orchideen können diese komplexe Interaktionen mit spezifischen Bestäubern aufweisen (Johnson & Anderson, 2010). Diese können komplizierte Bestäubungsmechanismen beinhalten und auf evolutionäre Anpassungen ihrer Blütenmorphologie zurückgeführt werden (Ackerman et al., 2023; Jersáková et al., 2006). Etwa zwei Drittel der Orchideenarten bieten ihren Bestäubern Belohnungen wie Nektar an und nektarlose Arten weisen oft einen geringeren Fruchtansatz auf (Johnson et al., 2013; Piñeiro Fernández et al., 2019). Daher stellen die koevolutionären Wechselwirkungen einen entscheidenden Faktor hinter der großen Vielfalt an Blütenformen, -farben und -größen dar (Boberg et al., 2014; Trunschke et al., 2019). Dies zeichnet die Vielfalt der Orchideen aus und steht im Zusammenhang mit dem Spezialisierungsgrad sowie dem Spektrum ihrer Bestäuber. Deswegen zählen die Blütenmerkmale als ein zentrales Kriterium für die Artbestimmung innerhalb vieler Orchideengattungen (Aceto & Gaudio, 2011; Johnson & Anderson, 2010; Kühn et al., 2024). Diese komplexen ökologischen Wechselwirkungen haben einen entscheidenden Einfluss auf die Verbreitung und das Überleben vieler Orchideenarten.

Darüber hinaus spielen viele Orchideen eine Rolle für Ökosystemfunktionen und die Erhaltung der jeweiligen Biodiversität (Taylor et al., 2021; Vitt et al., 2023). Viele Arten weisen zudem einen hohen Grad an Endemismus und Habitatspezifität auf, was sie zu empfindlichen Indikatoren für die Gesundheit von Ökosystemen machen kann. Aus diesem Grund werden einige Orchideenarten als sogenannte Flaggschiffarten im Naturschutz eingesetzt, da ihr Schutz zum Erhalt anderer Arten in denselben Lebensräumen beitragen kann, wenn diese in besonders artenreichen oder ökologisch sensiblen Lebensräumen vorkommen (Cribb et al., 2003). Ihre ökologische Bedeutung geht somit über ihre eigene Diversität hinaus und kann indirekt zur Erhaltung der Biodiversität und der ökologischen Stabilität beitragen.

Aufgrund ihrer biologischen Besonderheiten, wie der hohen Spezialisierung bei der Bestäubung, ihrer teilweise sehr engen ökologischen Nischen, und ihrer in Teilen geringen Konkurrenzkraft, gehören viele Orchideen zu den am stärksten gefährdeten Pflanzenarten (Kirillova & Kirillov, 2023). Grundsätzlich gelten viele Orchideenarten in der Natur wegen zunehmender anthropogener Überformung als bedroht oder gefährdet, wobei mehr als die Hälfte der berücksichtigten Arten auf der internationalen Roten Liste der IUCN als gefährdet eingestuft sind (Cribb et al., 2003; IUCN, 2018). Ihre Gefährdung ist vor allem auf die Zerstörung von Lebensräumen, den Klimawandel und nicht nachhaltige Bewirtschaftungspraktiken zurückzuführen. Darüber hinaus machen die komplexen Wechselwirkungen mit ihrer Umwelt Orchideen besonders anfällig für Umweltveränderungen, was ihren Schutz zusätzlich zu einer Herausforderung macht (Fay, 2018; Gargiulo et al., 2018). So wird beispielsweise angenommen, dass der Rückgang der Bestäuberpopulationen und die Auswirkungen des Klimawandels, wie Arealverschiebungen und phänologische Asynchronitäten, die empfindlichen Interaktionen zwischen Orchideen und ihren Bestäubern zunehmend stören könnten (Janes et al., 2024). Um den Schutz der Orchideen zu gewährleisten und den illegalen Handel mit gefährdeten Arten zu bekämpfen, wurden bereits im Jahr 1975 alle Orchideenarten durch das Washingtoner Artenschutzübereinkommen unter Schutz gestellt (CITES - American Orchid Society, 2024).

Effektive Erhaltungsmaßnahmen für Orchideen sollten die genetische, taxonomische und funktionelle Vielfalt berücksichtigen (Fay, 2018). Der Schutz der genetischen Variation ist entscheidend für das evolutionäre Potenzial der Arten, während die Erhaltung verschiedener taxonomischer Gruppen die ökologische Vielfalt sichern kann. Moderne Techniken wie DNS-Barcoding oder Next-Generation-Sequencing in Verbindung mit präzisen morphologischen Analysen ermöglichen die Identifizierung dieser Vielfalt, die Entdeckung kryptischer Arten und ein besseres Verständnis der phylogenetischen Beziehungen (Bateman, 2021; Bateman et al., 2012). Dieses Wissen hilft dabei, Prioritäten für Schutzmaßnahmen zu setzen und Ressourcen gezielt einzusetzen. Darüber hinaus ist für einen effektiven Schutz auch eine stärkere Sensibilisierung der Öffentlichkeit für die Bedeutung wildwachsender Orchideen notwendig (Joshi, 2024). Die Einbindung der lokalen Bevölkerung und das Schließen von Lücken bei der Umsetzung von Schutzmaßnahmen können zu langfristigen Erfolgen beitragen (Künkele, 1978). Insgesamt ist ein vielschichtiger Ansatz erforderlich, der wissenschaftliche Forschung, politische Maßnahmen und öffentliches Engagement kombiniert, um Orchideen und ihre Ökosysteme zu schützen und für künftige Generationen zu erhalten.

1.2 Die Orchideenflora in Europa

Die Flora Europas, insbesondere Mitteleuropas, ist durch komplexe historische und geographische Faktoren geprägt. Während der letzten Eiszeiten verlagerte sich das Verbreitungsgebiet vieler Pflanzenarten nach Süden und einige Arten überlebten in Refugien (Willner et al., 2021). Mit dem Ende der letzten Eiszeit vor ca. 20.000 Jahren und dem Beginn des Holozäns vor ca. 11.700 Jahren begann eine langsame Wiederbesiedlung der eisfreien Gebiete. Als markante geographische Barriere haben die Alpen einen komplexen Einfluss auf die Pflanzenvielfalt in Mitteleuropa (Schmitt, 2007; Schönswetter et al., 2005). Während der Eiszeiten dienten eisfreie Refugien der Alpenränder vielen Arten als Rückzugsgebiet und auch heute noch stellen sie eine natürliche Grenze dar, die die Ausbreitung und den genetischen Austausch zwischen Populationen beeinflusst. Auch der historische Einfluss des Menschen hat die Flora Mitteleuropas nachhaltig geprägt (Büsser, 2022; Eichenberg et al., 2021). Landwirtschaftliche Praktiken wie die Schaf- und Ziegenhaltung führten über Jahrhunderte zu tiefgreifenden Veränderungen der Pflanzengesellschaften, Landschaftsstrukturen und der Artenvielfalt. Die Ausbreitung der sesshaften Landwirtschaft über mehrere Jahrtausende und die rasante industrielle Entwicklung der letzten Jahrhunderte sowie der zunehmende Tourismus der letzten hundert Jahre, haben diesen Einfluss noch erheblich verstärkt (Bilz et al., 2011). Das Ergebnis ist eine stark fragmentierte Landschaft, die den Lebensraum vieler Pflanzenarten, darunter auch Orchideen, verändert hat.

Die Vielfalt der Orchideen ist weltweit ungleich verteilt, wobei gerade die tropischen Regionen der Neotropen globale Hotspots für diese Pflanzenfamilie darstellen (Pérez-Escobar et al., 2024; Thompson et al., 2023; Vitt et al., 2023). Darüber hinaus sind 97 % aller Orchideenarten in ihrer globalen Verbreitung auf einzelne Kontinente beschränkt (Givnish et al., 2016). Insgesamt gehört Europa nicht zu den Regionen mit der höchsten Orchideenvielfalt (Delforge, 2006; Djordjević et al., 2022; Štípková & Kindlmann, 2021). Auch innerhalb Europas ist die Orchideenflora sehr unterschiedlich. Besonders hoch ist die Vielfalt in den Mittelmeerländern und auf dem Balkan, während sie in Mitteleuropa insgesamt geringer ist. Ausschlaggebend sind nicht nur die begrenzte Fläche und die klimatischen Bedingungen, sondern auch die oben erwähnte geographische Geschichte des Kontinents, die die Verbreitung und Entwicklung vieler Orchideenarten beeinflusst hat. Die Lebensform aller einheimischen Orchideenarten in Europa ist terrestrisch (Djordjević et al., 2022) und neue Studien haben gezeigt, dass die Artbildung bei terrestrischen Orchideen auch durch die globale Abkühlung gefördert wurde (Thompson et al., 2023).

Zahlreiche europäische Orchideenarten sind an offene Landschaften, wie Grasland und extensive Weiden, viele auch an Feuchtgebiete wie Moore gebunden (Delforge, 2006). Die relative Seltenheit vieler Orchideenarten hat dazu geführt, dass sie in vielen Regionen unter besonderem Schutz

stehen (Bilz et al., 2011). Trotz dieser Schutzmaßnahmen konnte ein allgemeiner Rückgang der Orchideenflora in Europa nicht aufgehalten werden (Jacquemyn et al., 2005; Kull & Hutchings, 2006). Eine Studie, die die nationalen Roten Listen der europäischen Länder für 166 Orchideenarten analysierte, zeigte, dass Orchideen in Mitteleuropa stärker gefährdet sind als in Nord-, Süd- oder West-Europa, was vor allem auf den hohen Urbanisierungsgrad und die intensive Landwirtschaft in dieser Region zurückzuführen ist (Kull et al., 2016). Grundlegend konnte eine hohe Korrelation zwischen künstlicher Landbedeckung und einer erhöhten Gefährdung nachgewiesen werden, während extensiv genutzte Wiesen und Weiden die Gefährdung verringern können. Ebenso sind Orchideenarten mit einem größeren Verbreitungsgebiet weniger gefährdet als solche mit einer regional begrenzten Verbreitung. Arten, die keinen Nektar produzieren und Knollen bilden, sind stärker bedroht als andere Orchideen. Besonders gefährdet sind ebenfalls Orchideen in Feuchtgebieten, die aufgrund ihrer bedrohten Lebensräume besondere Schutzmaßnahmen benötigen. Die Studie hebt gleichzeitig hervor, dass die Erfassung der Orchideenstandorte und die Bewertung des Bedrohungsstatus von Orchideen in Europa insgesamt gut dokumentiert ist. Dies dient wiederum als Grundlage dafür, dass Schutzmaßnahmen effektiv geplant und umgesetzt werden können (Kull et al., 2016).

1.3 Die Gattung *Platanthera* in Europa

Innerhalb der Familie der Orchidaceae besitzt die Gattung *Platanthera*, auch in Europa eine wissenschaftliche und naturschutzfachliche Relevanz. Sie steht im Mittelpunkt verschiedener Forschungsarbeiten, in welchen evolutionäre, ökologische, taxonomische und naturschutzfachlichen Zusammenhänge untersucht wurden (u.a. Bateman et al., 2015, 2023; Bateman & Sexton, 2008; Buttler, 2011; Durka et al., 2017; Lorenz et al., 2015).

1.3.1 Globale Verbreitung und die europäische Diversität der *Platanthera*

Platanthera ist eine der artenreichsten terrestrischen Orchideengattungen der nördlichen Hemisphäre (Sears, 2008; Wettewa & Wallace, 2021). Sie zeigt eine hohe Dynamik hinsichtlich ihrer geographischen Verbreitung. Da primär in Asien neue Arten entdeckt und beschrieben werden, ist die Klassifizierung der Gattung noch nicht abgeschlossen (Lin, Li, et al., 2024; Lin, Zhang, et al., 2024; Prasad, 2023).

Einer älteren Schätzung von 85 Arten (Hapeman & Inoue, 1997) stehen neuere Schätzungen von bis zu 200 Arten (Eum & Lee, 2012) oder mehr (Efimov, 2016) gegenüber. Dabei wird die Gattung vor allem in Asien und Nordamerika als artenreich beschrieben, während in Afrika, im Pazifik und in Europa nur wenige Vertreter vorkommen (Efimov, 2016; Wettewa & Wallace, 2021). In Europa sind nach Efimov (2016) acht Arten der Gattung vertreten, die bis auf die isländische *Platanthera hyperborea* der schwer zu trennenden Sektion *Platanthera* angehören. Hervorzuheben sind die drei nah miteinander verwandten endemischen Arten: *Platanthera azorica*, *Platanthera micrantha* und *Platanthera pollostantha* (Bateman et al., 2013). Die anderen europäischen Vertreter wie *Platanthera bifolia* und *Platanthera chlorantha* haben ein Verbreitungsgebiet, welches sich teilweise bis Asien und Afrika erstreckt (Kühn et al., 2024), während *Platanthera hyperborea* bis nach Nordamerika verbreitet ist (Efimov, 2016). Auch die mediterranen Arten *Platanthera algeriensis* und *Platanthera kuenkelei* zeigen mit Fundorten auf Sardinien und in Algerien eine über Kontinente hinwegreichende Verbreitung (Lorenz et al., 2012, 2015). Der *Platanthera bifolia/chlorantha*-Komplex, zu dem die beiden bekannten Arten *Platanthera bifolia* und *Platanthera chlorantha* sowie intermediäre Sippen und beschriebene Unterarten und Varietäten gehören, stellt eine taxonomisch unklare Gruppe dar.

Die europäische Flora der *Platanthera* ist durch intensiven genetischen Austausch und Migrationsprozesse gekennzeichnet. Insbesondere der *P. bifolia/chlorantha*-Komplex zeigt nach Efimov (2016) eine Verwurzelung in Ostasien, wobei gleichzeitig darauf hingewiesen wird, dass es aufgrund der starken Migration innerhalb der Sektion *Platanthera* schwierig ist, den genauen Ursprungsort zu bestimmen. Diese Eigenschaften, kombiniert mit der Verbreitung über mehrere Kontinente, machen die europäischen Vertreter der Gattung, insbesondere des *P. bifolia/chlorantha*-Komplexes, zu einem Forschungsobjekt, welches Einblicke in die Evolution und Migration der Orchideen liefern könnte.

Neben dieser wissenschaftlichen Bedeutung sind die beiden mitteleuropäischen Vertreter der Gattung *Platanthera* auch von öffentlichem Interesse. Dies verdeutlicht die Wahl von *P. bifolia* zur deutschen heimischen Orchidee des Jahres 2011 und von *P. chlorantha* zur deutschen heimischen Orchidee des Jahres 2025 (*Orchidee Des Jahres - Dachverband Der Arbeitskreise Heimische Orchideen*, 2025) aus den 57 Orchideenarten, welche für Deutschland aufgeführt werden (Baumann et al., 2005).

1.3.2 Morphologische Merkmale: Variabilität und Einflussfaktoren

Die Gattung *Platanthera* kann durch eine Reihe von Merkmalen identifiziert werden. Dazu gehören die länglichen, rübenförmigen Knollen, der nektarhaltige Blütensporn und das Fehlen eines ausgeprägten Narbenfortsatzes (Sears, 2008). Die mitteleuropäischen Vertreter *P. bifolia* und *P. chlorantha* sind mottenbestäubt, streng zweigeschlechtlich mit bisexuellen Blüten und bilden eine Ähre mit 10–50 weißen bis cremefarbig/grünlich weißen Blüten (Baumann et al., 2005). Seit Darwin (1862) nachwies, dass Unterschiede in der Säulenmorphologie ihre Fähigkeit zur Hybridisierung stark einschränken sollte, besteht ein Konsens darüber, *P. bifolia* und *P. chlorantha* auf Artniveau zu trennen (Darwin, 1862; Pedersen & Lange, 2021). Gleichzeitig wurden seit Reichenbach (1831) immer wieder Beobachtungen von Pflanzen mit intermediärem Phänotyp gemacht. Die Taxonomie der *Platanthera*-Arten in Europa ist nach wie vor Gegenstand wissenschaftlicher Diskussionen, da in der Literatur unterschiedliche Auffassungen zu einigen Taxa bestehen und insbesondere intermediäre Vorkommen unterschiedlich interpretiert werden (Pedersen & Lange, 2021). Eine detaillierte Darstellung dieser taxonomischen Fragen sowie der wichtigsten Arten erfolgt im ersten Kapitel (I) (s. Abschnitt 2, Seite 21 ff) bevor im zweiten Kapitel (II) auf neue genetische und morphologische Ergebnisse eingegangen wird (s. Abschnitt 3, Seite 56 ff).

Bei der großen Anzahl an Studien, die sich mit der Artunterteilung des *P. bifolia/chlorantha*-Komplexes befasst haben, wurden verschiedene morphologische Merkmale zur Unterscheidung herangezogen. Relevant sind hierbei die folgenden Merkmale: Länge des Sporns, Höhe der Pflanzen, Distanz zwischen den Antherenfächern und der Viscidien (Klebscheibchen), die Länge der Caudicula, die Blütendichte des Blütenstandes, die Blütengröße und die Lippenlänge. Diese Merkmale wurden in unterschiedlichen Studien herangezogen, um eine Abgrenzung zwischen den Taxa vorzunehmen (Bateman & Sexton, 2008; Buttler, 2011; Durka et al., 2017; Tyteca & Esposito, 2018; Wucherpfennig, 2021).

Viele dieser Merkmale zeigen jedoch eine erhebliche Plastizität, da sie stark von klimatischen Bedingungen beeinflusst werden. Auch die Populationsdynamik wurde in einigen Studien auf ihren klimatischen Einfluss hin untersucht. So zeigen Langzeitstudien aus England und Russland, dass die klimatischen Bedingungen des Vorjahres - insbesondere Trockenheit und Nässe - einen signifikanten Einfluss auf das Blühverhalten, die Populationsgröße und morphologische Merkmale wie Blattfläche und Pflanzenhöhe haben (Bateman et al., 2023; Kirillova & Kirillov, 2023). Eine Studie aus Schottland zeigt artspezifische Unterschiede in der Reaktion auf Frost und Niederschläge, was auf unterschiedliche klimatische Anpassungen hindeutet (Swainbank & Swainbank, 2019). *P. chlorantha* profitierte dabei mehr von milden Wintern als *P. bifolia*. Eine frühere

Studie an zwei Populationen von *P. bifolia* in Schweden zeigte, dass insbesondere die Spornlänge eine adaptive Rolle in der Bestäuberinteraktion zu spielen scheint, da in trockenen Jahren eine Selektion auf längere Sporne beobachtet wurde (Maad, 2002). Die Ergebnisse zeigen, dass die Selektion zwischen Populationen, Jahren und Geschlechtsfunktionen variieren kann. Neuere Untersuchungen aus Skandinavien von Pedersen & Lange (2021) konnten bestätigen, dass die Spornlänge bei *P. bifolia* durch Bestäuberwechsel beeinflusst wird und somit als wichtiges Unterscheidungsmerkmal für verschiedene Sippen innerhalb von *P. bifolia* herangezogen werden kann. Neben der Spornlänge wird in dieser Studie auch die Pflanzenhöhe als Unterscheidungsmerkmal zwischen den Sippen aufgeführt. In einer anderen Studie konnte gezeigt werden, dass bestimmte morphologische Merkmale wie die Spornlänge mit der geographischen Breite variieren, wobei dieser Trend regional unterschiedlich ausgeprägt ist: Während er für Populationen auf den Britischen Inseln bestätigt wurde, konnte er für Italien nicht nachgewiesen werden (Lorenz et al., 2015). Eine weitere europäische Studie über den Breitengradienten der morphologischen Blütenmerkmale verschiedener Orchideen, die sich auf Populationen in Russland, den Niederlanden und Italien stützte, zeigte für *P. bifolia*, dass sie im mittleren Verbreitungsgebiet niedrigwüchsige Pflanzen aufweist und die Anzahl der Blüten und Blätter im mittleren Verbreitungsgebiet größer ist (Blinova, 2012). Die Abhängigkeit der Pflanzenhöhe von den Niederschlagsverhältnissen, genauer gesagt die positive Korrelation der Pflanzenhöhe mit der akkumulierten Niederschlagsmenge von Januar bis zum Zeitpunkt der Probenahme, wurde für das nordamerikanische Taxon *Platanthera praeclara* nachgewiesen (Biederman et al., 2020). Das deutet darauf hin, dass ausreichende Niederschläge für das Höhenwachstum der Pflanzen entscheidend sind. Dagegen fand diese Studie keine Verbindung zwischen der Anzahl der Blüten und den verwendeten Niederschlagsparametern.

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass klimatische Faktoren sowohl kurz- als auch langfristig vielfältige Auswirkungen auf die Morphologie, Fortpflanzung und Populationsdynamik von

Platanthera-Arten haben, wobei einige Anpassungen regionalspezifisch sind. Der Einfluss von Temperatur, Niederschlag, jahreszeitlichen Extremen und geographischer Breite führt zu einer hohen Variabilität zwischen Populationen, die sich auch in der taxonomischen Differenzierung widerspiegelt.

1.3.3 Genetische und taxonomische Aspekte

Genetische Studien zeigen, dass *P. bifolia* und *P. chlorantha* genetisch sehr ähnlich sind, wodurch eine klare taxonomische Abgrenzung zusätzlich erschwert wird (Bateman et al., 2012;

Esposito et al., 2018; Pavarese et al., 2011). Beide Arten werden als diploid ($2n = 42$) beschrieben, wobei es für *P. bifolia* einige abweichende Zählungen gibt, die jedoch auf Fehlinterpretationen zurückgeführt werden (Efimov, 2016). Die taxonomische Situation der *Platanthera* in Europa ist komplex und viele Studien befassen sich nur mit einem kleinen regionalen Ausschnitt und den dort vorkommenden Populationen. Das Ausmaß dieser Komplexität variiert von Region zu Region. Pedersen & Lange (2021) weisen darauf hin, dass eine taxonomische Einteilung der *P. bifolia* in Skandinavien gerechtfertigt ist, während in südlicheren Regionen zwar auch Populationen mit kurzen und langen Spornen vorkommen, die taxonomische Situation dort aber komplexer ist. Neben der Unterscheidung nach der Spornlänge wurden in diesen Regionen auch eigenständige Sippen beschrieben, ohne die Spornlänge als entscheidendes Differential-Merkmal hervorzuheben (Baumann, 1981; Lorenz et al., 2012, 2015). Die Entstehung von intermediären Phänotypen in gemischten Populationen ist ebenfalls Gegenstand intensiver Forschung. Untersuchungen zeigen, dass solche Pflanzen nicht ausschließlich durch Selektion entstehen, sondern möglicherweise durch assoziative Paarung beeinflusst werden (Ambroise et al., 2020). Dabei wurden Merkmale wie der Abstand der Viscidien und die Länge der Caudicula analysiert, die als wichtige Unterscheidungsmerkmale zwischen den Taxa gelten. Eine Studie aus Belgien untersuchte intermediäre Pflanzen in einer gemischten Population hinsichtlich des Selektionsdrucks auf die Blütenmorphologie. Die genetische Analyse in dieser Studie mit AFLP-Daten zeigte, dass diese intermediären Individuen genetisch näher mit *P. bifolia* verwandt sind, aber eine klare Selektion von *P. bifolia* in Richtung *P. chlorantha* konnte nicht nachgewiesen werden (Ambroise et al., 2020). Dies deutet darauf hin, dass die Zwischenformen keine einfachen Übergangsformen zwischen den beiden Arten sind, sondern möglicherweise eigenständige Linien innerhalb des *P. bifolia/chlorantha*-Komplexes darstellen. Weitere genetische Untersuchungen an Populationen in Belgien, den Niederlanden und Westdeutschland ergaben drei unabhängige Genpools: *P. chlorantha*, *P. bifolia* und eine Gruppe nicht-hybrider Zwischenformen, die möglicherweise ein frühes Stadium der Divergenz innerhalb von *P. bifolia* darstellt (Durka et al., 2017). Dies könnte darauf hindeuten, dass sich innerhalb von *P. bifolia* genetisch und morphologisch differenzierte Gruppen bilden. In dieser Studie zeigt die Analyse der erhobenen AFLP-Daten jedoch eine größere genetische Übereinstimmung zwischen *P. bifolia* und *P. chlorantha* im Vergleich zu den intermediären Populationen.

Zusammenfassend weisen sowohl die morphologischen als auch die genetischen Studien auf eine hohe Komplexität innerhalb der Gattung *Platanthera* in Europa hin. Während einige regionale Unterscheidungen durch bestimmte Blütenmerkmale unterstützt werden, bleibt die genetische Abgrenzung vieler Populationen schwierig, wodurch die taxonomische Einordnung und die Erfassung der tatsächlichen Diversität dieser Orchideen weiterhin eine Herausforderung darstellt.

Kryptische Arten

Diese Komplexität der Gattung *Platanthera* zeigt sich auch in anderen Regionen der Welt. In Nordamerika und angrenzenden Regionen gibt es bereits Erkenntnisse über die Evolutionsgeschichte von *Platanthera*, insbesondere im *P. hyperborea*-Komplex (Wettewa et al., 2020). Die Forschung zeigt, dass Hybridisierung, Polyploidie und genetische Vermischung eine wichtige Rolle in der Evolution dieser Gruppe gespielt haben. Kryptische Arten sind definiert als Taxa, die uns morphologisch identisch erscheinen, genetisch aber signifikante Unterschiede aufweisen und verschiedene Evolutionslinien repräsentieren. Das Vorkommen kryptischer Taxa ist aus allen Zweigen der Metabionta bekannt (Struck et al., 2018; Trontelj & Fier, 2009; Wei et al., 2021). In der Familie der Orchideen konnten in der Vergangenheit bereits kryptische Taxa nachgewiesen werden (Surveswaran et al., 2018). In Europa wurden kryptische Arten in der Gruppe des *Dactylorhiza maculata*-Komplexes identifiziert (Bateman, 2021). In der Studie zum *P. hyperborea*-Komplex in Nordamerika weisen die Autoren darauf hin, dass es in Nordamerika wahrscheinlich noch übersehene kryptische Taxa gibt, auch wenn diese in der Studie noch nicht nachgewiesen werden konnten (Wettewa et al., 2020).

1.3.4 Bestäuber und Evolutionäre Zusammenhänge

Die Interaktionen zwischen Pflanzen und Bestäubern haben die Evolution und Differenzierung von Blütenpflanzen entscheidend geprägt (Baker, 1961; Stebbins, 1970). Ein zentrales Konzept zur Untersuchung dieser Prozesse sind Bestäubungssyndrome, welche Kombinationen von Blütenmerkmalen beschreiben, die Pflanzen an spezifische Bestäubergruppen anpassen und aufgrund ihrer Bedeutung für die Effizienz der Pollenübertragung einem starken Selektionsdruck unterliegen. Bei Orchideen wurde dieser Zusammenhang intensiv erforscht und bereits Darwin (1862) erkannte, dass die Selektion durch Bestäuber eine treibende Kraft hinter der Diversität und Evolution von Blütenmerkmalen ist (Baum & Baum, 2017; Durka et al., 2017; Fenster et al., 2004; Schiestl & Johnson, 2013). Innerhalb der europäischen Orchideen-Flora sind die Arten *P. bifolia* und *P. chlorantha* von wissenschaftlichem Interesse, da an ihnen bereits Bestäubersyndromen beschrieben wurden und sie sich aufgrund ihrer Morphologie gut dazu eignen fortpflanzungsbiologische Fragen, wie das Bateman-Prinzip zu untersuchen (Argue, 2012; Bateman et al., 2012; Bateman & Sexton, 2008; Hapeman & Inoue, 1997; Maad, 2002; Tyteca & Esposito, 2018). Diese Arten produzieren Nektar in ihren Blütenspornen als Belohnung für ihre Bestäuber und zeigen einen engen Zusammenhang zwischen Blütenmorphologie, insbesondere der Spornlänge und Spezialisierung auf bestimmte Bestäuber (Esposito et al., 2017; Holsinger & Wallace, 2004). Diese Eigenschaften machen die Gattung *Platanthera* zu einem potenziellen Modellorganismus für die Untersuchung der Bestäubungsökologie (Janes et al., 2024).

P. bifolia und *P. chlorantha* werden fast ausschließlich von nachtaktiven Lepidoptera der Familien Noctuidae, Sphingidae und Geometridae bestäubt, wobei die meisten Untersuchungen auf Beobachtungen in Nordeuropa basieren (Boberg et al., 2014; Claessens & Kleynen, 2011; Esposito et al., 2017; Sexton, 2014; Steen, 2012; Steen et al., 2019; Steen & Mundal, 2013). Die Interaktionen beider Taxa zu ihren Bestäubern unterscheidet sich primär in der Befestigung ihrer Pollinien. *P. bifolia* zeigt eine Befestigung der Pollinien an den Zungen der Bestäuber. Dieses Merkmal wurde bereits früher als ursprünglicher Zustand beschrieben (Hapeman & Inoue, 1997). *P. chlorantha* hingegen ist an die Anheftung der Pollinien an den Augen der Bestäuber angepasst, was vermutlich eine abgeleitete Form darstellt. In einer schwedischen Studie wurde der Mechanismus der Blütenverschiebung durch einen Vergleich der Bestäubungseffizienz und -geschwindigkeit zwischen den beiden Arten untersucht (Maad, 2002). Es wurde kein Unterschied in der Bestäubungseffizienz festgestellt. *P. chlorantha* hatte jedoch einen schnelleren Pollenexport und -import als *P. bifolia*. Es wird vermutet, dass die erhöhte Effizienz bei der Pollenabgabe an Bestäuber einen Einfluss auf die Artbildung haben könnte (Maad, 2002). Frühere Studien haben auch gezeigt, dass der *P. bifolia/chlorantha*-Komplex eine hohe morphologische Variabilität aufweist, etwa in den Reproduktionsmerkmalen der Säule, und dass diese durch Selektionsdruck leicht verschoben werden können (Hapeman & Inoue, 1997). Durka et al. (2017) konnten zudem zeigen, dass innerhalb des Komplexes eine eigenständige intermediäre Art abgeleitet werden kann. In seiner Studie beobachtete Durka et al. (2017) zudem eine Population der *P. chlorantha* (Sistig) ohne genetische und morphologische Übereinstimmung, welche von den Autoren auf starke Selektionsprozesse zurückgeführt wird, vermutlich ausgelöst durch einen Wechsel der Bestäuber. Darüber hinaus wurde der Komplex genutzt, um Mechanismen wie das Bateman-Prinzip (male-function-hypothesis) zu untersuchen, welches besagt, dass ein stärkerer Selektionsdruck auf die männlichen als auf die weiblichen Fortpflanzungsorgane besteht (Maad, 2002). Sowohl *P. bifolia* als auch *P. chlorantha* sind aufgrund ihrer Morphologie besonders geeignet, um Unterschiede zwischen männlicher und weiblicher Fitness zu analysieren (Bateman et al., 2012; Bateman & Sexton, 2008). Darüber hinaus ist die Hybridisierungsfähigkeit ein weiterer Aspekt, der diesen Komplex als Forschungsobjekt attraktiv macht (Esposito et al., 2017).

Die Forschung zur Anwendung und Interpretation von Bestäubersyndromen, wird erschwert durch die dynamische Taxonomie der Orchideen, in der sich akzeptierte Artnamen häufig ändern, durch den Mangel an natürlichen historischen Beobachtungen sowie durch die komplexen und oft schwer vorhersagbaren Bestäuberinteraktionen (Janes et al., 2024; Pedersen & Lange, 2021). Dies gilt auch für den *Platanthera bifolia/chlorantha*-Komplex, da verschiedene Autoren insbesondere *P. bifolia* in mehrere Taxa aufgeteilt haben, ohne einen Konsens über ihre Taxonomie zu erzielen (Baum & Baum, 2017; Buttler, 2011; Haynold et al., 2021a).

1.3.5 Reproduktive Isolation, Autogamie und Hybridisierung

Reproduktive Isolation, Autogamie und Hybridisierung sind zentrale Aspekte der Fortpflanzungsbiologie von *P. bifolia* und *P. chlorantha*. Untersuchungen haben gezeigt, dass *P. bifolia* und *P. chlorantha* ähnliche Fruchtbarkeitsraten aufweisen. Diese Angaben weichen in der Literatur jedoch stark voneinander ab. So wird der in Baden-Württemberg beobachtete Fruchtansatz für *P. bifolia* mit 62 - 81 % und für *P. chlorantha* mit 70 - 91 % angegeben (Baumann et al., 1998). Swainbank & Swainbank (2019) wiederum beobachteten in Schottland einen Fruchtansatz von ca. 26-29 %, was für die Autoren auf Autogamie als möglichen Fortpflanzungsmechanismus hindeutet. Brzosko (2003) stellte in einer Untersuchung von zwei isolierten *P. bifolia*-Populationen im Biebrza-Nationalpark in Polen eine hohe Fruchtbarkeitsrate von über 90 % fest. Die Autorin interpretiert dies als Hinweis auf einen möglicherweise hohen Grad an Autogamie, wobei unklar bleibt, inwieweit andere Faktoren diese Beobachtung beeinflussen könnten. Weitere Untersuchungen zur spontanen Autogamie europäischer Orchideen ergaben für *P. bifolia*, dass nach induzierter Autogamie eine hohe Fertilität von 80-100 % erreicht wurde (Tałałaj et al., 2017). Dennoch wurde festgestellt, dass die Art nur teilweise selbstkompatibel ist. Inzuchtdepression und Ressourcenmangel während der Samenentwicklung beeinträchtigten die Fortpflanzungsfähigkeit. *P. bifolia* bleibt daher in der natürlichen Umgebung vollständig auf Fremdbestäubung angewiesen. Eine Untersuchung zweier schwedischer Populationen von *P. bifolia* zeigte, dass die Geitonogamie, die Bestäubung zwischen verschiedenen Blüten desselben Individuums, nicht mit der Größe des Blütenstandes variierte (Maad, 2002). In kleinen Populationen lag der Anteil der Geitonogamie zwischen 20 und 40 %, während in großen Populationen kein signifikanter Anteil gefunden wurde. Diese Unterschiede werden durch die begrenzte Anzahl potentieller Bestäubungspartner und die Aktivität der Bestäuber in kleinen Populationen erklärt.

Hybridisierung zwischen *P. bifolia* und *P. chlorantha* wurde in mehreren Studien nachgewiesen (Durka et al., 2017; Mötler et al., 2021; Tyteca & Esposito, 2018). Genetische Analysen mit AFLP-Daten und Blütenduftanalysen zeigten in Belgien, dass intermediäre Individuen in gemischten Populationen genetisch näher mit *P. bifolia* verwandt sind (Esposito et al., 2018). Eine weitere Studie zur reproduktiven Isolation und Pollenübertragung zwischen *P. bifolia* und *P. chlorantha* in Estland zeigte, dass nur eine schwache reproduktive Isolation besteht (Mötler et al., 2021). Dies deutet auf ein frühes Stadium der Artbildung hin. Die Studie kombinierte AFLP-Daten mit morphometrischen Messungen in sympatrischen und allopathischen Populationen. Durch gezielte Kreuzungen in der Studie aus Estland stellte sich heraus, dass die erzeugten Hybriden intermediäre molekulare Merkmale aufwiesen, die denen der vermuteten Hybriden in natürlichen Populationen ähnlich waren. Damit konnte Mötler et al. (2021) die Ergebnisse aus Esposito et al. (2018) nicht bestätigen, dass natürlich beobachtete Hybriden der *P. bifolia* genetisch

näherstehen. In der Studie aus Estland konnte in den allopathischen Populationen aber nachverfolgt werden, dass der Pollenflug nur von *P. bifolia* zu *P. chlorantha* stattfand.

Zusammenfassend zeigen diese Studien, dass *P. bifolia* und *P. chlorantha* sowohl autogame als auch allogame Fortpflanzungsmechanismen besitzen, wobei in einigen Populationen eine hohe Fertilität durch Autogamie erreicht werden kann. Dennoch bleibt die Kreuzbestäubung für die langfristige genetische Variabilität beider Arten von großer Bedeutung. Die geringe reproduktive Isolation zwischen den beiden Arten begünstigt zudem die Hybridisierung, was auf eine nicht abgeschlossenen Artbildung innerhalb des *P. bifolia/chlorantha* Komplexes hindeutet.

1.3.6 Ökologie und Bedrohung der *Platanthera* in Europa

Die Standorte und die geographische Verbreitung von *P. bifolia* und *P. chlorantha* erstrecken sich über weite Teile Europas und angrenzende Gebiete. *P. bifolia* kommt in der gemäßigten Zone Europas vom Nordwesten der Iberischen Halbinsel bis nach Zentralsibirien vor (Bergfeld et al., 2019). Im Norden reicht das Verbreitungsgebiet bis in die boreale Zone nach Nordskandinavien, im Süden bis nach Mittelitalien. Die südöstliche Verbreitungsgrenze liegt auf dem Balkan. Die Art besiedelt magere Wiesen sowie lichte Laubmisch-, Seggen- und Kiefernwälder und bevorzugt frische bis wechselfeuchte, neutrale bis basenreiche Böden. Sie kommt sowohl in Offenlandbiotopen als auch in Waldlebensräumen vor. Die Bestände von *P. bifolia* sind durch intensive Beweidung, Düngung, Aufgabe der traditionellen Grünlandnutzung, Verbuschung und Aufforstung bedroht. In Deutschland ist diese Art nach dem Bundesnaturschutzgesetz streng geschützt. Diese wird in der Deutschen Roten Liste als gefährdet eingestuft (Metzing et al., 2018) und in der baden-württembergischen Roten Liste auf der Vorwarnliste geführt (Breunig & Demuth, 2023). Die geographische Verbreitung von *P. chlorantha* umfasst Europa und Vorderasien von der gemäßigten bis zur submediterranen Zone (Bergfeld et al., 2019). Die nördliche Verbreitung reicht bis in die boreale Zone, in Südkandinavien. Die Südgrenze verläuft durch Nordspanien, Sizilien, den Peloponnes, Kurdistan und den nordwestlichen Iran. Hinsichtlich der Standortansprüche bevorzugt sie lichte Nadel-, Seggen- und Buchenwälder sowie immergrüne Kiefernwälder und walddnahe Wiesen auf frischen Böden. Gefährdungsursachen sind vor allem intensive Beweidung, Abholzung und Aufforstung mit Monokulturen. Auch *P. chlorantha* ist in Deutschland streng geschützt und wird auf der Deutschen Roten Liste als potenziell gefährdet (Metzing et al., 2018) und auf der Roten Liste für Baden-Württemberg auf der Vorwarnliste geführt (Breunig & Demuth, 2023). Vergleicht man die Standorte und Verbreitungsgebiete der beiden Arten, zeigen sich sowohl Gemeinsamkeiten als auch Unterschiede. Beide Arten besiedeln

weite Teile Europas und dringen bis in boreale Regionen vor. Während *P. bifolia* eine größere Verbreitung bis nach Mittelsibirien aufweist, ist *P. chlorantha* stärker auf Europa und Vorderasien beschränkt. Außerdem zeigt *P. bifolia* eine größere Standortplastizität, da sie sowohl Offenland- als auch Waldhabitats besiedelt, während *P. chlorantha* stärker an Waldgebiete gebunden zu sein scheint. Die Gefährdung beider Arten ist deutschlandweit ähnlich.

Zur Höhenverbreitung von *P. bifolia* und *P. chlorantha* ist zu sagen, dass beide Arten in Baden-Württemberg in Höhenlagen zwischen 100 und 1400 m mit einem Schwerpunkt zwischen 400 und 900/800 m vorkommen (Bergfeld et al., 2019). In den Alpen kommen beide Arten bis in Höhenlagen von 2500 m vor (Bergfeld et al., 2019; Baumann et al. 2006). In einer Studie über Orchideenarten auf dem Balkan wird *P. bifolia* in Höhenlagen zwischen 200 und 1700 m (m ü.M.) und *P. chlorantha* zwischen 200 und 1400 m angeführt, wobei beide Arten häufiger in mittleren Höhenlagen zwischen 700 und 1000 m vorkommen (Djordjević et al., 2022).

Die Populationsdynamik beider Arten hängt stark von den Umweltbedingungen ab. Eine sechsjährige Untersuchung isolierter Populationen von *P. bifolia* im Biebrza-Nationalpark in Polen zeigte deutliche Unterschiede in der Populationsgröße, der Fruchtbarkeitsrate und der Fortpflanzungseffizienz (Brzosko, 2003). Die Blätter der Pflanzen erreichten ihre maximale Größe vor der Blüte, was auf Reproduktionskosten hindeutet. In den ersten zwei Jahren nach der Blüte nahm die Blattgröße ab, bevor sie sich in den folgenden Jahren stabilisierte. Es wurde auch festgestellt, dass blühende Individuen größere Blätter hatten als nicht blühende Pflanzen. Besonders auffällig war, dass Pflanzen, die mehrmals blühten, insgesamt größer und kräftiger waren als Pflanzen, die nur einmal blühten. Dies deutet darauf hin, dass nur besonders vitale Individuen in der Lage sind, über mehrere Jahre hinweg regelmäßig zu blühen. Ein weiterer entscheidender Faktor für die Populationsdynamik war die Vegetationsruhe (Dormanz), die die Anzahl der oberirdisch sichtbaren Pflanzen stark beeinflusste. Die Häufigkeit von Individuen, die in einem bestimmten Jahr keine oberirdischen Triebe ausbildeten, variierte zwischen den Populationen und zwischen den Jahren. In der einen Population lag der Anteil der Pflanzen, die in einem Jahr keine oberirdischen Triebe entwickelten, zwischen 12 % im Jahr 1998 und 22 % im Jahr 2000. In der anderen Population war dieser Anteil insgesamt niedriger, mit nur 1 % im Jahr 1998, aber bis zu 16 % in den Jahren 1999 und 2000. Es wurde auch beobachtet, dass nicht blühende Pflanzen häufiger in die Vegetationsruhe übergangen als blühende Individuen. Nach der Dormanz blühten die meisten Pflanzen nicht sofort wieder, was darauf hindeutet, dass die Vegetationsruhe auch der Regeneration und der Speicherung von Ressourcen dient (Brzosko, 2003).

Generell sind die Hauptgefährdungsursachen für beide Arten Habitatverlust, veränderte Landnutzung, Klimawandel, invasive Arten, mangelnde Pflege und ungeeignete Managementmaßnahmen sowie genetische Isolation durch Habitatfragmentierung (Ellwanger et al., 2022; IPBES, 2018). Eine Studie aus Nordamerika, in der 35 Populationen der gefährdeten *Platanthera leucophaea* auf anthropogene Habitatfragmentierung und deren Einfluss auf die genetische Vielfalt untersucht wurden, zeigte, dass stark fragmentierte Populationen eine verringerte genetische Vielfalt aufweisen, wodurch die Anpassungsfähigkeit und das langfristige Überleben der Art gefährdet werden kann. Besonders kleine und isolierte Populationen waren von einer erhöhten Inzuchtdepression betroffen, so dass ihr Aussterberisiko erhöht war. Die Fragmentierung hatte auch langfristige Auswirkungen auf die Fortpflanzungsfähigkeit und den Genfluss zwischen den Populationen. Die Autoren empfehlen Schutzmaßnahmen zur Vernetzung von Lebensräumen, um die genetische Vielfalt zu erhalten und das langfristige Überleben dieser Orchidee zu sichern. Die Studie zeigt, dass anthropogene Veränderungen, wie zum Beispiel Habitatfragmentierung, die genetische Struktur und Integrität von *P. leucophaea* stark beeinflussen können. Daraus können Parallelen zur Gefährdung von *P. bifolia* und *P. chlorantha* in Europa gezogen werden. Eine vergleichende Studie der nationalen Roten Listen in Europa, in der der Einfluss von biologischen Merkmalen und Landschaftsdaten auf den Gefährdungsgrad von 166 Orchideenarten untersucht wurde, zeigte für die Gattung *Platanthera*, dass sie in vielen Regionen Europas stark gefährdet ist (Kull et al., 2016). Vor allem in urbanisierten und industrialisierten Gebieten führen Lebensraumverlust und intensive Landwirtschaft zu einer erhöhten Gefährdung dieser Arten. In Mitteleuropa sind *Platanthera*-Arten besonders von der Fragmentierung ihrer Lebensräume betroffen. Der fortschreitende Rückgang geeigneter Wiesen- und Feuchtlebensräume stellt eine wesentliche Gefährdungsursache dar, die sich in einem erhöhten Gefährdungsgrad widerspiegelt. Dies unterstreicht die Notwendigkeit gezielter Schutzmaßnahmen und eines effektiven Habitatmanagements, um den langfristigen Erhalt zu sichern. Ein entscheidender Faktor ist der Einfluss von Landnutzungsänderungen. Die Studie zeigt, dass sich eine Rückkehr zu extensiven Bewirtschaftungsformen von Wiesen und Feuchtgebieten positiv auf die Erhaltung von *Platanthera*-Arten auswirken könnte. Dies unterstreicht die Bedeutung einer nachhaltigen Landschaftspflege, um bestehende Populationen zu stabilisieren und einen weiteren Rückgang der Art zu verhindern (Kull et al., 2016). In einer achtjährigen Langzeitstudie auf der schottischen Insel Skye wurden Populationsdynamik, Morphologie, Habitatpräferenzen und klimatische Einflüsse von *P. bifolia* und *P. chlorantha* untersucht (Swainbank & Swainbank, 2019). Während die Blühaktivität von *P. bifolia* mit der Zeit zunahm, stieg die von *P. chlorantha* zunächst an, bevor sie wieder deutlich zurückging. Dies deutet darauf hin, dass eine jährliche Mahd möglicherweise nicht optimal für die langfristige Erhaltung von *P. chlorantha* ist. Im Untersuchungszeitraum gingen 56 % der *P.*

bifolia-Pflanzen und 80 % der *P. chlorantha*-Pflanzen verloren, was auf Unterschiede in der Populationsstabilität hinweist. In der Studie wurden beide Arten auf nährstoffarmen Wiesen mit einem pH-Wert von 6,5 gefunden, wobei *P. chlorantha* Standorte mit etwas höherem Nährstoffgehalt bevorzugte. Die Studie zeigt, dass *P. bifolia* von Pflegemaßnahmen profitiert, die den Konkurrenzdruck minimieren, während *P. chlorantha* durch eine weniger intensive Mahd gefördert wird (Swainbank & Swainbank, 2019).

Eine aktuelle Studie aus dem Landkreis Schwäbisch Hall untersuchte die Entwicklung der Orchideenbestände inklusive der Gattung *Platanthera* in diesem Gebiet und zeigte einen deutlichen Bestandsrückgang der *P. bifolia* seit den 1990er Jahren (Wieland et al., 2023). In diesem Landkreis stellt *P. bifolia* die seltenere Art da, welche auch deutlich stärker von einem Rückgang betroffen ist als *P. chlorantha*. Die Anzahl der Fundorte von *P. bifolia* hat sich seit den 1990er Jahren um 48 % verringert, während auch der Gesamtbestand der Pflanzen um 76 % zurückgegangen ist. Dieser Rückgang zeigt sich regional sehr unterschiedlich, wobei einige ehemalige Subpopulationen nahezu vollständig erloschen sind. Aufgrund dieser dramatischen Entwicklung wurde *P. bifolia* in der Gefährdungskategorie von gefährdet auf stark gefährdet hochgestuft. Sollte der Negativtrend anhalten, könnte sie in naher Zukunft sogar als potenziell vom Aussterben bedroht gelten. Die Hauptgefährdungsursachen für *P. bifolia* im Landkreis Schwäbisch Hall umfassen vor allem forstwirtschaftliche Maßnahmen wie Holzeinschläge und Wiederaufforstungen, Eutrophierung durch landwirtschaftliche Nutzung, Bodenverdichtung durch schwere Maschinen, eine zu frühe Mahd in Feuchtwiesen sowie die Verbuschung ehemaliger Wacholderheiden infolge der Aufgabe traditioneller Schafbeweidung. Diese Faktoren verschärfen die ohnehin bestehenden Bedrohungen durch Habitatfragmentierung und Klimawandel. Zum Schutz der Art empfehlen Wieland et al. (2023) gezielte Maßnahmen, um die noch bestehenden Populationen zu erhalten. Dazu gehören der Erhalt lichter Waldstrukturen, eine spät durchgeführte Mahd erst nach der Fruchtreife Ende August, das Einrichten von Pufferzonen mit Düngeverbot um die Fundorte sowie die Fortführung der Beweidung in ehemaligen Schaftriften, um eine weitere Verbuschung zu verhindern. Diese Ergebnisse unterstreichen, dass nicht nur der allgemeine Habitatverlust, sondern auch gezielte menschliche Eingriffe in Wald- und Wiesenökosysteme einen entscheidenden Einfluss auf den Fortbestand von *Platanthera*-Arten haben können.

Der Klimawandel wirkt sich auch auf die Orchideen Mitteleuropas aus. Während viele Arten durch den anthropogenen Klimawandel negativ beeinflusst werden und Bestandsrückgänge zu beobachten sind, gibt es auch Arten, die von milderen Klimabedingungen profitieren können (Bergfeld, 2024). Für *Platanthera*-Arten in Baden-Württemberg wurde ein Rückgang in Halbtrockenrasen auf Löss beobachtet, zum Beispiel in den trocken-warmen Gebieten des Kraichgaus

in Nordbaden. Dort sind die Bestände in einigen Naturschutzgebieten seit 2018 deutlich zurückgegangen und selbst im regenreichen Frühsommer 2024 konnten nur noch wenige Exemplare gefunden werden. Während die Pflanzen zunehmend an den Rand von Gebüsch zurückgedrängt werden, zeigen höher gelegene Biotope in halboffenen Wäldern bislang keine vergleichbaren Rückgänge, so dass die negative Entwicklung nicht auf ganz Baden-Württemberg übertragen werden kann. Die Ergebnisse verdeutlichen, dass Habitatfragmentierung, Landnutzungsänderungen, Klimawandel und fehlendes Habitatmanagement die genetische Vielfalt, Populationsstabilität und langfristige Überlebensfähigkeit von *Platanthera*-Arten erheblich beeinträchtigen, so dass gezielte Schutzmaßnahmen und eine nachhaltige Landschaftspflege für ihren Erhalt unerlässlich sind.

1.4 Forschungsfragen und Aufbau

Orchideen gehören zu den artenreichsten Pflanzenfamilien der Welt (Givnish et al., 2016; Leitch et al., 2009; Pérez-Escobar et al., 2024) und sind daher Gegenstand zahlreicher botanischer Forschungsprojekte. Neben Fragestellungen, die sich mit ihrer ökologischen Vielfalt, ihrer komplexen Evolutionsgeschichte und ihrer Taxonomie befassen, sind Orchideen auch für den Arten- und Naturschutz relevant. Aufgrund der starken Bedrohung vieler Orchideenarten und ihrem allgemeinen internationalen Schutzstatus fundieren einige Arten als Flaggschiffarten, welche durch ihren Schutz auch den Schutz von anderen Arten und ihrer Lebensräume umfasst (Metzing et al., 2018; Swainbank & Swainbank, 2019). In Europa ist die Gattung *Platanthera*, insbesondere der *Platanthera bifolia/chlorantha*-Komplex eine Gruppe welche sowohl wissenschaftlich als auch naturschutzfachlich untersucht wurde. Die zunehmende taxonomische Aufspaltung der Art mit unterschiedlichen Ansätzen hat Fragen bezüglich der systematischen Einordnung der *Platanthera*-Arten in Mitteleuropa aufgeworfen (Bateman & Sexton, 2008; Buttler, 2011; Durka et al., 2017; Haynold et al., 2021a; Pedersen & Lange, 2021). Um einen langfristigen Artenschutz zu gewährleisten und den naturschutzfachlichen Nutzen der Arten zu untersuchen ist ein fundiertes Wissen über die Diversität und die Systematik der Taxa grundlegend. Dies ist bei dem Mitteleuropäische Komplex, bestehend aus *P. bifolia*, *P. chlorantha* sowie intermediären Sippen bislang nur begrenzt gelungen. Die Unterscheidung der *P. bifolia* und *P. chlorantha* beruht vor allem auf Unterschieden in der Säulenmorphologie, vor allem im Abstand der Viscidien und Unterschiede des Sporns. Dennoch treten immer wieder intermediäre Individuen auf, die die taxonomische Abgrenzung erschweren. Darüber hinaus zeigen zahlreiche Studien, dass viele morphologische Merkmale starken ökologischen und klimatischen Einflüssen unterliegen, was die Taxonomie zusätzlich erschwert (Bateman et al., 2023; Kirillova & Kirillov, 2023; Maad, 2002; Swainbank & Swainbank, 2019, etc.). Während in anderen Regionen, wie Nordamerika (Wettewa et al.,

2020), detaillierte großflächige genetische Analysen durchgeführt wurden, fehlen für Mitteleuropa groß angelegte Studien, die eine umfassende Bewertung ermöglichen. Die vorhandenen genetischen Untersuchungen beschränken sich meist auf lokale Populationen und können daher nicht verallgemeinert werden (Durka et al., 2017; Pedersen & Lange, 2021).

Die vorliegende Arbeit greift diese Problematik in drei Kapiteln auf und untersucht *Platanthera*-Fundorte in Mitteleuropa. Themen sind hierbei die Taxonomie (Kapitel I), die Morphologie und Genetik (II) sowie die Geografie und Ökologie der mitteleuropäischen *Platanthera* (III), mit einem Schwerpunkt auf intermediäre Vorkommen. In allen Teilen handelt es sich um eine explorative Studie. Dieser Arbeit gingen Beobachtungen von rein intermediären Populationen im Oberrheingraben in Baden-Württemberg, durch verschiedene Mitglieder des Arbeitskreises Heimische Orchideen Baden-Württemberg voraus. Diese Beobachtungen und die Frage, wie diese einzuordnen sind und wie sie sich zu der neu beschriebenen Art *Platanthera muelleri* verhält (Baum & Baum, 2017; Durka et al., 2017), gaben den Anstoß zu diesem Projekt. Der Umfang des Projektes wurde auf möglichst viele Gebiete in Europa ausgedehnt, wobei der Schwerpunkt der untersuchten Fundorte in Baden-Württemberg (Deutschland) liegt (66 von 174 Fundorten). Die Breite der abgedeckten geografischen Regionen sowie die Kombination von genetischen Analysen und morphologischen Merkmalen in der vorliegenden Studie, und die vorausgehende Revision der historischen taxonomischen Literatur, vertiefen das Verständnis über vorhandene evolutionäre Linien, deren Benennung und die Diversität im *P. bifolia/chlorantha*-Komplex.

Meine drei Kapitel befassen sich jeweils mit einem dieser Themen:

(I) Literaturübersicht zur Taxonomie und Nomenklatur der Gattung *Platanthera* in Europa: In diesem Kapitel arbeite ich die vorhandene Literatur zur Taxonomie und Nomenklatur der Gattung *Platanthera* im Forschungsgebiet mit besonderem Schwerpunkt auf Mitteleuropa auf. Dieses Literaturkapitel bildet die Grundlage für mein nachfolgendes Kapitel (II), in dem die taxonomischen Erkenntnisse mit genetischen und morphologischen Daten überprüft werden. Zunächst stelle ich die allgemein anerkannten Taxa der Gattung *Platanthera* vor und gehe dabei auf diejenigen ein, die meiner Meinung nach wissenschaftlich relevant und anzuerkennen sind. Danach widme ich mich den bisherigen Veröffentlichungen über intermediäre Taxa, die mit intermediären Merkmalen zwischen *P. bifolia* und *P. chlorantha* beschrieben wurden. Mein Ziel ist es, durch eine systematische Aufarbeitung der Literatur neue taxonomische Erkenntnisse zu gewinnen und notwendige Änderungen in der Systematik und Nomenklatur von *Platanthera* in Mitteleuropa aufzuzeigen. Die gewonnenen Erkenntnisse bilden die Grundlage für weitere wissenschaftliche Untersuchungen und tragen zur Klärung der taxonomischen Strukturen innerhalb der Gattung *Platanthera* bei.

(II) Genetische und morphologische Analyse der *Platanthera* Mitteleuropas:

In diesem Kapitel werden die Ergebnisse einer genetischen und morphologischen Analyse der *Platanthera*-Taxa Mitteleuropas vorgestellt. Mit Hilfe der Auswertung der erhobenen ddRAD-Daten wurde eine Gruppenzuordnung vorgenommen, die eine objektive Grundlage für die Abgrenzung potentieller Taxa darstellt. Zusätzlich wurden zahlreiche morphologische Daten erhoben, um die genetisch identifizierten Gruppen auch auf phänotypischer Ebene wiederzuerkennen. Ziel dieser Untersuchung ist es, die Taxonomie in Mitteleuropa neu zu bewerten und die in Kapitel (I) aufgezeigten Veränderungen anhand empirischer Daten zu verifizieren. Die zentrale Fragestellung dieses Kapitels lautet zunächst: **(II-I)** Gibt es ein eigenständiges, morphologisch intermediäres drittes Taxon der Gattung *Platanthera* in Mitteleuropa und wie lässt es sich sicher abgrenzen? **(II-II)** Darüber hinaus untersuche ich, ob Hybriden zwischen den bekannten Taxa nachweisbar sind und ob Hybriden zwischen *P. bifolia* und *P. chlorantha* sicher von einem möglichen intermediären Taxon unterschieden werden können. Die Ergebnisse dieses Kapitels liefern neue Erkenntnisse für die systematische Einordnung von intermediären Taxa und tragen zur Klärung taxonomischer Unsicherheiten in der Gattung *Platanthera* in Mitteleuropa bei.

(III) Geographische und populationsökologische Analyse von *Platanthera* und anderen Orchideen: Dieses Kapitel besteht aus zwei unabhängigen Teilen, die sich mit der geographischen Verbreitung und den populationsökologischen Aspekten der *Platanthera*-Sippen sowie mit der Analyse der Orchideendaten des Arbeitskreises Heimische Orchideen Baden-Württemberg (AHO) befassen. **(III-I)** Im ersten Teil untersuche ich die geographischen Parameter der Fundorte, die bereits in Kapitel (II) verwendet wurden. Durch die Analyse der geographischen Unterschiede zwischen den Taxa der Gattung *Platanthera* in Mitteleuropa soll die Frage beantwortet werden, ob sich Standortpräferenzen nachweisen lassen und ob sich daraus naturschutzfachlich relevante Aussagen ableiten lassen. Diese Analyse liefert wichtige Informationen darüber, ob ökologische Faktoren zur Differenzierung der Taxa geeignet sind und welche Konsequenzen sich daraus für die Erhaltung der verschiedenen Taxa ergeben. **(III-II)** Im zweiten Teil werte ich die Fundmeldungen des AHO zu neun Orchideenarten aus, unter anderem die beiden bekannten *Platanthera*-Arten. Ziel dieser Modellstudie für ganz Baden-Württemberg ist es, zu analysieren, ob die vorhandenen Daten Rückschlüsse auf den Gefährdungszustand verschiedener Orchideenarten zulassen und inwieweit sie für den Arten- und Naturschutz genutzt werden können. Dabei wird untersucht, inwieweit die erhobenen Daten eine fundierte Einschätzung der Bestandsentwicklung erlauben und welche Schlussfolgerungen hinsichtlich der Biotopzugehörigkeit sowie daraus ableitbarer Schutzmaßnahmen gezogen werden können. Die Ergebnisse dieses Kapitels tragen dazu bei, die ökologischen Rahmenbedingungen der *Platanthera* in Baden-Württemberg einzuordnen und gleichzeitig eine fundierte Einschätzung der Gefährdungssituation mehrerer Orchideenarten auf Basis der AHO-Daten vorzunehmen.

2 TAXONOMISCHE REVISION DER *PLATANThERA* IN MITTEL-EUROPA

Die taxonomische Nomenklatur bildet das Fundament jeder systematischen Untersuchung einer Pflanzengattung. Für eine fundierte Revision gilt es zunächst einen umfassenden Überblick über die historische Literatur einer Gattung zu erarbeiten. In dieser Arbeit erfolgt eine Revision der taxonomischen Namen innerhalb der Gattung *Platanthera* in Mitteleuropa. Erst nach einer detaillierten nomenklatorischen Analyse können morphologische und molekulargenetische Studien eine valide taxonomische Einordnung der Gruppe ermöglichen.

In den letzten Jahrzehnten hat sich in der Taxonomie der Orchideen eine zunehmende Aufspaltung auf Artniveau etabliert. Während diese Differenzierung in manchen Fällen gerechtfertigt ist, besteht häufig keine ausreichende wissenschaftliche Grundlage für die Anerkennung eng abgegrenzter Arten (Bateman et al., 2010; Pedersen & Lange, 2021). Um eine unnötige Inflation taxonomischer Einheiten zu vermeiden, verfolgt meine Arbeit einen nachvollziehbaren Ansatz: Jedes Taxon wird einzeln betrachtet, die historische Literatur zusammengefasst und kritisch hinterfragt.

Wie notwendig solche Revisionen sind, zeigt sich exemplarisch an der Gattung *Ophrys*, bei welcher trotz intensiver multidisziplinärer Forschung, kein Konsens über die Anzahl der anerkannten Arten besteht. Je nach taxonomischem Konzept variiert die Zahl der akzeptierten Taxa zwischen lediglich neun und über 400 Arten (Bateman & Rudall, 2023). Diese Spannweite verdeutlicht, wie subjektiv die taxonomische Einstufung sein kann. Auch für die Gattung *Platanthera* existiert seit über 270 Jahren keine einheitliche taxonomische Auffassung. Besonders in den letzten 30 Jahren rückten intermediäre Sippen in Mitteleuropa in den Fokus der wissenschaftlichen Diskussion (Bleilevens et al., 2021; Buttler, 2011; Durka et al., 2017, etc.).

Dass ein allgemeiner Konsens in der Orchideen-Taxonomie schwer zu erzielen ist, zeigt sich auch in gängigen Orchideenführern, die teils erhebliche Abweichungen in der Anerkennung verschiedener Taxa aufweisen (Hassler & Meyer, 2022; F. Müller et al., 2021). Innerhalb der Gattung *Platanthera* wurde *Platanthera bifolia* im Laufe der Zeit von verschiedenen Autoren in unterschiedliche Arten, Unterarten und Varietäten unterteilt (Babington, 1836; Baumann, 1981; Baumann et al., 2003; Buttler, 2011; Lorenz et al., 2012, 2015; Pedersen & Lange, 2021; Tinant, 1836). Diese Vielfalt taxonomischer Konzepte unterstreicht die Notwendigkeit einer umfassenden Revision der nomenklatorischen Grundlagen, um zu einer wissenschaftlich fundierten und praxisnahen Systematik zu gelangen.

Methodik

Dieses Kapitel (I) basiert ausschließlich auf einer Literaturrecherche und stellt keine eigenen morphometrischen oder genetischen Analysen vor. Ziel ist es, eine valide Grundlage für das folgende Kapitel (II) zu schaffen, in welchem eigene Messungen und neue Analysen präsentiert werden (s. Abschnitt 3, Seite 56 ff), sowie der Versuch einen Konsens über die Nomenklatur der *Platanthera* in Mitteleuropa auszuarbeiten.

Hierfür wurden taxonomische Namen aus Bestimmungsbüchern und wissenschaftlichen Veröffentlichungen zusammengetragen. Die dazugehörige beschreibende Literatur wurde ermittelt, zusammengefasst und kritisch analysiert. Wo möglich, wurden auch Typusbelege ausfindig gemacht, abgebildet und in die Bewertung der jeweiligen Taxa einbezogen. Abschließend erfolgte eine persönliche Einschätzung zu jedem Taxon, wobei die Auswahl auf historisch oder aktuell relevante Taxa beschränkt wurde – insbesondere solche mit Bedeutung für Mitteleuropa oder intermediäre Formen innerhalb der *Platanthera*-Gruppe von *Platanthera bifolia* s.l. und *Platanthera chlorantha* s.l.

Ein Teil dieses Kapitels wurde bereits 2021, gemeinsam von Prof. Dr. Marcus A. Koch, Dr. Richard Lorenz und mir, als Gemeinschaftsarbeit veröffentlicht (Bleilevens et al., 2021). Diese Veröffentlichung wurde von mir für meine vorliegende Arbeit überarbeitet und erweitert. Unter anderem wurden weitere Literatur berücksichtigt, weitere Taxa integriert sowie eine neue Struktur geschaffen. Besonders die Taxa *Platanthera bifolia* var. *latissima*, subsp. *subalpina*, subsp. *osca*, *Platanthera chlorantha* var. *gselliana* und *Platanthera muelleri* wurden von mir weiter ausgearbeitet und ergänzt. Die taxonomische Bewertung beruht auf meiner eigenen Einschätzung der vorhandenen Literatur. Dabei wurden die Prioritätsregeln des „International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants“ ICN (N. J. Turland et al., 2018) bestmöglich berücksichtigt, um eine anwendbare und transparente Taxonomie aus der historischen und modernen Literatur abzuleiten. Diese Arbeit soll dazu beitragen, eine fundierte, konsistente und wissenschaftlich nachvollziehbare Systematik der mitteleuropäischen *Platanthera*-Taxa zu schaffen.

Im ersten Unterkapitel (s. Abschnitt 2.1, Seite 23 ff) werde ich die taxonomische Entwicklung und die aktuell anerkannten Taxa von *Platanthera* in Mitteleuropa bearbeiten, mit Ausnahme der Taxa welche als intermediäre Formen eingestuft wurden. Anschließend werde ich kurz im Abschnitt 2.2 auf das Taxon *P. bifolia* var. *latissima* eingehen (s. Abschnitt 2.2.1, Seite 29 ff). Erst nachdem die etablierten Taxa vorgestellt wurden, können intermediäre Taxa erkannt werden. Mit diesen Taxa werde ich mich dann im letzten Unterkapitel (s. Abschnitt 2.3, Seite 32 ff) beschäftigen. Darunter: *Platanthera pervia* Peterm., *Platanthera fornicata* (Bab.) Buttler, *Platanthera*

bifolia subsp. *osca* R.Lorenz, Romolini, V.A.Romano & Soca und *Platanthera muelleri* A.Baum & H.Baum.

2.1 Anerkannte *Platanthera* Taxa in Mitteleuropa und ihre Historie

2.1.1 *Platanthera bifolia* (L.) Rich. und *Platanthera chlorantha* (Custer)

Rchb.

Historische Entwicklung der Taxonomie

Der Konflikt über die Klassifizierung der *P. bifolia* und *P. chlorantha* reicht bis in die viktorianische Ära zurück (Bateman & Sexton, 2008). Die erste wissenschaftliche Beschreibung der *Orchis bifolia* stammt von Linnaeus (1753: 939) und führte die Art in die systematische Botanik ein. Ihm lag bei der Beschreibung der abgebildete Typusbeleg LINN. 1054.15 (s. Abbildung 1, Seite 24 ff) vor, welcher ein ungewöhnlich kleines Exemplar darstellt. Herkunft, genaues Sammeldatum und Sammler sind nicht übermittelt, es wird aber in Nord-Europa vermutet (Lorenz et al., 2012: 158). Schmidt (1793: 35-36) stellte eine morphologisch auffällige Sippe aus Böhmen mit größeren Blättern und einem robusteren Habitus fest, die er als *Orchis montana* bezeichnete. Schmidt versäumte es jedoch, die spezifischen Merkmale des Gynostemiums zu dokumentieren und zu benennen, so dass der Name *Orchis montana* später als ungültig verworfen wurde (Brummitt et al., 2011: 230). Der Name *Orchis montana* wurde zuvor von einigen Autoren wie Reichenbach (1851: 156) übernommen und verwendet. Heute wird dieses Taxon weitgehend mit *P. chlorantha* gleichgesetzt (Baumann et al., 2002: 195).

Gleichzeitig wurde *P. chlorantha* von schweizer Botanikern entdeckt. Caspar Tobias Zollikofer (1774-1843) beschrieb die Pflanze zunächst als *Orchis virescens*, bevor Jakob Gottlieb Custer (1789-1850) sie als *Orchis chlorantha* valide beschrieb (Custer, 1827: 400-401). Sie unterschied sie deutlich von *O. bifolia* durch die breiten, divergierenden Antherenfächer, das ausgeprägte Gynostemium und die langen Pollinien. Um die taxonomischen Grundlagen von *Orchis chlorantha* zu klären und eine korrekte Zuordnung zu gewährleisten, wurde im Rahmen einer Typisierung der zuvor als Lectotypus ausgewählte Herbarbeleg als Neotypus deklariert, da er sich als ungeeignet erwies und nicht den Anforderungen der botanischen Nomenklatur entsprach (Blatt, 2020). Der hier abgebildete Beleg wurde daraufhin zum Lectotypus erklärt (s. Abbildung 2, Seite 25 ff). Darwin (1862: 88 ff) erkannte, dass die unterschiedlichen Antherenfächer der beiden Arten zu spezifischen Bestäubungssystemen führen, die ihre Hybridisierung einschränken sollten. Diese taxonomische Unterscheidung ist seitdem in der Literatur weitgehend anerkannt (Bateman & Sexton, 2008; Pedersen & Lange, 2021).



Abbildung 1 – Typusbeleg *Platanthera bifolia*:
Platanthera bifolia (L.) Rich., Lectotype: LINN. 1054.15 (by permission of the Linnean Society of London),
Sammler, Fundort und Sammeldatum unbekannt,

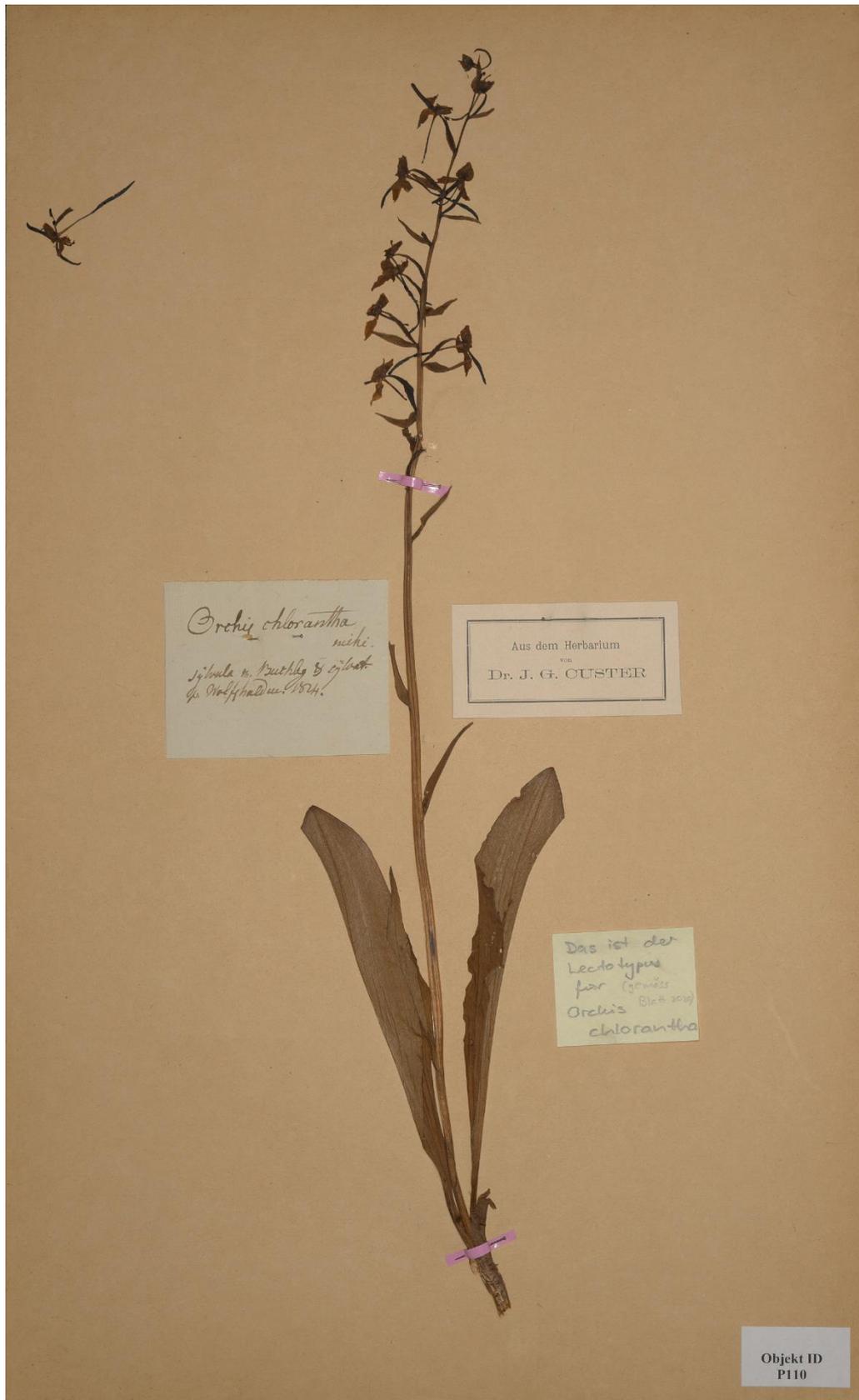


Abbildung 2 – Typusbeleg *Platanthera chlorantha*:
Platanthera chlorantha (Custer) Rchb., Lectotypus: NMSG-P110 (by permission of the
 Naturmuseum St.Gallen), Sammler: Dr. J. G. Custer

Im Bestimmungsbuch Rothmaler (F. Müller et al., 2021) wird *P. chlorantha* unterschieden durch Staubbeutelächer, die weiter auseinander stehen und deutlich nach unten gespreizt sind. Außerdem wurden in der Literatur Hybriden als *Platanthera* \times *hybrida* beschrieben, ein Nothotaxa aus *P. bifolia* \times *P. chlorantha* (Kühn et al., 2024; F. Müller et al., 2021). Neben diesen Unterscheidungsmerkmalen wurde in einer Studie in Schottland festgestellt, dass *P. chlorantha* im Durchschnitt größer ist (25,9 cm vs. 17,5 cm), breitere Blätter und längere Sporne hat (Swainbank & Swainbank, 2019).

Die Konservierung des Gattungsnamens *Platanthera*

Richard (1817: 20, 62, 35) führte die Gattung *Platanthera* ein und ordnete ihr nur *P. bifolia* zu, basierend auf Pflanzen mit weit auseinander stehenden Antherenfächern. Dies führte zu Verwirrung, da diese Merkmale, denen von *P. chlorantha* entsprechen. Auch der Name *Platanthera* („breite Anthere“) deutet darauf hin, dass Richard nicht *P. bifolia*, sondern tatsächlich *P. chlorantha* untersuchte. Die Unsicherheiten bezüglich der taxonomischen Einordnung wurden 1935 beim Internationalen Botanischen Kongress in Amsterdam geklärt, als der Gattungsname *Platanthera* mit *Orchis bifolia* L. als Typusart konserviert wurde (*XV International Botanical Congress, Amsterdam, 1935*). Diese Entscheidung im Rahmen des Internationalen Codes der Botanischen Nomenklatur (ICBN) trug zur Stabilisierung der Nomenklatur bei und beseitigte frühere Zweifel hinsichtlich der korrekten Benennung dieser Orchideengattung.

Hybridisierung zwischen *P. bifolia* und *P. chlorantha* (*Platanthera* \times *hybrida* Brügger)

P. bifolia und *P. chlorantha* kommen in vielen Gebieten Europas sympatrisch vor, wobei gelegentlich Individuen mit intermediären phänotypischen Merkmalen auftreten. Diese Hybriden haben zu taxonomischen Problemen geführt und die aktuelle Nomenklatur der Gruppe beeinflusst. Die als *Platanthera* \times *hybrida* beschriebenen Hybriden sind das Ergebnis der Hybridisierung der beiden Arten (*P. bifolia* \times *P. chlorantha*), obwohl davon ausgegangen wird, dass die ökologischen und phänotypischen Unterschiede eine weitgehende Isolation der Taxa aufrechterhalten (Claessens & Kleynen, 2006; Darwin, 1862).

In künstlichen Kreuzungsexperimenten wurde eine generelle Kompatibilität der beiden Arten festgestellt, wobei keine postmaterielle Isolation nachgewiesen werden konnte (Tyteca & Esposito, 2018). Untersuchungen in Estland zeigten, dass der Pollenfluss hauptsächlich von *P. bifolia* zu *P. chlorantha* erfolgt, während eine umgekehrte Bestäubung nicht beobachtet wurde. Molekulargenetische Analysen mit AFLP-Daten und morphologische Messungen an natürlichen Populationen zeigten intermediäre Merkmale, wobei insbesondere der Abstand der Antherenfächer, die Länge der Caudicula und die Spornlänge zwischen den Werten der Elternarten lagen (Mötlep

et al., 2021). Trotz der Fruchtbarkeit der Hybriden war die Fruchtbarkeit bei offener Bestäubung in den nördlichen Regionen deutlich geringer als bei den Elterntaxa (Nilsson, 1983). Diese Hybriden bleiben insgesamt selten und treten meist nur als Einzelfunde auf. Eine geographische Distanz von 25 km wird in England als ausreichend angesehen, um Populationen von *P. chlorantha* ohne genetischen Einfluss von *P. bifolia* zu definieren (Bateman & Rudall, 2023).

2.1.2 *Platanthera bifolia* subsp. *subalpina* Brügger

P. bifolia subsp. *subalpina* ist eine von Brügger (1885: 165-166) beschriebene, an subalpine und alpine Lebensräume angepasste Form der *P. bifolia*. In seiner Originalbeschreibung charakterisierte Brügger diese Sippe als eine kompaktere, weniger blütenreiche und morphologisch robustere Variante der Tieflandform. Er verglich die morphologische Abweichung von *P. bifolia* subsp. *subalpina* von der nominotypischen Form und betonte ihre Anpassung an trockene, ungedüngte Bergwiesen. Dieses Taxon besiedelt Höhenlagen von 1300 bis 2300 m und ist vor allem in den „Heubergen“ der Alpen verbreitet. Während sie in tieferen Lagen bereits im Juni blüht, erfolgt die Blüte oberhalb von 1700 m erst ab Mitte Juli bis in den August hinein (Brügger 1885). Auch die Ergebnisse neuerer multivariater Analysen bestätigen die Eigenständigkeit dieser Unterart innerhalb von *P. bifolia* und rechtfertigen ihre taxonomische Abgrenzung. In diesen Untersuchungen wird *P. bifolia* subsp. *subalpina* durch einen niedrigen Wuchs, eine kompakte, oft nur 6-12 blütige Ähre, und schmale, länglich-lanzettliche Grundblätter unterschieden. Weitere Unterschiede sind die blassgrünen Blüten und die schmale, linealische Lippe, die an der Spitze abgerundet erscheint. Der Sporn ist schlank, waagrecht und etwa 1,5 bis 2,5 mal so lang wie der Fruchtknoten. Als weiteres diagnostisches Merkmal werden die leicht nach unten divergierenden Antherenfächer genannt, die eine Zwischenstellung zwischen *Platanthera bifolia* subsp. *bifolia* und *P. chlorantha* nahelegen (Lorenz et al., 2012, 2015). Die Verbreitung von *P. bifolia* subsp. *subalpina* erstreckt sich über die alpinen Regionen Frankreichs, der Schweiz, Norditaliens und Österreichs, und ist damit in den europäischen Alpen endemisch. Sie besiedelt bevorzugt extensiv genutzte, offene Wiesen, alpine Matten und Weiderasen oberhalb der aktuellen, oft anthropogen gesenkten Waldgrenze. Ihre Anpassung an diese Standorte umfasst auch eine erhöhte Resistenz gegenüber rauen Klimabedingungen und nährstoffarmen Böden (Lorenz et al., 2012, 2015). Dieses Taxon ist in der Literatur bereits etabliert und wird von vielen Bestimmungsbüchern als Unterart mit aufgeführt (Baumann et al., 2006; Hassler & Meyer, 2022). Alpine Orchideen, insbesondere endemische oder hochspezialisierte Sippen, sind durch den Klimawandel, Habitatveränderungen und andere anthropogene Einflüsse besonders gefährdet, da steigende Temperaturen zu einer Verschiebung der Vegetationszonen führen (Geppert et al., 2020). Dies kann auch auf diese Sippe zutreffen, weshalb besondere Schutzmaßnahmen erforderlich sind, um diese Unterart der *P. bifolia* nachhaltig zu schützen.

Aus meiner Sicht erfüllt *P. bifolia* subsp. *subalpina* die taxonomischen Kriterien für eine eigenständige Anerkennung auf Unterart-Ebene. Die morphologischen Unterschiede zur Nominatform *P. bifolia* subsp. *bifolia* wurden als signifikant nachgewiesen und sind in verschiedenen Populationen stabil. Sie zeichnet sich durch einen kompakteren, weniger blütenreichen Blütenstand, schmalere, derbere Blätter und einen insgesamt gedrungenen Wuchs aus. Diese Merkmale treten konsistent in alpinen Habitaten auf, was darauf hindeutet, dass es sich vermutlich nicht nur um eine ökotypische Anpassung, sondern um eine genetisch fixierte Differenzierung handelt. Ein weiteres Argument für die taxonomische Eigenständigkeit ergibt sich aus der geographischen und ökologischen Isolation dieser Sippe. *P. bifolia* subsp. *subalpina* ist streng an die subalpine und alpine Höhenstufe gebunden und ersetzt dort die Nominatform, was eine klare biogeographische Trennung impliziert. Auch das Fehlen von Übergangsformen zwischen den beiden Sippen, wie bereits von Brügger (1885) betont, unterstützt die Annahme, dass es sich nicht um eine rein umweltbedingte Veränderung handelt. Außerdem unterstützen die oben erwähnten biometrischen Analysen von Lorenz et al. (2012, 2015) diese Differenzierung von *P. bifolia* subsp. *subalpina*. Ich komme daher zu dem Schluss, dass die Einstufung als Unterart gerechtfertigt ist, und die Anerkennung dieser Unterart nicht nur aus systematischer Sicht sinnvoll, sondern auch für den Schutz dieser spezialisierten Hochgebirgsorchidee von großer Bedeutung ist.

2.1.3 *Platanthera chlorantha* var. *gselliana* (H.Baumann, Künkele & R.Lorenz) Perazza & R.Lorenz

Die Varietät der *Platanthera chlorantha* var. *gselliana* wurde von Baumann et al. (2002: 198) erstmals beschrieben wobei diese ursprünglich als alpine Form von *P. chlorantha* unter dem Namen

Platanthera montana var. *gselliana* geführt wurde. Die heutige Kombination als *P. chlorantha* var. *gselliana* erfolgte durch Perazza & Lorenz (2013), und die Bestätigung ihrer Eigenständigkeit als Varietät erfolgte durch Lorenz et al. (2015). Sie unterscheidet sich von *Platanthera chlorantha* var. *chlorantha* durch einen kompakteren Wuchs mit insgesamt kleineren Pflanzen, kleinere und eine reduzierte Anzahl der Blüten, einen kürzeren Sporn und farbliche Variationen von grün-gelblich bis fast weißen Blüten (Perazza & Lorenz, 2013). Sie ist an kühlere, hochgelegene Standorte angepasst und findet sich auf kalkhaltigen Böden, vorrangig in alpinen Höhenlagen bis über 2000 m. Ihr Vorkommen wurde insbesondere für die Ostalpen bestätigt (Lorenz et al., 2015; Perazza & Lorenz, 2013). Die Varietät gilt als alpine Anpassung von *P. chlorantha*, jedoch ist ihre taxonomische Stellung weiterhin Gegenstand von Diskussionen, und in vielen europäischen Orchideenführern wurde dieses Taxon nicht als eigenständig mit aufgenommen (Hassler & Meyer, 2022; Kühn et al., 2024; F. Müller et al., 2021). Ein Vergleich mit

P. bifolia subsp. *subalpina* zeigt, dass beides alpine Sippen darstellen, welche an hochgelegene Standorte angepasst sind. Sie unterscheiden sich jedoch in ihrer stammesgeschichtlichen Zugehörigkeit und einigen morphologischen Ausprägungen. Während *P. chlorantha* var. *gselliana* eine kompakte alpine Form von *P. chlorantha* mit verkleinerten Blüten und kürzerem Sporn darstellt, ist *P. bifolia* subsp. *subalpina* eine an trockene Bergwiesen und Weiden angepasste Variante von *P. bifolia*, welche sich durch einen robusteren Habitus, eine kompaktere Blütenstruktur und eine geringere Blütenzahl auszeichnet. Beide Taxa können in alpinen Lagen gut durch das markante Merkmal der Position der Antherenfächern unterschieden werden (Lorenz et al., 2015).

Nach meiner Ansicht handelt es sich bei *P. chlorantha* var. *gselliana* um eine anzuerkennende Varietät, da sie sich eindeutig von der Nominatform *P. chlorantha* var. *chlorantha* unterscheidet. Die morphometrischen Analysen von Lorenz et al. (2015), sowie Perazza & Lorenz (2013) belegen, dass diese Sippe ein eigenständiges, an alpine Standorte angepasstes Taxon darstellt. Dieses zeigt deutliche Anpassungen an hochgelegene, kühlere Lebensräume, vergleichbar mit denen von *P. bifolia* subsp. *subalpina*. Zudem sind stabile Populationen nachgewiesen, was darauf hindeutet, dass es sich nicht um zufällige Variationen innerhalb von *P. chlorantha* handelt, sondern vermutlich um eine genetisch gefestigte Einheit. Es bleibt jedoch unsicher, auf welcher taxonomischen Ebene dieses Taxon letztlich eingeordnet werden sollte. Die Autoren der zuletzt analysierten Studien bewerten es als Varietät, was ich, aufgrund der vorliegenden morphologischen und ökologischen Daten, für eine sinnvolle Einstufung halte. Allerdings wären weiterführende genetische Untersuchungen notwendig, um die phylogenetische Abgrenzung zu bestätigen und mögliche evolutionäre Hintergründe aufzuklären. Insofern stimme ich der aktuellen Einschätzung auf Varietätsebene zu, halte es jedoch für zielführend, die systematische Stellung dieses Taxons durch weiterführende Analysen, insbesondere auf molekularer Ebene, zu überprüfen.

2.2 Weitere kritische Taxa aus Mitteleuropa

2.2.1 *Platanthera bifolia* var. *latissima* (Tinant) Thielens

Die Erstbeschreibung der Varietät *Platanthera bifolia* var. *latissima* geht auf Tinant (1836: 436) zurück, der sie mit zwei weiteren Varietäten der *Platanthera bifolia* von Marchand (1827: 427) in Luxemburg validierte. Für die Nominatsippe *Platanthera bifolia* var. *bifolia* übernahm Tinant dabei wörtlich die Beschreibung von Lamarck & Candolle (1806: 168 ff), damit inhaltlich in der zeitgenössisch angewandten Umgrenzung der Art. Die drei von ihm aufgeführten Varietäten unterscheiden sich davon nur geringfügig durch taxonomisch weniger bedeutsame Merkmale: *Platanthera bifolia* var. *virens* durch gänzlich grünliche Blüten, *Platanthera bifolia* var. *trifoliata*

durch drei Basalblätter und *P. bifolia* var. *latissima* durch ovale, sehr große Basalblätter. Später überführte Thielens (1873: 99) in seiner Beschreibung der Orchideen Belgiens und Luxemburgs diese drei Varietäten gültig in die Gattung *Platanthera*.

Bis ins frühe 21. Jahrhundert blieben die drei durch einfache Merkmale definierten Varietäten weitgehend undiskutiert, bis Autoren wie Buttler (2011) und später Delforge (2020; Delforge et al., 2016), sowie Pedersen & Lange (2021) begannen, den Namen *P. bifolia* var. *latissima* ohne Revision oder weiterführende Begründung langspornigen Formen von *P. bifolia* oder *Platanthera muelleri* zuzuordnen. Deshalb ist weiter zu prüfen, ob Tinants Varietäten auf langspornigen Formen der Nominatsippe gründen. Mit der Charakterisierung des Sporns, nach Lamarck & Candolle (1806: 168 ff), als zweimal länger als der Fruchtknoten, gibt Tinant in der anschließenden, etwas erweiterten Beschreibung für die Spornlänge dieselben relativen Maße an. Diese Beschreibung der Spornlänge gilt damit für Vorkommen im Raum Frankreich, Belgien und Luxemburg mit den natürlichen Abweichungen. Ausdrückliche Hinweise auf Spornlängen-Differenzierungen geben weder Lamarck & Candolle (1806) noch Tinant (1836) oder Thielens (1873), sodass eine Zuordnung der großblättrigen *P. bifolia* var. *latissima* wie auch der beiden anderen Varietäten zu langspornigen Formen ausgeschlossen werden kann.

Die inhaltlich falsche Zuordnung des Namens *P. bifolia* var. *latissima* zu einer langspornigen Sippe innerhalb von *P. bifolia* durch einige Autoren, darunter Delforge et al. (2016) und Pedersen & Lange (2021), steht im Widerspruch zur Erstbeschreibung durch Tinant (1836). Obwohl die Bezeichnung später von verschiedenen Autoren übernommen wurde, lässt sich aus Tinants Beschreibung keine spezifische langspornige Form ableiten. Diese taxonomisch nicht haltbare Gleichsetzung bedeutet jedoch nicht, dass eine Unterscheidung zwischen kurz- und langspornigen Sippen innerhalb von *P. bifolia* generell auszuschließen ist. Mehrere Studien, die sich auf morphologische, ökologische und genetische Daten stützen, weisen auf die Existenz einer abgrenzbaren langspornigen Sippe hin, zumindest in Teilen Nordeuropas (Delforge, 2020; Pedersen & Lange, 2021). Auch die Beobachtungen aus Skandinavien, welche darauf hinweisen, dass ein Zusammenhang zwischen Spornlänge und Bestäuberwechsel besteht, unterstützen die Annahme einer taxonomischen Aufspaltung der *P. bifolia* in eine lang- und kurzspornige Sippe (Boberg, 2010; Boberg et al., 2014; Boberg & Ågren, 2009; Maad, 2002; Steen, 2012).

Die Interpretation der Studie von Pedersen & Lange (2021) lässt zunächst auf eine klare Differenzierung in eine lang- und eine kurzspornige Sippe schließen. Die morphologische Trennung basiert auf Merkmalen wie längeren Spornen, größeren Blüten, einer höheren Wuchsform, sowie einer unterschiedlichen Habitatpräferenz. Auch genetische Unterschiede wurden festgestellt: Die

AFLP-Daten zeigen, dass die langspornigen Populationen aus Norddänemark und Nordnorwegen genetisch enger miteinander verwandt sind als mit den geographisch näher gelegenen kurzspornigen Populationen. Dieser Eindruck relativiert sich jedoch bei näherer Betrachtung: Die genetische Nähe zwischen allen untersuchten Fundorten ist insgesamt hoch und eine klare bimodale Differenzierung in lang- und kurzspornige Populationen fehlt. Zudem ist die Probenbasis unausgewogen: zehn Fundorte stammen aus Dänemark und nur drei aus dem Norden (eine aus dem mittleren Norwegen, zwei aus Nordost-Schweden), während Regionen wie Mittel- und Südschweden, sowie große Teile Norwegens nicht einbezogen wurden. Auch die Einteilung der Populationen in lang- und kurzspornig anhand eines Medianwertes von 22,5 mm erscheint willkürlich. Obwohl dieser Schwellenwert nach Aussage der Autoren bewusst als vorläufig und arbiträr definiert wurde, zeigt sich bei Betrachtung der Mittelwerte über die untersuchten Fundorte hinweg, eine kontinuierliche Verteilung. Eine bimodale Aufspaltung in klar getrennte Gruppen ist ebenfalls nicht erkennbar.

Während Kühn, Pedersen & Cribb das Taxon der *P. bifolia* var. *latissima* in der ersten Auflage ihres Orchideenführers (2019) noch als Synonym zur *P. bifolia* var. *bifolia* stellen, wird es in der zweiten Auflage (2024) anerkannt (Kühn et al., 2019, 2024). Grund dessen sind vermutlich die neuen Befunde aus Pedersen & Lange (2021). Im zweiten Band wird die Verbreitung der *P. bifolia* var. *latissima* dem größten und ausgedehntesten Gebiet der *P. bifolia* zugeordnet, also auch den Regionen in Mittel-, West-, Süd- und Osteuropa (Kühn et al., 2024). Vor dem oben aufgeführten Hintergrund der Studie von Pedersen & Lange (2021) erscheint die Übernahme dieser taxonomischen Einteilung in eine lang- und kurzspornige Varietät, wie sie in Kühn et al. (2024) erfolgte, als voreilig. Statt einer gesicherten taxonomischen Trennung ergibt sich aus der Studie von Pedersen & Lange (2021) lediglich ein Hinweis auf einen möglichen Trend, der auf eine Differenzierung auf Varietätenebene hindeutet.

Angesichts der fehlenden bimodalen Aufspaltung zwischen den beiden postulierten Gruppen, der breiten Überlappung der Spornlängen (kurz: ca. 12-25 mm, lang: ca. 17-40 mm), sowie des willkürlich erscheinenden Schwellenwertes, kann meines Erachtens eine taxonomische Differenzierung zum jetzigen Zeitpunkt nicht nachvollzogen werden. Eine solche Differenzierung könnte in Zukunft gerechtfertigt sein - vorausgesetzt, großflächigere, repräsentativere Untersuchungen mit einer breiteren genetischen und morphologischen Datenbasis bestätigen die postulierten Unterschiede.

2.3 Historische Namen intermediärer *Platanthera* Sippen in Mitteleuropa

Seit der Erstbeschreibung von *Platanthera bifolia* durch Linnaeus (1753: 939) und der *Platanthera chlorantha* durch Custer (1827: 400-401) war die Identifikation der beiden etablierten *Platanthera*-Arten in Mitteleuropa grundsätzlich möglich. Intermediäre Sippen können somit bereits seit 1827 erkannt und beschrieben werden. Dennoch besteht bis heute keine allgemeine Einigkeit über die taxonomische Abgrenzung intermediärer Sippen.

Die wissenschaftliche Bedeutung dieser intermediären Taxa liegt auch darin, dass sie wichtige Hinweise auf evolutionäre Prozesse innerhalb der Orchideen, vielleicht auch allgemeine Einblicke in die Evolution der Angiospermen, liefern könnten. Als Beispiel diskutiert Ambroise et al. (2020) drei potenzielle Erklärungen für das Auftreten der intermediären Formen bei *Platanthera*: 1) eine Mutation innerhalb von *P. bifolia*, die zu einer neuen morphologischen Variation führte, 2) eine unvollendete Speziationsphase, in der eine neue Art noch nicht vollständig von ihren Elternarten isoliert ist, oder 3) die Existenz einer stabilen Hybridzone.

Um die taxonomische Stellung dieser intermediären Taxa genauer zu verstehen, ist es notwendig, ihre historischen Namen und Beschreibungen kritisch zu analysieren. In dem folgenden Unterkapitel widme ich mich daher einer umfassenden Betrachtung historischer Bezeichnungen intermediärer *Platanthera*-Sippen in Mitteleuropa und ihrer taxonomischen Bedeutung.

2.3.1 *Platanthera brachyglossa* (Wallr.) Rchb.



Abbildung 3 – Lectotypus *Orchis bifolia* var. *brachyglossa*:
Platanthera bifolia (L.) Rich., Zeichnung von GC Oeder 1765 aus „*Flora danica*. Vol. 1: Seite 235“, (Copied with permission of the authors from Lorenz et al., 2012), stellt den Lectotypus der *Orchis bifolia* var. *brachyglossa* Wallr. da.

Platanthera brachyglossa (Wallr.) Rchb. gründet auf der von Wallroth (1822: 486) beschriebenen kurzlippigen *Orchis bifolia* var. *brachyglossa*, offener Wiesen und lichter Wälder. Diese wurde von Reichenbach (1831) in seiner „Iconographia botanica“ als Zwischenform zwischen *Platanthera bifolia* (L.) Rich. und *Platanthera chlorantha* (Custer) Rchb. eingestuft und als Art in die Gattung *Platanthera* überführt. Reichenbach schrieb dieser Sippe eine Kombination morphologischer Merkmale zu, die sich in einigen Aspekten von den beiden anderen Sippen unterscheiden. Insbesondere betonte er (1831: 19-20) den intermediären Charakter der Art anhand der Anordnung der Antherenfächer, wie in der Abbildung Tab. 852, anhand der Struktur der Caudicula sowie der Spornöffnung. Eine klare morphologische Gruppierung der Sippen konnte er anhand seiner knappen Beschreibung jedoch nicht vornehmen. Diese Untersuchungen der morphologischen Merkmale der drei von Reichenbach (1831) behandelten Taxa zeigen eine gewisse Variabilität, aber es ist nicht möglich, eine klare Grenze zwischen *P. bifolia* und *Platanthera brachyglossa* zu ziehen. Lediglich *Platanthera chlorantha* lässt sich aufgrund des Aufbaus des Gynostemiums, insbesondere der stark nach unten divergierenden Antherenfächer und der langen Caudicula eindeutig abgrenzen. Der von Reichenbach als intermediär beschriebene kurze Sporn von *P. brachyglossa* ist jedoch untypisch für eine intermediäre Sippe. Dennoch ist Reichenbach (1831) historisch gesehen der erste, der die Pollinarien der drei *Platanthera*-Arten bildlich darstellt. Grundsätzlich kann daraus geschlossen werden, dass Reichenbach neben *P. bifolia* und *P. chlorantha* auch deutliche Zwischensippen kannte. Weiterhin bleibt zu erwähnen, dass die Darstellung der Caudicula bei *P. bifolia* bei Reichenbach (1831: 19, Tab. 851) ungewöhnlich lang ist (Abbildung 5). Dies ist vermutlich auf einen Übertragungsfehler von der Vorzeichnung auf die Kupferplatte zurückzuführen. Zumindest wurde die fehlerhafte Darstellung der Fortpflanzungsorgane der *Platanthera* bei Reichenbach (1831) schon früh von anderen Botanikern bemängelt (Wallroth, 1842). Reichenbach fil. (1851) hatte bereits darauf hingewiesen, dass es immer wieder zu Übertragungsfehlern gekommen war. Abbildung 3 entspricht dagegen einer frühen Typusabbildung von *P. bifolia*, die als Lectotypus der von Wallroth (1822: 486) beschriebenen *O. bifolia* var. *brachyglossa* ausgewählt wurde (Lorenz et al., 2012). Diese Darstellung zeigt eine hochwachsende Pflanze mit einem langen und breiten Blütenstand. In der Studie von Lorenz et al. (2012) wurde zudem eine inhaltliche Bewertung von *P. brachyglossa* (Wallr.) Rchb. durchgeführt, die ergab, dass es sich eindeutig um ein Synonym von *Platanthera bifolia* (L.) Rich. handelt. Auch frühere taxonomische Bearbeitungen (Koch, 1836: 690; Wallroth, 1842: 104) stellten *Platanthera brachyglossa* s. Rchb. in die Synonymie von *P. bifolia*. Der Name *P. brachyglossa* kann daher nicht für eine eigenständige intermediäre Sippe verwendet werden.

Ein wissenschaftlich bedeutender Aspekt der Darstellungen von Reichenbach (1831: 19) liegt jedoch in der frühen bildlichen Dokumentation wesentlicher Unterscheidungsmerkmale innerhalb der *Platanthera*. Die detaillierte Wiedergabe von Pollinarien, Antherenstruktur und Spornöffnung trägt zur taxonomischen und morphologischen Analyse bei. In diesem Zusammenhang sind die morphologischen Darstellungen der Gynostemien von besonderer Bedeutung, da sie erste visuelle Hinweise auf taxonomische Abgrenzungen innerhalb der *Platanthera*-Gruppe geben.

Aus dieser Analyse der historischen Darstellungen ergibt sich, dass nach meinem Verständnis der Name *P. brachyglossa* nicht zur Bezeichnung einer taxonomisch anzuerkennenden intermediären Sippe herangezogen werden kann. Die frühere Einstufung von Reichenbach als Zwischenform zwischen *P. bifolia* und *P. chlorantha* konnte bereits widerlegt werden, da *P. brachyglossa* als Synonym von *P. bifolia* anzusehen ist (Lorenz et al., 2012). Die morphologischen Unterschiede, die Reichenbach zur Abtrennung der Taxa heranzieht, beruhen in erster Linie auf zeichnerischen Darstellungen, die zudem inkonsistente Merkmale, insbesondere hinsichtlich der Spornlänge, aufweisen. Daher halte ich den Namen *P. brachyglossa* zur Beschreibung von intermediären Formen innerhalb der *Platanthera bifolia/chlorantha*-Gruppe für ungeeignet.

2.3.2 *Platanthera pervia* Peterm.



Abbildung 4 – Typus *Platanthera pervia*:
Platanthera pervia Peterm., Lectotypus: B. 10 0358358 (by permission of the Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin, Freie Universität Berlin), Sammler: Petermann, auf nassen Wiesen hinter Rückmarsdorf bei Leipzig.

Beschreibung von *Platanthera pervia* nach Petermann und Abgrenzung zu anderen Taxa

1846 beschrieb Petermann erstmals *Platanthera pervia* und stellte sie als eigenständiges Taxon auf. Zunächst stellte er *P. bifolia* mit drei Varietäten vor, von denen eine, *Platanthera bifolia* var. *conferta*, eindeutig *P. chlorantha* zugeordnet werden konnte (Petermann, 1846: 443-444). Diese Varietät zog er jedoch noch im selben Werk zurück und ersetzte sie durch die ausführliche Beschreibung von *P. pervia* als eigenständige Art (Petermann, 1846: 591-592). Seine Beschreibung hebt die charakteristischen Unterschiede zwischen *P. pervia* und den verwandten Taxa hervor. Die Blüte dieser Art hat einen völlig offenen, breiten und runden Sporneingang, der frei von Drüsenhöckern ist. Die Antherenfächer stehen parallel und aufrecht, der Blütenstand ist insgesamt kürzer und dichter. Die Lippe bleibt vollständig grün und der Sporn erscheint dicker und fleischiger. Im direkten Vergleich dazu hat *P. bifolia* einen verengten, schmal-länglichen Sporneingang mit seitlichen Drüsenhöckern, eine lockere, verlängerte Ähre und einen dünnen Sporn. Außerdem gibt Petermann an, dass *P. pervia* später als *P. bifolia* blüht - etwa im Juni bis Juli - und auf feuchten Torfwiesen vorkommt. Der Begriff „pervius“, der „gangbar“ oder „offen“ bedeutet, bezieht sich ausdrücklich auf den rundlichen Sporneingang dieser Art und grenzt sie damit deutlich von *P. bifolia* ab. Durch die zusätzliche Erwähnung der Stellung der Antherenfächer ist auch eine Abgrenzung zu *P. chlorantha* möglich, obwohl Petermann diese zwar in diesem Werk selbst nicht erwähnt (Petermann, 1846), aber bereits früher (Petermann, 1841: 30) anhand der Struktur der Antheren eindeutig charakterisierte.

Mit dieser detaillierten Beschreibung konnte Petermann die morphologische Eigenständigkeit von *P. pervia* als dritte Waldhyazinthenart im Leipziger Raum nachvollziehbar belegen. Wenig später veröffentlichte er einen Bestimmungsschlüssel, der auch heute noch zur Unterscheidung der drei Taxa: *P. bifolia*, *P. chlorantha* und *P. pervia* herangezogen werden kann (Petermann, 1849: 550). Demnach ist *P. pervia* durch den rundlichen, offenen Sporneingang und den parallelen Antherenfächer charakterisiert. *P. bifolia* hat ebenfalls parallele Antherenfächer, aber einen verlängerten Sporneingang mit Drüsenhöckern. *P. chlorantha* hingegen unterscheidet sich durch stark divergierende Antherenfächer und einen schmalen, keulig geformten Sporn. Der einzige Aspekt, der in Petermanns Bestimmungsschlüssel fehlt, ist die Angabe der Länge der Caudicula, die heute als weiteres brauchbares Unterscheidungsmerkmal zwischen den Taxa gilt. In seiner zweiten Veröffentlichung weist Petermann (1849: 550) darauf hin, dass er *P. pervia* schon früher im Bienitzgebiet beobachtet hatte. Aufgrund der ähnlichen Wuchsform hätte er sie jedoch zunächst fälschlicherweise zu *P. chlorantha* gestellt. Erst später erkannte er die Eigenständigkeit dieses Taxons. Petermann illustrierte dies mit einer Zeichnung, die die Unterschiede zwischen *P. bifolia* und *P. pervia* eindeutig darstellt (Petermann, 1849: Taf. 85).

Standorte von *Platanthera pervia*, ihre Blütezeit und der Lectotypus aus Berlin

Als Hauptstandorte von *P. pervia* nennt Petermann feuchte Wiesen, insbesondere Torfwiesen in der Umgebung von Leipzig, z. B. in der Gegend von Bienitz und Dölzig (Petermann, 1841, 1846, 1849). Ein weiteres charakteristisches Merkmal dieser Art ist die verzögerte Blütezeit, die nach Petermann etwa zwei Wochen später beginnt als bei *P. bifolia*. Diese Beobachtung stützt die Vermutung, dass *P. pervia* an feuchte Sonderstandorte angepasst ist.

Die von Petermann gesammelten Belege dieser Art wurden ursprünglich in mehreren Herbarien hinterlegt. Viele dieser Sammlungen befanden sich im Herbarium der Universität Leipzig, fielen aber vermutlich den Bränden des Zweiten Weltkrieges zum Opfer. Es gibt jedoch zwei erhaltene Belege, die sich im Herbarium des Botanischen Gartens und Botanischen Museums Berlin (BGBM) befinden. Sie stammen noch von Petermann und dienten ihm vermutlich mit zur Erstbeschreibung der Art. Nach den nomenklatorischen Regeln müsste der erste dieser beiden Belege (B 10 0358358), auf dem zwei Pflanzen aufgezogen sind, als Lectotypus gelten, da er die formale Typisierung von *P. pervia* stützt (Abbildung 4, Bleilevens et al. 2021: 322).

Warum *Platanthera pervia* in Vergessenheit geraten ist

Obwohl Petermann die Eigenständigkeit von *P. pervia* überzeugend darlegte, wurde sie von späteren Autoren oft nur als Varietät oder Form von *P. bifolia* angesehen. Bereits Reichenbach (1851) stufte sie als Unterform ein und belegte dies mit Abbildungen von Pollinarien, die mittellange Caudiculae aufwiesen - ein typisches Merkmal von intermediären Sippen. Diese Klassifizierung wurde von anderen Botanikern übernommen, darunter Ascherson & Graebner (1907), Camus & Camus (1928), Hegi (1909), Neumann (1908) und Schulze (1894), *P. pervia* nur als Varietät auflisteten.

Danach geriet der Name „*pervia*“ in Vergessenheit, wobei die Ursache des Verschwindens dieses Taxons aus der neueren floristischen Literatur aufgrund uneindeutiger Dokumentation unklar bleibt. Es wird vermutet, dass morphologische Übergangsformen bzw. Hybriden zwischen *P. bifolia* und *P. chlorantha* eine eindeutige Zuordnung erschwerten, weshalb *P. pervia* nicht als eigenständige Art anerkannt wurde. Obwohl die Erstbeschreibung auf eine stabile intermediäre Sippe hindeutet, wird sie heute nicht mehr als anerkanntes Taxon geführt und ist in keinem mir bekannten Bestimmungsbuch enthalten.

Zusammenfassung und Bezug zum Projekt

Der Name *P. pervia* steht meiner Auffassung nach weiterhin eindeutig für ein intermediäres Taxon zwischen *P. bifolia* und *P. chlorantha* zur Verfügung (Bleilevens et al., 2021). Die Veröf-

fentlichungen von Petermann liefern als nachvollziehbare taxonomische Arbeit eine klare morphologische Beschreibung von *P. pervia*. Außerdem stellte Petermann einen anwendbaren Bestimmungsschlüssel bereit, mit dem die Art zuverlässig von *P. bifolia* und *P. chlorantha* unterschieden werden kann. Es hat sich erwiesen, dass diese Systematik sehr genaue Ergebnisse liefert, insbesondere da sie Merkmale miteinschließt, die auch heute noch zur Abgrenzung von intermediären Sippen herangezogen werden.

Nennenswert ist, dass *P. pervia* mit der sogenannten Streuwiesensippe des Oberrheingrabens, die oft als Zwischenform innerhalb der *Platanthera*-Gruppe beschrieben wurde, übereinstimmt. Diese Sippe, welche bereits mehrere Botaniker erkannten (Künkele & Baumann, 1998; Rennwald, 1985), wurde aber seit Neumann (1908: 184) nicht mehr unter dem Taxon „*P. bifolia* var. *pervia*“ aufgelistet. Die entscheidenden Merkmale der Übereinstimmung zwischen *P. pervia* und der Streuwiesensippe sind neben der Morphologie vor allem die Standortzugehörigkeit und die Blütezeit. Sowohl Petermann als auch spätere Botaniker beschreiben die Pflanze als eine Sippe, die feuchte Standorte bevorzugt und deren Blütezeit im Vergleich zu *P. bifolia* um etwa zwei Wochen verzögert ist. Diese Merkmale entsprechen exakt der bekannten Streuwiesensippe entlang des Oberrheins.

Der zu Beginn dieses Projektes zur Erfassung und Erforschung der intermediären Sippen von *Platanthera* in Südwestdeutschland von uns neu herausgegebene Bestimmungsschlüssel trug zur sicheren Identifikation dieser Formen in Südwestdeutschland und in anderen Regionen bei (Haynold et al., 2021: 83). Grundlage dieses Schlüssels stellten insbesondere Befunde von Streuwiesensippen im Oberrheingraben dar. Es zeigte sich eine auffallend große Übereinstimmung zwischen unserem Schlüssel und dem vor über 170 Jahren von Petermann veröffentlichten Bestimmungsschlüssel. Beide beschreiben den Sporneingang ohne Drüsenhöcker und die parallele Stellung der Staubbeutelächer, sowie ökologisch feuchte Standorte. Nur die Länge der Caudicula wird bei Petermann nicht erwähnt. Daraus lässt sich ableiten, dass Petermanns Unterscheidungskriterien auch heute noch gültig sind und *P. pervia* tatsächlich eine stabile Zwischensippe darstellt.

Meines Erachtens ist der Name *P. pervia* nicht nur nach den nomenklatorischen Regeln zur Beschreibung der Zwischensippen von *Platanthera* gültig, sondern sollte auch aktiv für diese Sippen verwendet werden, insbesondere für die Streuwiesensippe des Oberrheins. Dass es sich hier um dasselbe Taxon handelt, belegen die zahlreichen Übereinstimmungen zwischen der Originalbeschreibung von Petermann und den modernen Beobachtungen der Streuwiesensippe. Für die definitive Einordnung von *P. pervia* auf taxonomischer Ebene (Art, Unterart oder Varietät) müs-

sen jedoch weitere molekulargenetische Untersuchungen durchgeführt werden. Die Untersuchung von *P. pervia* ist aufgrund der besonderen Gefährdung von Orchideen in Mitteleuropa und Orchideenarten feucht-nasser Standorte von besonderem Interesse (Kull et al., 2016).

2.3.3 *Platanthera bifolia* sensu Müller (1868)

H. Müller untersuchte 1868 die Variation von *Platanthera* in Westfalen anhand von zwei Populationen (H. Müller, 1868: 36-47). Die erste Population befand sich in Lippstadt und bestand aus einer Mischpopulation von *P. chlorantha* und einer Zwischensippe. Die zweite Population in Hamm bestand ausschließlich aus *P. bifolia*. Ziel der Untersuchung war es, morphologische Unterschiede zwischen den Pflanzen dieser Standorte zu erfassen. Müller beobachtete in Lippstadt, dass einige Pflanzen Merkmale aufwiesen, die zwischen *P. bifolia* und *P. chlorantha* lagen. Besonders auffällig war, dass die Antherenfächer dieser intermediären Pflanzen nicht eindeutig einer der beiden Arten zugeordnet werden konnten, sondern eine leicht abweichende Stellung aufwiesen. Auch die Form des Sporneingangs variierte, was auf eine intermediäre Struktur hindeutet. In Hamm, wo nur *P. bifolia* vorkam, traten solche intermediären Merkmale nicht auf. Für die Länge der Caudicula fand Müller ebenfalls Unterschiede zwischen den Populationen und innerhalb der Lippstädter Population. Bei *P. bifolia* in Hamm lag die Länge der Caudicula typischerweise zwischen 0,2 und 0,4 mm. Die intermediären Pflanzen in Lippstadt wiesen Caudicula-Längen zwischen 0,8 und 2,1 mm auf und *P. chlorantha* aus Lippstadt hatte mit 1,2 bis 2,2 mm die längste Caudicula. Diese Messwerte stimmten weitgehend mit späteren Beobachtungen moderner Veröffentlichungen überein, welche die intermediäre Sippe zwischen *P. bifolia* und *P. chlorantha* bestätigten. Müller folgerte jedoch aus seinen Ergebnissen, dass die Zwischenformen keine eigene Sippe bildeten, sondern ordnete sie *P. chlorantha* zu. Da diese Pflanzen nur in unmittelbarer Nachbarschaft von *P. chlorantha* auftraten, nahm er an, dass es sich lediglich um Variationen derselben Art handelte. Müller beschrieb insgesamt, dass es sich bei der Gruppe *P. bifolia/chlorantha* um einen Formenkreis handeln müsse, da nur durch Weglassen der Zwischenformen eine Aufteilung in zwei Taxa möglich sei (H. Müller, 1868).

Obwohl ich Müllers Schlussfolgerung nachvollziehen kann, stimme ich ihr aus heutiger Sicht nicht zu. Die Aussagekraft seiner Untersuchung ist durch die lokale Beschränkung und das Fehlen allopatrischer Populationen von intermediären Pflanzen stark eingeschränkt. Müller konnte nur zwei Fundorte in Westfalen untersuchen, wobei sich eine Population aus Lippstadt als Mischpopulation mit *P. chlorantha* und einer intermediären Sippe erwies, während die Population aus Hamm ausschließlich aus *P. bifolia* bestand. Diese enge geographische Fokussierung führte

dazu, dass Müller das Phänomen der intermediären Sippen lediglich als innerartliche Variation interpretierte und keine eigenständige taxonomische Einheit erkannte. Damit wurde seine Untersuchung dem komplexen Bild der Gattung *Platanthera* in Mitteleuropa nicht gerecht. Inzwischen weiß man, dass Zwischenformen auch außerhalb der Verbreitungsgebiete von *P. chlorantha* oder *P. bifolia* auftreten und nicht nur auf Hybridisierungen oder Übergangsformen innerhalb sympatrischer Vorkommen zurückzuführen sind. Wären Müller diese neueren Erkenntnisse bekannt gewesen, hätte er seine Schlussfolgerung vermutlich anders formuliert oder zumindest auf weiteren Forschungsbedarf für andere Regionen hingewiesen. Da er sich aber nur auf eine kleine, lokal begrenzte Datenbasis stützte, konnte er die größere systematische Bedeutung der intermediären *Platanthera*-Sippen nicht erkennen. Seine Studie bleibt dennoch ein wertvoller historischer Beitrag, zeigt aber deutlich die Grenzen einer geographisch begrenzten Untersuchung auf.

2.3.4 *Platanthera bifolia* var. *robusta* Seemen

Die Varietät *Platanthera bifolia* var. *robusta* wurde 1894 von Otto von Seemen auf der ostfriesischen Insel Borkum beschrieben (v Seemen, 1894: 448). Seine Beschreibung basiert auf Pflanzen, die sich durch einen insgesamt kräftigeren Wuchs von der typischen *P. bifolia* unterscheiden. Von Seemen hebt insbesondere den kräftigeren Wuchs, den dickeren, keulig geformten Sporn, sowie den offenen Sporneingang als besondere Merkmale dieser Varietät hervor. Diese Merkmale deuten auf eine gewisse morphologische Eigenständigkeit hin. Ein Problem bei der Beurteilung dieses Taxons ist das Fehlen einer detaillierten Dokumentation. Es gibt keine bekannten Herbarbelege oder Originalabbildungen, die eine erneute Überprüfung der beschriebenen Merkmale ermöglichen würden. Auch in der späteren Literatur gibt es kaum Hinweise darauf, dass *P. bifolia* var. *robusta* eine größere Bedeutung in der Taxonomie der *Platanthera*-Gruppe erlangt hätte.

Ich halte es für möglich, dass die von Seemen beschriebene Varietät in Wirklichkeit intermediäre Sippen der Gattung *Platanthera* beschreibt. Der offene Sporneingang und der als keulig beschriebene Sporn sind Merkmale, die häufig bei intermediären Formen zwischen *P. bifolia* und *P. chlorantha* beschrieben wurden. Daher könnte es sich bei dieser Varietät um eine Population handeln, die heute als intermediäre Sippe klassifiziert würde. Es fehlen jedoch weitere dokumentierte Belege, um diese Annahme zu bestätigen. Da es weder eine Originalabbildung noch einen gesicherten Herbarbeleg gibt, ist es unmöglich eine direkte Verbindung zu den heute bekannten

Kapitel [I] Taxonomische Revision – Historische Namen intermediärer Sippen [2.3]
intermediären Formen herzustellen. Aufgrund dieser Unsicherheiten halte ich es für wenig sinnvoll, den Namen *P. bifolia* var. *robusta* aktuell zu verwenden, bevor detaillierte Untersuchungen der auf den Friesischen Inseln heute noch vorkommenden Population von *P. bifolia* s.l. vorliegen.

2.3.5 *Platanthera fornicata* (Bab.) Buttler



Abbildung 5 – Holotypus *Habenaria fornicata*:
Platanthera bifolia (L.) Rich., Holotypus der *Habenaria fornicata*, Abbildung aus Reichenbach (1831)
“Iconographia botanica seu plantae criticae” Tafel 851 (fig. 1143), Herkunft: DE Dresden,
(Copied with permission of the authors from Lorenz et al., 2012)

Die Veröffentlichung von Buttler (2011) und ihre Beziehung zu intermediären Formen

Buttler veröffentlichte 2011 eine Arbeit zur Revision von *P. bifolia*, in welcher er eine neue taxonomische Aufteilung dieses Taxons, die auf einer morphometrischen Analyse von Herbarbelegen beruhte, vorschlug (Buttler, 2011: 96 ff). In seiner Arbeit wurde eine Offenland-Sippe, die er weiterhin als *P. bifolia* bezeichnete, und eine Wald-Sippe, die er als *Platanthera fornicata* bezeichnete, unterschieden. Die Offenland-Sippe zeichnet sich durch einen niedrigen Wuchs, kleine Blüten und einen kurzen Sporn aus, während die Wald-Sippe höher wuchs, größere Blüten und einen längeren Sporn hat. Nach Buttler (2011) sind darüber hinaus die verlängerten Staubbeutel und die parallelen, aber etwas weiter auseinander stehenden Antherenfächer besonders charakteristisch für *P. fornicata*. Auch wenn Buttler die Gültigkeit der Beschreibung von *P. bifolia* anerkannte, leitete er die Probleme bei der historischen Benennung der Art von dem Typus-exemplar von Linnaeus, welches nur eine kleinwüchsige Offenlandsippe darstellt, ab (s. Abbildung 1). Außerdem hielt er die Wahl des Typus für nicht ideal, da das Exemplar, das Linnaeus zur Verfügung stand, ein ungewöhnlich kleines Individuum darstellt. Dies könnte in der Vergangenheit zu taxonomischen Unsicherheiten und Fehlinterpretationen geführt haben. Dabei wird im ICN (Turland et al., 2018: Art. 7.2) festgelegt, dass ein Name eines Taxons einem Typusbeleg zugeordnet werden muss, dieser Typusbeleg aber nicht zwingend das typischste oder repräsentativste Element des Taxons darstellen muss. Die von Buttler zur Unterscheidung herangezogenen Merkmale wie Blütengröße und Wuchshöhe gelten für eine eindeutige Zuordnung zwischen *P. bifolia*, intermediären Sippen und *P. chlorantha* als wenig zuverlässig (Lorenz et al., 2015). Dahingegen lassen die beschriebenen Unterschiede im Abstand der Antherenfächer und in der Länge der Caudicula vermuten, dass Buttler mit *P. fornicata* tatsächlich intermediäre Sippen meinte, deren morphologische Eigenschaften er noch nicht ausreichend kannte. Die fehlende Erwähnung des Sporneingangs als Unterscheidungsmerkmal unterstützt diese Vermutung, obwohl der Sporneingang bereits von Petermann (1846: 591-592) als entscheidend für die Unterscheidung von *P. bifolia*, *P. chlorantha* und intermediären Formen hervorgehoben wurde und dessen *P. pervia* Buttler ohne weitere Kommentare in die Synonymie der *P. bifolia* stellt (Buttler, 2011).

Buttler selbst beschrieb Zweifel an der von ihm vorgenommenen Unterscheidung, als er feststellte, dass auch großblütige, niederwüchsige Pflanzen, sowie kleinblütige, hochwüchsige Pflanzen zu der von ihm definierten *P. fornicata* gehören und nur kleinblütige, niederwüchsige Pflanzen zu *P. bifolia* (Buttler, 2011). Dies deutet darauf hin, dass seine morphometrische Analyse nicht ausreichend für eine stabile, taxonomisch haltbare Abgrenzung war. Darüber hinaus widerlegten biometrische Daten in Mitteleuropa, Frankreich und Schottland Buttlers Annahmen zur Trennung zweier Gruppen innerhalb von *P. bifolia* anhand der von ihm beschriebenen Merkmale (Lorenz et al., 2012). Efimov (2016) stellte *P. fornicata* im Rahmen seiner Revision in die

Synonymie von *P. bifolia* und bestätigte damit erneut die Unzulässigkeit, den Namen *P. fornicata* für intermediäre *Platanthera*-Sippen zu verwenden.

Die problematische Namenswahl und ihre taxonomische Unzulässigkeit

Der von Buttler (2011) für seine zweite Art innerhalb *P. bifolia* ausgewählte Name *P. fornicata* geht auf den Namen *Habenaria fornicata* zurück. *H. fornicata* wurde ursprünglich von Babington (1836: 463) nach der Beschreibung und Abbildung einer langspornigen, lockerblütigen Form von *P. bifolia* bei Reichenbach (1831: 19) eingeführt (Abbildung 5). Babington beschrieb diese Sippe als eine Form von *Habenaria bifolia*, die von der typischen *P. bifolia* durch ein nach oben gewölbtes Gynostemium, parallele Antherenfächer und eine schmalere Narbe abweicht. In Babingtons Taxonomie war ein essentieller Aspekt die Betrachtung des Habitus, insbesondere die Form und Dichte des Blütenstandes. Er unterschied die Form, die er als *H. fornicata* bezeichnete, von dicht blühenden Pflanzen aus England, die er aus eigenen Beobachtungen kannte. Ein lockerer Blütenstand, wie er in der Abbildung 1143 von Reichenbach zu sehen ist, präsentierte sich für ihn als gänzlich neu. In der späteren Untersuchung von Lorenz et al. (2012) konnte allerdings nachgewiesen werden, dass es sich bei dieser Abbildung gesichert um *P. bifolia* handelt. Eben jene Abbildung ist damit automatisch als Holotypus definiert, da Babington in seiner Erstbeschreibung explizit nur diese Abbildung als Referenz zitiert und ihm kein weiteres Material zur Verfügung stand. Folglich kann der Name *P. fornicata* nicht für die intermediären Sippen verwendet werden, weil er sich taxonomisch ausschließlich auf eine Abbildung von *P. bifolia* stützt (Abbildung 5).

Etablierung des Namens in der modernen Fachliteratur

Trotz der taxonomischen Unzulässigkeit hat sich der Name *P. fornicata* in Teilen der Fachliteratur etabliert. So findet sich der Name z. B. in der Florenliste Baden-Württemberg (Breunig et al., 2019) neben *P. bifolia* und *P. chlorantha* als eigenständiges Taxon. Auch das weit verbreitete Bestimmungsbuch Rothmaler - Exkursionsflora von Deutschland, 22. Auflage (2021) führt *P. fornicata* erstmals als gültige Art auf. Dies zeigt, dass der Name trotz seiner wissenschaftlichen Problematik in der Praxis Verwendung findet (F. Müller et al., 2021). In anderen Orchideenführern bzw. Florenwerken ist *P. fornicata* allerdings nicht etabliert (Hassler & Meyer, 2022; Kühn et al., 2019, 2024). Laut Tyteca & Esposito (2018) sollte der Name *P. bifolia* nur für allopatrische Populationen, die auf sauren bis basischen Böden in offenen, frischen bis sumpfigen Habitaten wachsen, verwendet werden. Für andere Populationen von *P. bifolia*, die häufig sympatrisch mit *P. chlorantha* vorkommen und auf basischen Böden in halboffenen bis schattigen Habitaten wachsen, sollten - den beiden Autoren zufolge - der Name *P. fornicata* verwendet werden. Damit akzeptieren Tyteca & Esposito den Namen trotz seiner taxonomischen Schwierigkeiten als brauchbares Taxon.

P. fornicata kann nach heutigem taxonomischem Kenntnisstand nicht als eigenständiges Taxon anerkannt werden, wodurch die oben beschriebene Verbreitung in der Literatur zu Verwirrung führen kann. Die Tatsache, dass auch nach neueren Untersuchungen wie beispielsweise von Buttler (2011) noch kein Konsens über die systematische Einordnung der Gattung *Platanthera* in Europa besteht, verdeutlicht - anhand des Taxons *P. fornicata* - die Komplexität dieses Sachverhaltes. Weiterhin ist anzumerken, dass Buttler in seiner Publikation selbst darauf hinweist, dass für die umfassende Klärung der Gattung molekulargenetische Untersuchungen notwendig sein werden. Dennoch stützte er seine Untersuchung ausschließlich auf morphologische Messungen an Herbarbelegen, was die bestehenden Unsicherheiten in der taxonomischen Einordnung weiter verstärkt hat.

Zusammenfassende Einschätzung des Taxons

Im Allgemeinen ist es positiv zu bewerten, dass Buttler versucht hat, die Taxonomie von *P. bifolia* unter Einbeziehung zahlreicher Herbarbelegen von verschiedenen Standorten zu klären. Eine solche Herangehensweise ermöglicht es, die große Variationsbreite innerhalb einer Art zu erfassen. Wäre die Trennung so einfach, bestünde der taxonomische Diskurs nicht schon seit entsprechend langer Zeit. Die Unterteilung in Offenland- und Waldsippen wäre vermutlich schon bei früheren Untersuchungen in anderen Regionen aufgefallen.

Aufgrund der taxonomisch unzureichenden Abgrenzbarkeiten und der nomenklatorischen Historie, insbesondere des Typus, ist meiner Einschätzung nach der Name *P. fornicata* eindeutig als Synonym von *P. bifolia* zu betrachten. Darüber hinaus müssten meiner Meinung nach, ausgehend von den Nomenklaturregeln die Merkmale, welche eine eigentlich intermediäre Sippe beschreiben, zum ältesten validen und legitimen Namen, hier also zu *P. pervia*, führen, da dieses Taxon bereits vorher valide beschrieben wurde (Begründung 2.3.2 *Platanthera pervia* Peterm. Seite 36 ff). Ob und auf welcher taxonomischen Ebene eine weitere Unterteilung nach Blütengröße und Wuchshöhe sinnvoll wäre, bleibt spekulativ. Wie Buttler (2011) selbst betont, können nur molekulargenetische und morphologische Untersuchungen diese komplexe Frage endgültig klären. Es bleibt daher abzuwarten, ob zukünftige Untersuchungen weitere Erkenntnisse bringen werden.

2.3.6 *Platanthera bifolia* subsp. *osca* R.Lorenz, Romolini, V.A.Romano & Soca



Abbildung 6 – Typusbeleg *Platanthera bifolia* var. *osca*:
Platanthera bifolia var. *osca* R.Lorenz, Romolini, V.A.Romano & Soca, Isotypus: HEID 816700 (by permission of the Herbarium of the University of Heidelberg), Sammler: Richard Lorenz, Sammeldatum: 23.05.2012, Ort: IT Grisolìa, , WGS84: N 39.72763 E 15.84198

Beschreibung, Abgrenzung und Ökologie

Platanthera bifolia subsp. *osca*, welche ausschließlich in Süditalien vorkommt, wurde als eigenständige Unterart von *P. bifolia* beschrieben und ersetzt in Süditalien die Nominatform: *Platanthera bifolia* subsp. *bifolia* (Lorenz et al., 2015: 135 ff). Sie ist teilweise in sympatrischen Populationen mit *P. chlorantha* zu finden und zeichnet sich durch eine größere Wuchshöhe von bis zu 70 cm aus. Die Blätter sind deutlich größer als bei der Nominatsippe. Außerdem ist der Blütenstand verlängert und kann bis zu 27 cm lang werden. Das auffälligste Unterscheidungsmerkmal zu *P. bifolia* subsp. *bifolia* ist der größere Abstand der Antherenfächer zueinander, die zudem leicht divergieren, sowie die mit 0,5-1 mm deutlich längere Caudicula (Lorenz et al., 2015). Anhand dieser Merkmale lassen sich Parallelen zu mitteleuropäischen intermediären Formen ziehen. Zudem deutet dies auf eine morphologische Anpassung an spezifische ökologische

Bedingungen hin. Nachweise dieser Unterart liegen aus den Abruzzen, der Basilikata und dem nordwestlichen Kalabrien vor, wohingegen Untersuchungen zu möglichen Vorkommen in anderen Regionen Süditaliens noch ausstehen. Sie wächst auf frischen, wechsel- bis trockenfeuchten Böden in Höhenlagen zwischen 100 und 1500 m (m ü.M.), bevorzugt in lichten Laubmischwäldern, in Gebüschformationen, sowie auf Magerwiesen (Lorenz et al., 2015). Der Typusbeleg der *P. bifolia* subsp. *osca* zeigt extra präparierte Blütenbelege mehrerer Pflanzen aus dem locus typicus Grisolia aus Kalabrien in Süd-Italien (Abbildung 6). Dieser Blütenbeleg ist Teil der vermessenen Fundorte der Messreihen in Italien welche in der Abspaltung der *P. bifolia* subsp. *osca* von der Nominatsippe resultierte. In Bestimmungsbüchern wird die Varietät allgemein anerkannt (Hassler & Meyer, 2022), wobei sie in der neusten Auflage von Kühn et al. (2024) als Synonym zu *Platanthera muelleri* gestellt wird.

Lorenz et al. (2015) beschreiben, dass trotz dieser Ähnlichkeiten und der morphologischen Übergangsmerkmale zwischen *P. bifolia* und *P. chlorantha* eine rezente Hybridbildung unwahrscheinlich ist. Die Entstehungsgeschichte von *P. bifolia* subsp. *osca* hängt vermutlich mit eiszeitlichen Refugien in Süditalien zusammen, was darauf hindeuten würde, dass es sich um eine alte Sippe handelt. Die von der Nominatsippe abweichenden Blütenmerkmale und die Bevorzugung spezifischer Habitats lassen auf eine adaptive Evolution schließen. Die weiter auseinander stehenden Antherenfächer, sowie die spezifische Blütenstruktur könnten eine Anpassung an spezielle Bestäuber oder Umweltbedingungen darstellen. Zukünftige genetische Untersuchungen könnten mehr Klarheit über die stammesgeschichtliche Stellung der Unterart bringen (Lorenz et al., 2015).

Vergleich mit der *Platanthera pervia* und co.

P. bifolia subsp. *osca* wird in der wissenschaftlichen Literatur als intermediäre Form innerhalb des *P. bifolia/chlorantha*-Komplexes angesehen. Während *P. pervia* von Petermann (1846: 591-592) als eigenständige Art beschrieben und anhand morphologischer Merkmale, insbesondere der offenen Spornöffnung und der parallelen Antherenfächer, von *P. bifolia* und *P. chlorantha* abgegrenzt wurde, wurde *P. bifolia* subsp. *osca* aufgrund moderner morphologischer und populationsökologischer Untersuchungen als Unterart von *P. bifolia* beschrieben (Lorenz et al., 2015). Obwohl sich beide Taxa durch eine offene Spornöffnung und parallele bis leicht divergierende Antherenfächer auszeichnen, wird *P. bifolia* subsp. *osca* auch durch eine größere Pflanzenhöhe, größere Blätter und eine längere Infloreszenz im Vergleich zu den klassischen *P. bifolia*-Formen beschrieben. Darüber hinaus wurde *P. pervia* auf feuchten Torfmooswiesen in der Umgebung von Leipzig beschrieben und bevorzugt feuchte Standorte. *P. bifolia* subsp. *osca* kommt dagegen in Süditalien in lichten Laubwäldern, Gebüsch und Magerwiesen auf wechsel- bis trockenfeuchten Böden vor. Auch wenn es demnach einen gewissen Unterschied in den beschriebenen

Habitatpräferenzen der beiden Taxa zu geben scheint, muss deren Eigenständigkeit noch durch molekulargenetische Untersuchungen belegt werden, die im Idealfall auch die phylogenetischen Beziehungen der beiden Taxa klären. Nur anhand genetischer Untersuchungen kann abschließend beurteilt werden, ob die beiden Taxa eindeutig synonymisiert werden können oder ob sie unabhängig voneinander entstanden sind. Offen bleibt auch die Frage, ob die subsp. *osca* tatsächlich eine Unterart der *P. bifolia* darstellt oder als Unterart der *P. pervia* anzusehen ist. Während beide intermediäre Merkmale zwischen *P. bifolia* und *P. chlorantha* aufweisen, unterscheiden sie sich in der geographischen Verbreitung und den Habitatpräferenzen. Es ist jedoch möglich, dass beide Taxa Teil eines größeren, noch nicht vollständig erforschten intermediären Komplexes innerhalb des *P. bifolia/chlorantha*-Komplexes sind.

Zusammenfassende Einschätzung des Taxons

Meiner Meinung nach wurde *P. bifolia* subsp. *osca* valide und als gerechtfertigtes intermediäres Taxon beschrieben da sie sich sowohl durch die geographische Isolation als auch durch morphologische Besonderheiten eindeutig abgrenzen lässt. Weiterhin bleibt jedoch unklar, ob diese Unterart tatsächlich zur Art *P. bifolia* gehört oder eher mit *P. pervia* verwandt ist. Entscheidend in die Beurteilung mit einzubeziehen, gilt dass der Mittelmeerraum taxonomisch anders zu betrachten ist als Mitteleuropa, da insbesondere Süditalien eine gewisse biogeographische Nähe zu Nordafrika aufweist. Erwähnenswert ist in diesem Zusammenhang das Vorkommen von *Platanthera algeriensis* und *Platanthera kuenkelei* in Sardinien. Diese Arten sind auf dem süditalienischen Festland nicht nachgewiesen und haben daher keine bekannte Überlappung mit *P. bifolia* subsp. *osca*. Das isolierte Vorkommen dieser Arten in Sardinien lässt auf eine komplexe Evolutionsgeschichte im Mittelmeerraum schließen. Daher halte ich es für möglich, dass subsp. *osca* eine andere Evolutionsgeschichte als *P. pervia* hat und möglicherweise, wie bereits von Lorenz et al. (2012) vermutet, auf eine adaptive Evolution zurückzuführen ist. Ob subsp. *osca* tatsächlich eine eigenständige, aus *P. bifolia* hervorgegangene Unterart ist oder eine weiter zurückreichende Entwicklungslinie repräsentiert, kann nur durch explizite phylogenetische Untersuchungen geklärt werden. Bis dahin bleibt die genaue systematische Stellung des Taxons offen.

2.3.7 *Platanthera muelleri* A.Baum & H.Baum



Abbildung 7 – Typusbeleg *Platanthera muelleri*:
Platanthera muelleri A.Baum & H.Baum, Holotypus: MSTR 141549 (by permission of the LWL-Museum of Natural History and Planetarium and the collector Angelika Baum), Sammler: Angelika und Heinz Baum, Fundort: DE Lengerich – Intruper Berg, Habitat: Offener Kalk-Buchenwald, Sammeldatum: 03.07.2013

Die kürzlich beschriebene *Platanthera muelleri* wurde in Mitteleuropa als dritte Art innerhalb des *P. bifolia/chlorantha*-Komplexes mit intermediären Merkmalen identifiziert. Die Art wurde erstmals von Baum & Baum (2017) als eigenständig beschrieben und unterscheidet sich in mehreren morphologischen Merkmalen von den nahe verwandten *P. bifolia* und *P. chlorantha*. Im Vorfeld der Beschreibung von *P. muelleri* wurde dessen genetische Eigenständigkeit in einer genetischen und morphologischen Studie nachgewiesen (Durka et al., 2017). Demnach weist die Beschreibung von *P. muelleri* deutlich auf eine notwendige Überarbeitung der bisherigen taxonomischen Gliederung der mitteleuropäischen *Platanthera*-Arten hin.

Morphologische Unterschiede

Eines der markantesten Merkmale von *P. muelleri* ist die Struktur des Gynostemiums, welches morphologisch, wie bei allen beschriebenen intermediären Taxa, dem von *Platanthera ×hybrida* ähnelt (Baum & Baum, 2017; Durka et al., 2017). Die Anordnung der Antherenfächer liegt zwischen den beiden anderen Arten: Sie sind nicht vollständig parallel wie bei *P. bifolia*, aber auch nicht so weit divergierend wie bei *P. chlorantha*. In seltenen Fällen weisen sie eine V-förmige, leicht divergierende Anordnung auf. Aufgrund dieser Merkmale wurden Populationen von *P. muelleri* lange als Hybridpopulationen (*P. ×hybrida*) interpretiert. Sowohl die Länge der Caudicula als auch der Abstand der Antherenfächer wird bei *P. muelleri* als intermediär angegeben. Der Sporneingang wird wie bei *P. chlorantha* und *P. ×hybrida* als rund und offen beschrieben. Im Gegensatz dazu wird der Sporneingang bei *P. bifolia* als teilweise von seitlichen Narbenlappen verdeckt und dadurch eckig wirkend angegeben. Charakteristisch für *P. muelleri* sind auch die langen, schmalen Blüten mit einem auffallend langen Sporn, der zwischen 20 und 45 mm misst. Das Verhältnis von Sporn zu Lippe ist mit durchschnittlich $2,8 \pm 0,3$ deutlich größer als bei *P. bifolia* ($2,3 \pm 0,3$) und *P. chlorantha* ($2,2 \pm 0,3$) oder den aufgeführten Hybriden der letzteren ($2,1 \pm 0,3$). Die Länge der Lippe liegt mit 10-16 mm über dem Durchschnitt von *P. bifolia* und *P. chlorantha*.

Genetische Eigenständigkeit und evolutionäre Abgrenzung

Untersuchungen zur genetischen Struktur der Art, insbesondere von Durka et al. (2017), haben gezeigt, dass *P. muelleri* einen eigenständigen Genpool besitzt und nicht aus jüngsten Hybridisierungen zwischen *P. bifolia* und *P. chlorantha* hervorgegangen ist. Mit Hilfe von AFLP-Markern konnten drei deutlich getrennte genetische Gruppen (*P. bifolia*, *P. chlorantha* und *P. muelleri*) klar voneinander abgrenzen und identifiziert werden. Die genetische Distanz zwischen *P. muelleri* und den beiden anderen Arten ist nach Durka et al. 2017 noch größer als die zwischen *P. bifolia* und *P. chlorantha*. Dies bestätigt, dass es sich bei *P. muelleri* nicht um eine Hybridform, sondern um eine eigenständige, evolutionär isolierte Linie handelt. Genetische Analysen haben außerdem gezeigt, dass *P. muelleri* spezifische Allele, sogenannte private Gene, besitzt,

die bei den beiden anderen Arten nicht vorkommen. Diese Ergebnisse widersprechen der bisherigen Annahme, dass intermediäre Populationen von *Platanthera* sich durch Hybridisierung entstanden sind (Durka et al., 2017).

Verbreitung und Habitatpräferenzen

Die bisher bekannten Vorkommen von *P. muelleri* konzentrieren sich vor allem auf Deutschland, Belgien und die Niederlande. Die Art wurde vor der wissenschaftlichen Beschreibung ihrer Populationen oft als abweichende Formen von *P. bifolia* oder *P. chlorantha* interpretiert. Sie besiedelt bevorzugt kalkhaltige, lichtdurchflutete, trockene bis wechselfeuchte Standorte, darunter offene Kalkbuchenwälder, Halbtrockenrasen, Magerrasen, Streuwiesen und Gebüsch (Baum & Baum, 2017). In Kühn et al. (2024) wurde *P. muelleri* bereits aufgenommen und mit einem Verbreitungsgebiet in Süd-Niederlande, Ost-Belgien, West- und Südwestdeutschland, Schweiz, West-Österreich und kontinental Italien angegeben. Auch in dem deutschen Florenatlas von Hassler & Meyer (2022) wird *P. muelleri* bereits aufgeführt, und auf die Notwendigkeit weiterer Arbeiten zu intermediären *Platanthera* Sippen hingewiesen.

Tenschert (2019) berichtet zudem über einen ersten bestätigten Fund von *P. muelleri* in Bayern, südlich von Augsburg in den Lechauen. Die dort gefundene Population umfasste über 100 Individuen und war morphologisch homogen, was zum Ausschluss von Hybriden führt. Die Pflanzen besiedeln dort kalkreiche Halbtrockenrasen mit guter Grundwasserversorgung. Nennenswert ist, dass ein bereits 1993 aufgenommenes Foto aus dem Gebiet darauf hindeutet, dass *P. muelleri* dort möglicherweise schon seit Jahrzehnten vorkommt, bisher aber nicht als eigenständige Art erkannt wurde.

Ökologie und Bestäubungsbiologie

Baum & Baum (2017) vermuten, dass *P. muelleri* wie andere *Platanthera*-Arten hauptsächlich von Nachtfaltern (Lepidoptera) bestäubt wird. Dafür werden die Pollinarien am Rüssel oder Kopf der Insekten befestigt, was eine artspezifische Bestäubung ermöglicht. Aufgrund der deutlichen Unterschiede in der Blütenmorphologie, insbesondere der ungewöhnlichen Spornlänge, vermuten Baum & Baum (2017), dass die Interaktion mit Bestäubern deutlich von den anderen *Platanthera*-Arten abweicht. Daraus leiten sie die Hypothese ab, dass *P. muelleri* möglicherweise spezialisierte Bestäuber anzieht und dies zur reproduktiven Isolation beiträgt. Baum & Baum führen die fehlende Beschreibung von Hybriden zwischen *P. muelleri* und *P. bifolia* oder *P. chlorantha* auf eine mögliche Spezialisierung bei der Bestäuberwahl zurück. Diese Hypothese wurde jedoch noch nicht durch gezielte Bestäuberanalysen bestätigt, so dass weitere Untersuchungen notwendig sind, um die tatsächlichen Mechanismen der reproduktiven Isolation zu klären.

Phänotyp-Genotyp-Inkongruenz in *Sistig*

In der Studie von Durka et al. (2017) wurde unter anderem auch die *Platanthera*-Population von *Sistig* gefunden, die aufgrund einer Diskrepanz zwischen Phänotyp und Genotyp Fragen zur taxonomischen Einordnung aufwirft. Die *Platanthera*-Population von *Sistig* entspricht morphologisch weitgehend *P. chlorantha*, gehört allerdings genetisch zu *P. muelleri*. Die Autoren bieten mehrere Erklärungen für dieses Phänomen an. Zum einen könnten spontane Mutationen innerhalb von *P. muelleri* zu einer morphologischen Veränderung hin zu *P. chlorantha* geführt haben. Zum anderen könnte eine adaptive Selektion auf genetische Polymorphismen eingewirkt haben, die die floralen Merkmale von *P. chlorantha* begünstigen, möglicherweise durch ein verändertes Bestäubungsverhalten und damit verbundene Fitnessvorteile. Darüber hinaus wird spekuliert, dass auch mykorrhizale Interaktionen oder epigenetische Modifikationen zur beobachteten Phänotyp-Genotyp-Inkongruenz beitragen könnten. Diese Ergebnisse werfen grundlegende Fragen zur taxonomischen Abgrenzung innerhalb des *P. bifolia/chlorantha*-Komplexes auf und verdeutlicht die Notwendigkeit weiterer Untersuchungen, um das Vorkommen ähnlicher Phänomene in anderen Populationen zu überprüfen.

Vergleich zur *Platanthera pervia*

Die Beschreibungen von *P. muelleri* und *P. pervia* weisen mehrere Gemeinsamkeiten auf. Beide Arten zeigen intermediäre Merkmale zwischen *P. bifolia* und *P. chlorantha*, insbesondere in der Stellung der Antherenfächer, die insgesamt etwas weiter auseinander stehen, aber nicht so weit divergieren wie bei *P. chlorantha* (Baum & Baum, 2017; Petermann, 1846, 1849). Der Sporneingang ist bei beiden Arten rundlich und nicht durch seitliche Höcker verengt, was sie von *P. bifolia* unterscheidet. Auch die Lippe wird bei beiden Arten als schmal-lineal beschrieben. Darüber hinaus wurde bei beiden eine tendenziell spätere Blütezeit im Vergleich zu *P. bifolia* beobachtet. Beide Sippen werden mit einem langen Sporn beschrieben, zumindest im Vergleich zu *P. bifolia* oder *P. chlorantha*. Trotz dieser vielen Ähnlichkeiten weisen die Beschreibungen der beiden Taxa auch Unterschiede auf. Der Sporn von *P. pervia* wird als „dicker und fleischiger“ beschrieben, während *P. muelleri* eher einen fadenförmigen, dünnen Sporn aufweist. Das Verhältnis von Spornlänge zu Lippenlänge wird nur bei *P. muelleri* als markantes Unterscheidungsmerkmal erwähnt. Weder in der Studie von Durka et al. (2017) noch in der daraus resultierenden Beschreibung der *P. muelleri* (Baum & Baum, 2017) wird der Name *P. pervia* erwähnt.

Außerdem zeigt *P. pervia* nach historischen Berichten eine stärkere Beschränkung auf feuchte Standorte, was bei *P. muelleri* nicht in gleichem Maße beschrieben wird. Die beiden Taxa unterscheiden sich in der Erstbeschreibung durch die Autoren deutlich in ihren bevorzugten Standorten und Habitatansprüchen. Nach Petermann (1846) ist *P. pervia* vor allem an feuchte Wiesen, insbesondere Torfwiesen und feuchte Wiesenstandorte, gebunden. Im Gegensatz dazu besiedelt

P. muelleri nach Baum & Baum (2017) ein wesentlich breiteres Spektrum an überwiegend wechselfeuchten bis trockenen Habitaten. Bevorzugt werden lichtdurchflutete, kalkhaltige Standorte wie offene Kalkbuchenwälder, Halbtrockenrasen, Magerrasen, Streuwiesen und Gebüsch aufgeführt. Zusammenfassend weist *P. pervia* also eine stärkere Bindung an feuchte Standorte auf, während *P. muelleri* an trockenere, aber auch wechselfeuchte Standorte angepasst ist und mit einem breiteren Spektrum an Bodenverhältnissen beschrieben wird.

Ein Vergleich der Typusbelege von *P. muelleri* und *P. pervia* zeigt einige Unterschiede wie auch Gemeinsamkeiten in der Wuchsform. Unterschiede finden sich primär in der Blattgröße und der Ausbildung des Blütenstandes. Das Holotypusexemplar von *P. muelleri* stellt eine robuste Pflanze mit großen Grund- und Stängelblättern dar. Der Blütenstand ist lang und dicht mit vielen Blüten besetzt. Zudem wurde das Exemplar aus einem offenen Kalk-Buchenwald gesammelt, was auf ein waldgeprägtes Habitat hindeutet. Erwähnenswert ist auch, dass Blüten dieses Typusmaterials gezielt präpariert wurden, um die relevanten diagnostischen Merkmale des Schlundes und der Antherenfächer möglichst genau darzustellen (Abbildung 7). Die beiden Individuen des Lectotypus von *P. pervia* zeigen ebenfalls ein großwüchsiges Erscheinungsbild, unterscheiden sich jedoch deutlich in der Ausbildung der Blätter und des Blütenstandes. Beide Pflanzen besitzen im Vergleich zu *P. muelleri* wesentlich kleinere Grund- und Stängelblätter. Zudem ist der Blütenstand insgesamt kürzer und enthält weniger Blüten, wenngleich die Blütenanordnung ebenfalls dicht ist. Die Blütenmerkmale, wie der offene Sporneingang und die Stellung der Antherenfächer, lassen sich aufgrund der unpräparierten, planaren Pressung der Belege jedoch nur schwer beurteilen (Abbildung 4). Im Gegensatz zum Holotypus von *P. muelleri* ist für die Typusbelege von *P. pervia* kein explizites Habitat angegeben, jedoch ist aufgrund der Fundortbeschreibung von einem offenen, feuchten Standort auszugehen. Ein gemeinsames Merkmal aller untersuchten Exemplare ist der lange Sporn, der sowohl bei *P. muelleri* als auch bei *P. pervia* deutlich ausgeprägt und basal verdickt ist, und sich auch im Vergleich mit dem Holotypus von *P. bifolia* als verlängert zeigt (Abbildung 1). Insgesamt unterscheiden sich die Typusexemplare der beiden Taxa vor allem in ihrer Blattgröße, der Anzahl der Blüten und der daraus resultierenden Länge der Infloreszenz. Die Blütenmerkmale selbst scheinen hingegen weitgehend übereinzustimmen, zumindest wenn davon ausgegangen wird, dass die Exemplare von *P. pervia* tatsächlich den von Petermann beschriebenen Charakteristika entsprechen.

Insgesamt weisen beide Arten nach ihren Beschreibungen viele morphologische Gemeinsamkeiten und ökologische Übereinstimmungen auf und unterscheiden sich morphologisch nur marginal, insbesondere in der Spornmorphologie. Die Unterschiede in der Spornmorphologie zeigen sich nicht an den Typusbelegen der beiden Arten. Der größte Unterschied wird noch in den Ha-

bitatpräferenzen beschrieben. Der Fund von *P. muelleri* in Bayern bestätigte die erschwerte Unterscheidung der beiden Taxa anhand der Habitatzuordnung zu feuchten bis trocken-feuchten Standorten. Dieser Fund aus Bayern wird auf kalkreichem Halbtrockenrasen mit guter Grundwasserversorgung beschrieben (Tenschert, 2019). Ein Ausschluss einer der beiden Sippen ist nach dieser Beschreibung nicht gegeben. Diese beschriebenen großen Übereinstimmungen in der Taxonomie legen nahe, dass beide Autoren, sowohl Petermann (1846) als auch Baum & Baum (2017), dasselbe Taxon beschrieben haben und *P. muelleri* als Synonym von *P. pervia* anzusehen ist. Hierfür würde auch die anerkannte Hypothese von Darwin (1862) sprechen nach welcher geringfügige Variationen in ähnlichen Blütenstrukturen eng verwandter Arten zu spezialisierten Modifikationen für verschiedene Bestäuber führen und es somit zu einer Isolation der Arten kommt. Die allgemeine Anerkennung separater Arten *P. bifolia* und *P. chlorantha* war erst möglich durch die von Darwin aufgeführten Blütenunterschiede der Spornlänge, Position der Antheren und Form der Lippe in Zusammenhang mit seiner Hypothese. Eine solche Aufteilung in der Blütenmorphologie scheint bei der *P. muelleri* und *P. pervia* nicht vorhanden. Die Vermutung, dass beide Arten daher als Synonyme zu verstehen sind, kann nur durch weitere Untersuchungen, insbesondere morphologischer Untersuchungen, genetischer Analysen der Phylogenie, sowie Untersuchungen der Habitatpräferenzen und der Bestäuberökologie eindeutig bestätigt werden.

Die intermediäre Streuwiesensippe des Oberrheingrabens, die auf Feuchtwiesen vorkommt, kann daher eindeutig der *P. pervia* zugeordnet werden (2.3.2 *Platanthera pervia* Peterm. Seite 36 ff). Entlang des badischen Oberrheins kommt diese Sippe meist mit *P. bifolia* gemeinsam vor. Dagegen wächst *P. muelleri* am Locus classicus im Teutoburger Wald in Laubmischwäldern, sowie auf angrenzenden, wechselfeuchten bis trockenen Magerwiesen und weist dort keinen direkten Kontakt zu *P. chlorantha* und *P. bifolia* auf.

2.4 Zusammenfassung

In diesem Kapitel wurde von mir eine umfassende Revision der taxonomischen Nomenklatur innerhalb der Gattung *Platanthera* in Mitteleuropa durchgeführt. Dabei wurde zunächst ein Überblick über die anerkannten Taxa gegeben, gefolgt von einer Analyse historischer Namen intermediärer beschriebener Taxa.

Im ersten Teil (2.1 Anerkannte *Platanthera* Taxa in Mitteleuropa und ihre Historie Seite 23 ff) wurden die taxonomische Entwicklung und die aktuell anerkannten Taxa von *Platanthera* in Mitteleuropa betrachtet. *Platanthera bifolia* und *Platanthera chlorantha* sind seit Langem als eigenständige Arten anerkannt, doch insbesondere die taxonomische Stellung ihrer Unterarten

und Varietäten bleibt umstritten. Verschiedene Autoren haben *P. bifolia* im Laufe der letzten 200 Jahre in mehrere Arten, Unterarten und Varietäten unterteilt, wobei kein allgemeiner Konsens über die Abgrenzung dieser Taxa besteht. Besonders nennenswert ist die immer wieder auftretende Problematik intermediärer Sippen, die in der Systematik der Gattung eine bedeutende Rolle spielen.

Der zweite Teil (2.3 Historische Namen intermediärer *Platanthera* Sippen in Mitteleuropa Seite 32 ff) widmete sich der historischen Taxonomie intermediärer Sippen von *Platanthera* in Mitteleuropa. Die Analyse zeigt, dass es seit dem 19. Jahrhundert eine Vielzahl von Namen und taxonomischen Konzepten für solche Formen gab, jedoch keine einheitliche Klassifikation erreicht wurde. Dabei wurde deutlich, dass *Platanthera pervia*, ursprünglich von Petermann (1846) beschrieben, nach aktuellem Wissensstand der korrekte taxonomische Name für die Benennung intermediärer Sippen in Mitteleuropa auf Artniveau ist. Historische Beschreibungen und morphologische Abgrenzungen belegen die Eigenständigkeit dieser Sippe, und ihre Merkmale stimmen mit denen der von uns untersuchten, intermediären Populationen überein. Das Taxon der *Platanthera fornicata* kann hingegen, aufgrund von nomenklatorischen und taxonomischen Schwächen, nicht für die Benennung intermediärer Sippen verwendet werden.

Die Revision dieser historischen Namen war notwendig, um eine klare und wissenschaftlich fundierte Taxonomie zu schaffen, die sowohl historische als auch moderne Erkenntnisse einbezieht. Dies ist besonders relevant für die Verwendung eines konsistenten und anwendbaren Bestimmungsschlüssels. Der von Haynold et al. (2021) publizierte Bestimmungsschlüssel für intermediäre *Platanthera*-Sippen in Mitteleuropa berücksichtigt alle wichtigen Merkmale der historischen Taxonomie, insbesondere zur Abgrenzung von *P. pervia*. Daher kann und wird im folgenden Kapitel (II) bereits der Name *P. pervia* für diese intermediären Sippen verwendet – anstelle der vorläufigen uneindeutigen Bezeichnung als "intermediäre Formen" in der Veröffentlichung von Haynold et al. (2021). Diese Präzisierung ist essenziell für die weitere Untersuchung der Gruppe und bildet die Grundlage für die im nächsten Kapitel (II) vorgestellten eigenen morphometrischen und genetischen Analysen.

3 BIOSYSTEMATISCHE UNTERSUCHUNG IN MITTELEUROPA

Nachdem im Kapitel (I) – Abschnitt 2, Seite 21 ff – die Nomenklatur intermediärer Sippen der Gattung *Platanthera* revidiert und ein Konsens zu deren Benennung als *Platanthera pervia* erzielt wurde, soll in diesem Kapitel (II) eine weiterführende biosystematische Untersuchung der Gattung in Mitteleuropa durchgeführt werden. Diese weiterführende Analyse wurde durchgeführt, um die genetische und morphologische Abgrenzung des Taxons innerhalb des *Platanthera bifolia/chlorantha*-Komplexes in Mitteleuropa zu untersuchen und insbesondere die intermediäre *P. pervia* taxonomisch einzuordnen. Der Fokus der Untersuchung liegt auf der Kombination genetischer und morphologischer Analysen, um eine klare Differenzierung der Taxa zu erreichen und mögliche Hybridisierungen aufzuklären.

Offene Fragestellungen, welche im Kapitel (I) nicht beantwortet werden konnten, sollen hier wieder aufgenommen und beantwortet werden. Unter anderem, ob *Platanthera muelleri* ein Synonym der *Platanthera pervia* darstellt oder sich genetisch oder morphologisch doch maßgeblich unterscheidet.

Ebenfalls werden die beiden Forschungsfragen:

- (II-I) Gibt es ein eigenständiges, morphologisch intermediäres drittes Taxon der Gattung *Platanthera* in Mitteleuropa und wie lässt es sich sicher abgrenzen?
- (II-II) Darüber hinaus untersuche ich, ob Hybriden zwischen den bekannten Taxa nachweisbar sind und ob Hybriden zwischen *Platanthera bifolia* und *Platanthera chlorantha* sicher von einem möglichen intermediären Taxon unterschieden, werden können.

beantwortet und weiterführende Erkenntnisse zur Gattung *Platanthera* in Mitteleuropa gewonnen. Darunter das Identifizieren einer kryptischen Gruppe welche morphologisch nicht von der *P. chlorantha* zu unterscheiden ist aber in der genetischen Zuordnung signifikante Unterschiede aufweist.

Hierbei bezieht sich die vorliegende Studie primär auf mitteleuropäische Fundorte, wobei weitere Fundorte aus Europa einbezogen wurden. Die Einteilung von Europa wird dabei aufgrund von kulturellen Merkmalen gezogen und beinhaltet die Länder: Deutschland, Österreich, Polen, Schweiz, Slowakei, Tschechien und Ungarn. Hierbei wurde ein Großteil der Studie im Westen Mitteleuropas durchgeführt.

Meine Studie beginnt mit der Darstellung der Ergebnisse, in denen die genetische und morphologische Abgrenzung der Taxa im *P. bifolia/chlorantha*-Komplex, sowie die Identifikation der intermediären *P. pervia* erörtert wird. Im Anschluss erfolgt eine ausführliche Diskussion dieser Ergebnisse, bevor ich im letzte Teil eine detaillierte Beschreibung der verwendeten Materialien und Methoden aufführe.

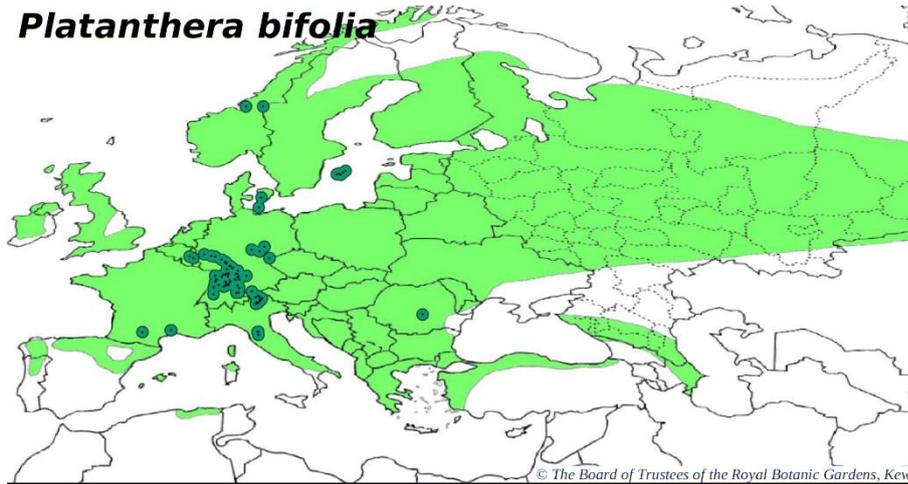
3.1 Ergebnisse

Mit meiner Untersuchung konnte das Verbreitungsgebiet der Gattung *Platanthera* in Mitteleuropa und einigen angrenzenden Gebieten abgedeckt werden (s. Abbildung 8). Besonders detailliert wurde der westliche Teil Mitteleuropas untersucht, während Fundpunkte im östlichen Mitteleuropa außerhalb Deutschlands fehlen. Für *Platanthera bifolia* und *Platanthera chlorantha* konnte das westliche Verbreitungsgebiet abgedeckt werden, allerdings fehlen Daten aus England, Irland, Spanien und Portugal. Bei *P. chlorantha* fehlen zudem Fundorte aus Frankreich. Für *Platanthera pervia* bzw. die intermediären Sippen einschließlich *Platanthera muelleri* konnte wiederum das gesamte bekannte Verbreitungsgebiet abgedeckt werden. Dies beinhaltet auch Fundpunkte außerhalb des bisher für *P. muelleri* angegebenen Verbreitungsgebietes (Kühn et al., 2024).

Erreicht wurde dies durch einen Aufruf zur Meldung von intermediären Sippen der *Platanthera* in Europa (Haynold et al., 2021). Die in Kühn et al. 2024 als Synonym von *P. muelleri* aufgeführte *Platanthera bifolia* var. *osca*, welche vermutlich die Basis für die Verbreitung von *P. muelleri* bis nach Süditalien bildet, wurde von uns separat betrachtet und nicht mit *P. pervia* oder *P. muelleri* synonymisiert. Diese Entscheidung wurde von mir getroffen, da diese Varietät ausschließlich auf Süditalien beschränkt ist und dort *P. bifolia* ersetzt und somit deutliche geographische Unterschiede zu *P. pervia* und *P. muelleri* aufweist (ausführliche Begründung s. Abschnitt 2.3.6, Seite 46 ff).

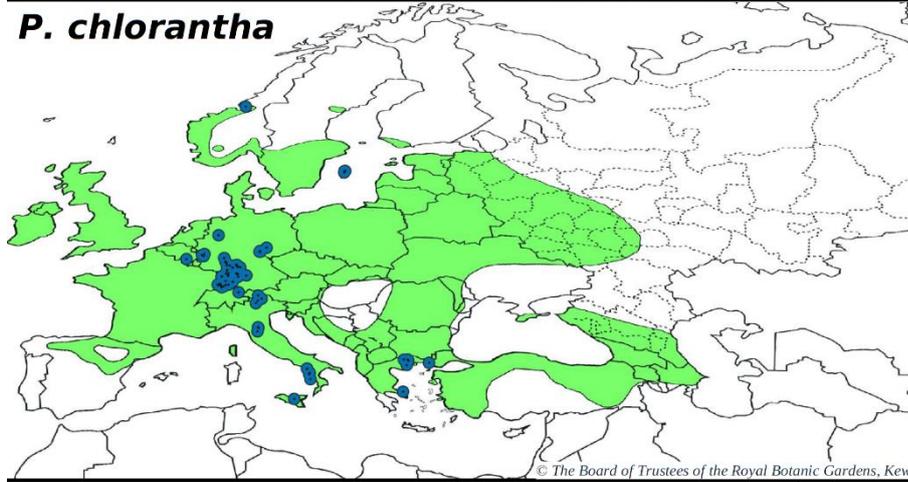
Sowohl die genetische Admixture-Analyse als auch die morphologische Analyse ermöglichen eine detaillierte Klassifizierung der untersuchten Taxa. Fundorte der *P. muelleri* - also intermediäre Sippen aus wechselfeuchten Waldgebieten - werden im Gegensatz zur genetischen Analyse in der morphologischen Analyse separat betrachtet. Dieser differenzierte Ansatz ermöglicht eine umfassende Betrachtung der genetischen und morphologischen Variation innerhalb der Gattung *Platanthera* in Mitteleuropa. Außerdem lassen sich die taxonomischen Grenzen der Gattung *Platanthera* genauer erkennen.

Platanthera bifolia



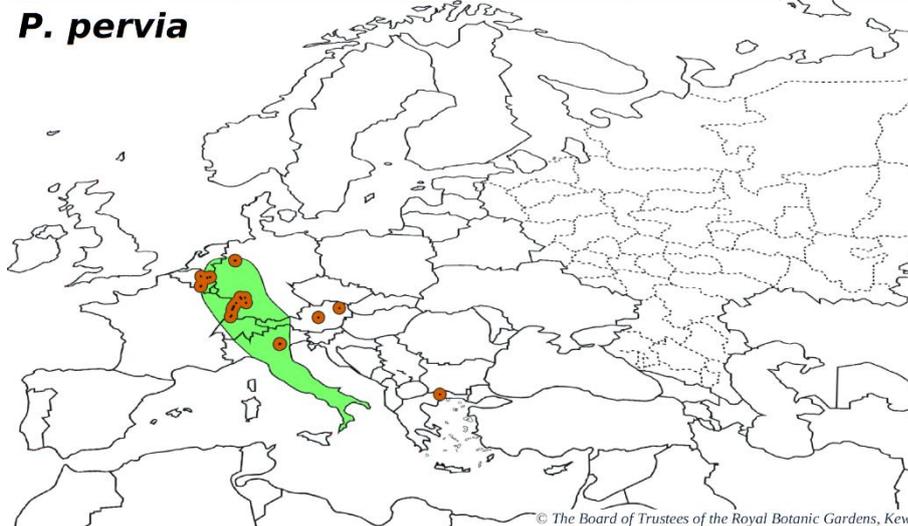
© The Board of Trustees of the Royal Botanic Gardens, Kew

P. chlorantha



© The Board of Trustees of the Royal Botanic Gardens, Kew

P. pervia



© The Board of Trustees of the Royal Botanic Gardens, Kew

Abbildung 8 - Bemusterte Standorte der untersuchten Taxa:
Bemusterte Standorte von *Platanthera bifolia* (grün), *P. chlorantha* (blau) und *P. pervia* (orange); Verbreitungsgebiete in hellgrün (nach Kühn et al. 2024; Verbreitungsgebiet der *P. bifolia* aus einer Verschneidung der Varietäten var. *bifolia* und var. *latissima*, Verbreitungsgebiet der *P. pervia* gibt in original *P. muelleri* wieder); Kartenprojektion: Miller-Zylindrisch; Hintergrundkarten: © The Board of Trustees of the Royal Botanic Gardens, Kew; Datenquelle: Kühn, Pedersen & Cribb (2024); view oft he autors; Hintergrundkarte *P. bifolia* Zusammenführung der Taxa *P. bifolia* var. *bifolia* und var. *latissima*

3.1.1 Drei genetische Gruppen mit komplexen Mustern

Basis für die Admixture-Analyse ist ein Datensatz mit genetischen Informationen von ursprünglich 1238 Individuen mit erhobenen ddRAD-Daten. Dieser wird durch eine Auswahl nochmals auf 836 Individuen eingegrenzt. Alle Individuen von *P. bifolia*, *P. chlorantha*, *P. pervia* (inkl. *P. muelleri*) und intermediäre Pflanzen aus Kontinentaleuropa werden in die Analyse einbezogen, sofern sie nach der Datenverarbeitung eine ausreichende Datenmenge aufweisen (s. el. Anhang Tabelle: eS1). Ausgeschlossen von der Analyse werden diejenigen Individuen, deren DNS aus historischen Herbarbelegen isoliert wurde, da die Datenqualität unzureichend ist. Die Admixture-Analyse wird durchgeführt, um die genetische Struktur der untersuchten Individuen zu bestimmen und ihre Zugehörigkeit zu den aufgenommenen Taxa zu bewerten. Es wird nur eine Admixture-Analyse durchgeführt. Die Ergebnisse sind in den folgenden Abbildungen für verschiedene Untergruppen von Individuen dargestellt. Um eine einheitliche visuelle Zuordnung zu ermöglichen, ist die Farbgebung der genetischen Gruppen in allen Abbildungen konsistent gehalten. Eine vollständige Beschreibung der angewandten Analysemethoden findet sich in Abschnitt 3.3.3 (Seite 121 ff).

Korrekte Anzahl an Gruppen (K = 3)

Die Ermittlung der optimalen Anzahl genetischer Gruppen resultiert in $K = 3$, da der CV-Fehler bis zu diesem Wert stark abnimmt und danach lediglich eine geringfügige Abnahme zu verzeichnen ist. Bei $K > 3$ kam es sukzessiv zu Aufspaltungen einzelner Gruppen, während die Gruppenzugehörigkeit der meisten Individuen weitgehend stabil blieb. Aufgrund dieses Verlaufs wurde entschieden, $K = 3$ für die weitere Interpretation der Daten zu verwenden. Diese Wahl stellt einen Kompromiss zwischen der Minimierung der CV-Fehlerrate und der Vermeidung einer Überparametrisierung des Modells dar. Diese Entscheidung wird durch die Annahme von drei verschiedenen Taxa in der Analyse mitbegründet.

Die CV-Fehlerrate unterstützt drei genetische Gruppen

Zur Bestimmung der optimalen Anzahl genetischer Gruppen wurde der CV-Fehler (Cross-Validation) berechnet. Dieser dient in der Admixture-Analyse zur Bestimmung der Anzahl der Vorfahrenpopulationen (K) und wird durch k -fache Kreuzvalidierung ermittelt. Die berechneten CV-Fehlerraten für K -Werte von 1 bis 20 zeigen einen charakteristischen Verlauf (s. Abbildung 9). Für K -Werte von 1 bis 3 ist ein steiler Abfall des CV-Fehlers zu beobachten. Für $K > 3$ zeigt die Kurve einen kontinuierlichen, aber nur minimalen Abfall, was darauf hindeutet, dass zusätzliche genetische Gruppen keinen signifikanten Mehrwert für die Strukturierung der Daten liefern.

Weitere sukzessive Untergruppen bei höherem K

Um die Stabilität der Gruppenzuordnung mit zunehmendem K-Wert zu überprüfen, wurden die dreizehn duplizierten Individuen aus der Admixture-Analyse für $K = 2$ bis $K = 6$ visualisiert (s. Ergänzende Abbildung 1). Diese Analyse ermöglichte es, strukturelle Veränderungen in der genetischen Zuordnung zu erkennen. Bei dieser Betrachtung konnte festgestellt werden, dass mit zunehmendem K-Wert eine Aufspaltung der ursprünglichen Gruppe in zwei unterschiedliche neue Gruppen erfolgte. Die Gruppenzugehörigkeit der verbleibenden Individuen über die verschiedenen K-Werte blieb dabei weitgehend stabil. Dies ist der Fall bei einer Erhöhung des jeweiligen K-Wertes von 2 bis 5. Bei der letzten dargestellten Erhöhung ($K = 6$) ist dieses Muster nicht mehr zu beobachten. Hier werden mehrere Gruppen teilweise neu zugeordnet und auch die Anteile, mit denen die Individuen einer Gruppe zugeordnet werden, ändern sich deutlich. Dazu werden auch einzelne Gruppen neu zusammengefasst.

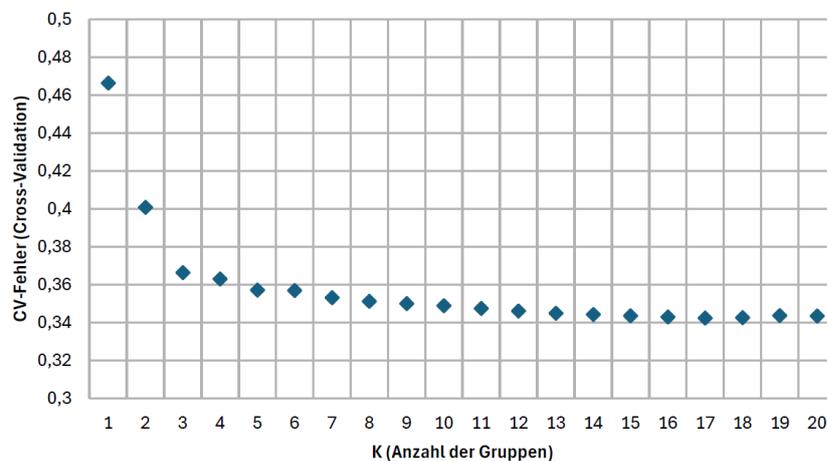


Abbildung 9 - Cross-Validation-Fehler der Admixture-Analyse:
CV-Error der Admixture-Analyse für $K = 1$ bis $K = 20$; Datengrundlage: ddRAD-Sequenzdaten der Taxa: *Platanthera bifolia*, *P. chlorantha*, *P. pervia* (inkl. *P. muelleri*).

Machbarkeitsbeweis der Admixture-Analyse

Die Validierung der Analyseverfahren wurde mittels eines zweistufigen Machbarkeitsnachweises durchgeführt. Zunächst wurde die Übereinstimmung der Ergebnisse für die dreizehn duplizierten Individuen innerhalb der Admixture-Analyse untersucht. Dieser Ansatz ermöglicht eine Einschätzung der internen Konsistenz und Robustheit der Analyse. In einem zweiten Schritt wurden die Ergebnisse für die in einer früheren Studie analysierten Individuen (Durka et al., 2017) mit den aktuellen Ergebnissen verglichen. Ziel war es, die Reproduzierbarkeit und Vergleichbarkeit der Methode zu überprüfen.

Geringe Abweichung in der Gruppenzuordnung von Duplikaten

Zur Beurteilung der Reproduzierbarkeit der Admixture-Analyse wurde die genetische Gruppenzuordnung von dreizehn duplizierten Individuen verglichen. Insgesamt wurden zwölf Duplikate und ein Triplikat untersucht, wobei es sich um technische Replikate handelt. Bei der Untersuchung dieser Duplikate wurden nur geringfügige Abweichungen zwischen den jeweiligen Gruppenzuordnungen festgestellt (s. Abbildung 10). Betrachtet man nur die Abweichungen der duplizierten Individuen zu den drei Gruppen, beträgt die mittlere Abweichung 0,85 % (SD = 1,15 %). Die maximale Abweichung liegt mit 5,02% deutlich höher, stellt aber nur einen einzelnen Ausreißer dar. Die insgesamt geringen Abweichungen zwischen den Replikaten bestätigen die Robustheit und hohe Reproduzierbarkeit der Analyseergebnisse.

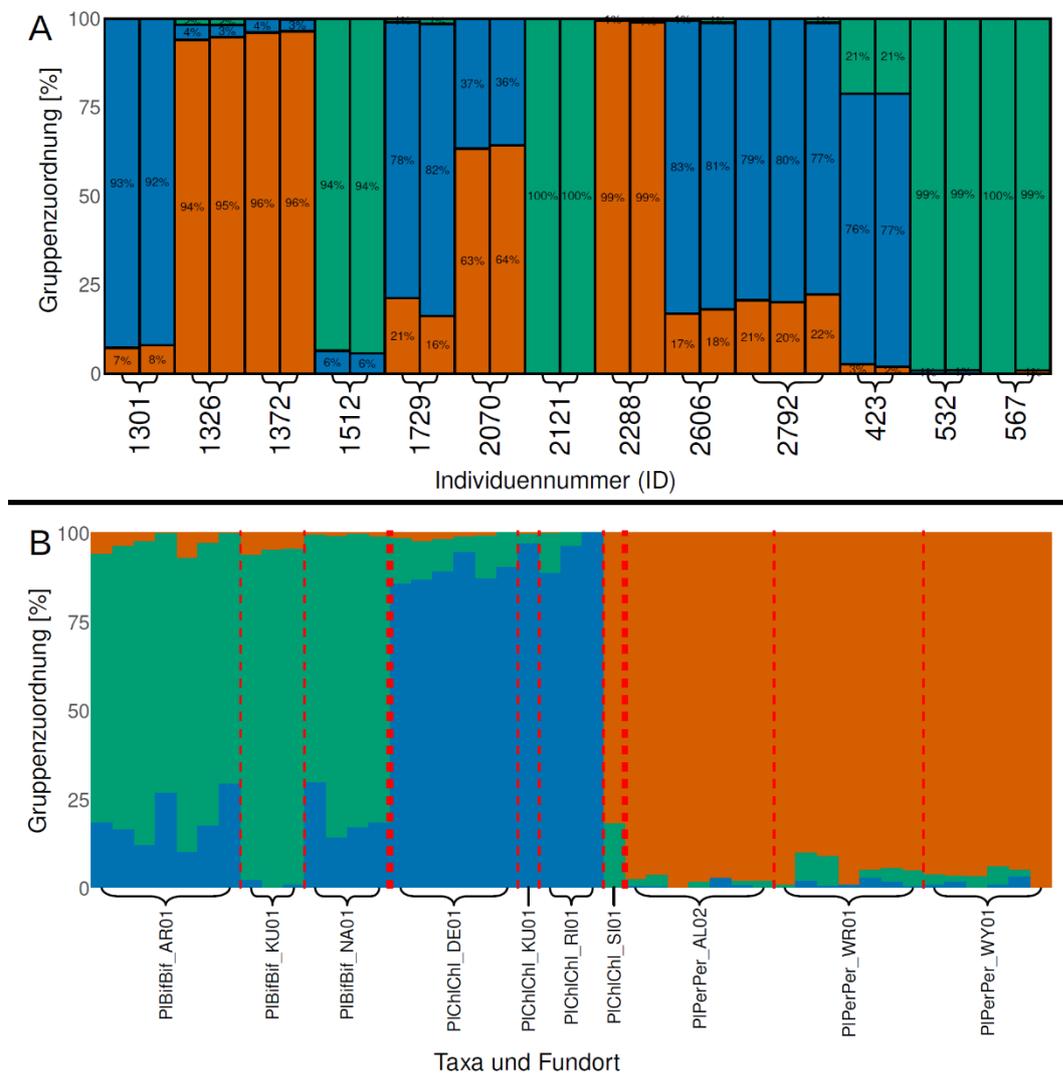


Abbildung 10 - Proof of Concept der Admixture-Analyse:

Farbcodierung basierend auf primärer genetischer Zuordnung: Grün (*P. bifolia*), Blau (*P. chlorantha*), Orange (*P. pervia*); (A) Admixture-Zuordnungen der Individuen mit detaillierter prozentualer Angabe; enthält alle Duplikate, die in die Analyse einbezogen wurden; (B) Admixture-Zuordnungen der Individuen, die auch in der Studie von Durka et al. (2017) analysiert wurden (AFLP-Daten, Structure-Analyse); Aufteilung nach Taxa und Standorten zur direkten Vergleichbarkeit mit den Ergebnissen aus Durka et al. (2017).

Korrespondierende genomische Signaturen in unabhängigen AFLP- und ddRAD-Daten

Der Methodenvergleich der in der Studie von Durka et al. (2017) berücksichtigten und in dieser Studie enthaltenen Individuen zeigt die gleichen Gruppeneinteilungen der Individuen nach Standorten (s. Abbildung 10). In der Studie von Durka et al. (2017) wurde eine Structure-Analyse mit unabhängig erhobenen AFLP-Daten (Amplified Fragment Length Polymorphism) durchgeführt. In der vorliegenden Studie wurden stattdessen ddRAD-Daten (double digested Restriction-site associated DNA) erhoben und diese mittels Admixture ausgewertet. Es ist festzustellen, dass die Gruppenzugehörigkeiten der Individuen von allen Standorten in der Admixture-Analyse zur Structure-Analyse sehr ähnlich sind. So sind beispielsweise alle Individuen des Taxons *P. bifolia* des Standortes AR (Arenberg, Koblenz) in der Admixture-Analyse zu einem Anteil der genetischen Gruppe der *P. chlorantha* zugeordnet. Ein Vergleich der Analyseergebnisse von Structure zeigt, dass dieses Muster ebenfalls bei der Analyse der anderen Standorte auftritt, wenn auch in geringerem Ausmaß. Dieses Muster, bei dem die Zuordnung in der Admixture-Analyse weniger eindeutig ist, findet sich auch bei anderen Standorten, wie beispielsweise *P. bifolia* aus NA (Nastberg, Mayen-Koblenz) und *P. chlorantha* aus DE (Deuben, Burgenlandkreis). Auffällig ist zudem, dass das als *P. chlorantha* identifizierte Individuum aus SI (Sistig, Euskirchen) in der Admixture-Analyse zu ca. 80 % der genetischen Gruppe der *P. pervia* und zu ca. 20 % der Gruppe der *P. bifolia* zugeordnet wird. Das gleiche Muster mit einer primären Zuordnung zu *P. pervia* (in Durka et al. 2017 als Nicht-Hybrid-Intermediate gelistet) wurde in der Structure-Analyse für alle acht Individuen von *P. chlorantha* aus SI nachgewiesen.

Es gibt drei unabhängige Taxa in Mitteleuropa und eine Pseudo-Chlorantha Sippe

Die Admixture-Analyse umfasste insgesamt 836 Individuen, die sich auf *Platanthera bifolia*, *P. chlorantha*, *P. pervia* (inkl. *P. muelleri*) und intermediäre Pflanzen aus Mitteleuropa verteilten (*P. bifolia* = 360, *P. chlorantha* inkl. Pseudo-Chlorantha = 227 + 38, *P. pervia* = 151, *P. bifolia* × *P. chlorantha* = 21, *P. bifolia* vs *P. pervia* = 17). Die Admixture-Analyse wurde durchgeführt, um die genetische Struktur der untersuchten Individuen zu bestimmen und ihre Zugehörigkeit zu den in Mitteleuropa weit verbreiteten Taxa zu beurteilen. Ziel war es, zu ermitteln, inwieweit die genetischen Gruppen mit den morphologisch definierten Taxa übereinstimmen und ob es Hinweise auf versteckte genetische Strukturen oder Hybridmuster gibt. Als optimale Anzahl genetischer Cluster wurde $K = 3$ festgelegt. Die Ergebnisse der Machbarkeitsprüfung bestätigten die methodische Konsistenz und Reproduzierbarkeit der Analyse, sodass im Folgenden den erhaltenen genetischen Gruppenzuordnungen vertraut wird. Im Weiteren erfolgt die Vorstellung der gesamten Analyse. Die Analyse ergibt eine signifikante Übereinstimmung der genetischen Gruppen mit den drei untersuchten Taxa *P. bifolia*, *P. chlorantha* und *P. pervia*. Eine zusätzliche Gruppe, die in der Folge als Pseudo-Chlorantha-Gruppe bezeichnet wird, zeigt abweichende genetische Muster und wird separat betrachtet.

Prävalente Assoziation der Taxa mit den Admixture-Gruppen

Die Zuordnung der identifizierten Admixture-Gruppen zu den untersuchten Taxa ergab für jedes der drei untersuchten Taxa eine dominante Assoziation mit einer der drei genetischen Admixture-Gruppen (s. Abbildung 11). Die überwiegende Anzahl der analysierten Individuen zeigt kein eindeutiges genetisches Muster, sondern besteht zu einem mehr oder weniger geringen Anteil aus einer Kombination von zwei genetischen Admixture-Gruppen. Dieses Muster manifestiert sich in sämtlichen drei Gruppen, wobei die Taxa *P. chlorantha* und *P. pervia* zusätzliche Muster aufweisen. Die genetische Zuordnung von *P. bifolia* zeigt, dass die meisten Individuen der gleichen Gruppe (grün) zugeordnet sind. Der Mittelwert der genetischen Zuordnung von *P. bifolia* zu dieser Gruppe beträgt 87 % (SD = 17 %) bei einer Beobachtung von 360 Individuen. 20 dieser Individuen weisen eine Zuordnung zu einer anderen genetischen Gruppe von über 50 % auf. Für *P. chlorantha* liegt der Mittelwert der genetischen Zuordnung zur dominanten Gruppe (blau) bei 76 % (SD = 37 %) für 265 Individuen, wobei 49 Individuen eine Zuordnung von mehr als 50 % zu einer anderen genetischen Gruppe aufweisen. Bei *P. pervia* beträgt der Mittelwert der genetischen Zuordnung zur dominanten Gruppe (orange) 82 % (SD = 32 %) für 151 Individuen, wobei 21 Individuen eine Zuordnung von mehr als 50 % zu einer anderen genetischen Gruppe aufweisen. Hier wurde *P. muelleri* mit in der Gruppe der *P. pervia* integriert, wobei diese am eindeutigsten der dominanten Gruppe (orange) zugeordnet wurden (100%, SD = 1%). Die fehlenden Anteile werden für alle Taxa durch die beiden jeweils anderen genetischen Gruppen aufgefüllt. Bei *P. bifolia* ist die zweithäufigste genetische Gruppe jene, die genetisch die Hauptgruppe von *P. chlorantha* bildet (blau). Ein Teil der Individuen weist zudem Anteile der beiden anderen genetischen Gruppen auf, was zu einem Muster aus allen drei genetischen Gruppen führt.

Indikation verborgener Strukturen durch anomale Standortzuweisungen

Die Muster von *P. chlorantha* und *P. pervia* zeigen grundsätzlich das gleiche Muster wie *P. bifolia*, jedoch gibt es in diesen beiden Gruppen deutlich mehr Individuen, die nicht oder nur zu einem geringen Teil ihrer jeweiligen genetischen Gruppe entsprechen. Die Herkunft dieser Individuen ist auf jeweils wenige Standorte beschränkt, an denen alle Individuen das gleiche genetische Muster aufweisen (s. Ergänzende Abbildung 2).

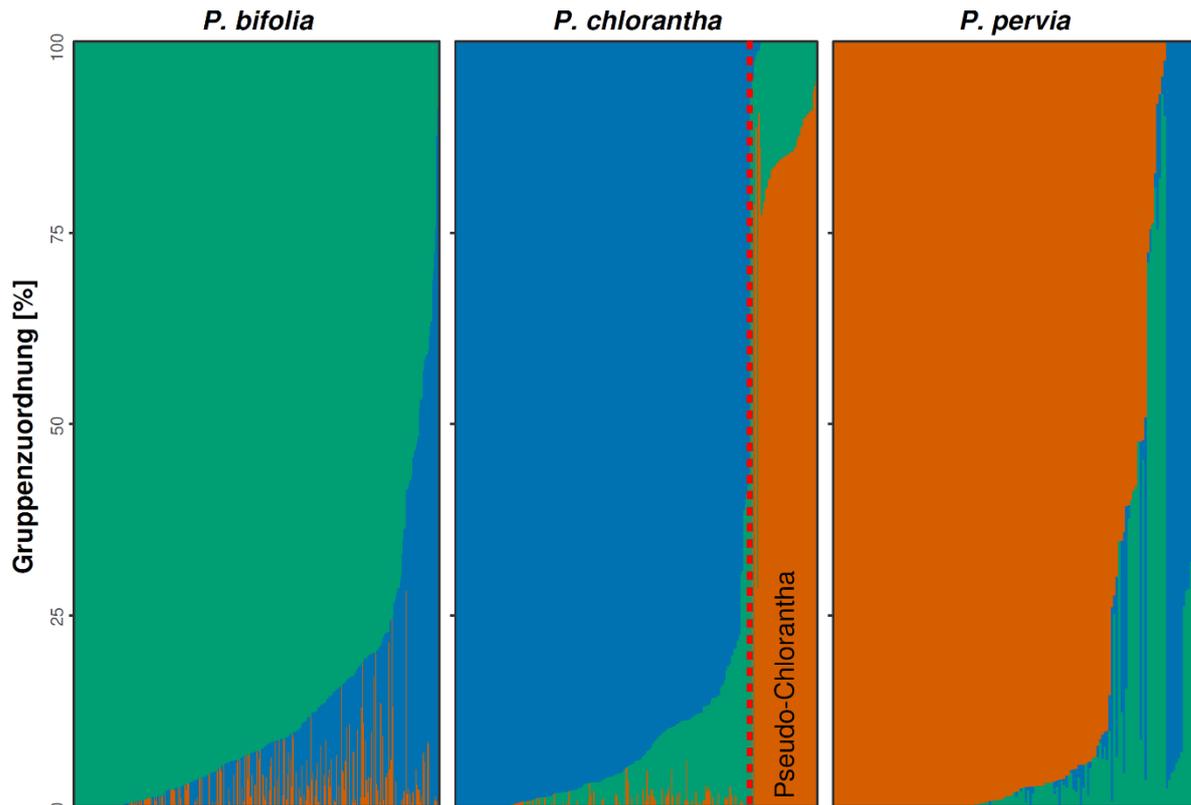


Abbildung 11 - Genetische Zuordnung der Individuen in der Admixture-Analyse: Genetische Zuordnung aller Individuen aus der Admixture-Analyse; Aufteilung nach Taxa (*P. bifolia*, *P. chlorantha*, *P. pervia*; *P. muelleri* in *P. pervia* integriert); Individuen innerhalb jedes Taxons nach absteigender Zugehörigkeit zu ihrer genetischen Gruppe sortiert; Pseudo-Chlorantha-Gruppe nachträglich aus *P. chlorantha* abgetrennt. Eine alternative Darstellung nach Fundorten befindet sich im Anhang; Ergänzende Abbildung 2.

Die analysierten Individuen von *P. chlorantha* weisen eine signifikante Anzahl von Individuen auf, die genetisch zum größten Teil *P. pervia* (80-90%) und zu 10-20 % *P. bifolia* entsprechen. Die Analyse der genetischen Mischung (Admixture-Analyse) zeigt nahezu keine Zuordnung dieser Individuen zu ihrer ursprünglichen genetischen Hauptgruppe (blau, 0,2% SD =0,8%). Lediglich fünf der 38 Individuen zeigen überhaupt einen Anteil dieser Gruppe auf mit einem Maximum von 5%. Die Analyse ergab weiter, dass diese Individuen sich auf bestimmte Standorte im Schwarzwald (RA: Landkreis Rastatt, EM: Landkreis Emmendingen, FR: Landkreis Freiburg, FS: Freiburg Stadt, LO: Landkreis Lörrach), im Hochtaunuskreis (HG) und im Landkreis Euskirchen (SI: Sistig) (s. Abbildung 12 – Pseudo-Chlorantha; Ergänzende Abbildung 4) beschränken. In diesen Regionen wurden jeweils keine Individuen von *P. chlorantha* nachgewiesen, die ein genetisches Muster aufweisen, das der Gruppe der *P. chlorantha* entspricht. Individuen aus diesen Regionen, deren Morphologie, der von *P. chlorantha* entspricht, werden daher einer eigenen Gruppe, der Pseudo-Chlorantha-Gruppe, zugeordnet.

Individuen von *P. pervia*, deren genetisches Muster nicht ihrer eigenen Hauptgruppe (orange) entspricht, sondern einer Kombination der beiden anderen genetischen Gruppen zugeordnet wurden, stammen ähnlich wie die Pseudo-Chlorantha-Gruppe alle von den gleichen Standorten. Die Fundorte dieser Individuen liegen alle in den Landkreisen Lörrach (LO) und Karlsruhe (KA). Am Fundort LO01 wurden zwei dieser Individuen nachgewiesen mit einer mittleren Zuordnung zur genetischen Gruppe der *P. pervia* von 5% (SD = 4%), am Fundort LO02 fünf Individuen (0%, SD = 0%) und am Fundort KA05 sieben Individuen (0%, SD = 0%), wobei diese jeweils alle nachgewiesenen *P. pervia* ausmachen.

Komplexe populationsgenetische Struktur: Distinkte, gemischte und variable Muster

Bei der Betrachtung der genetischen Strukturen der übrigen Standorte zeigt sich für alle drei untersuchten Taxa ein komplexes Muster (s. Ergänzende Abbildung 2). An einigen Standorten wurde eine hohe Anzahl oder ausschließlich Individuen mit einem genetisch eindeutigen Muster festgestellt. Für alle drei Taxa wurden demnach Standorte mit genetisch klar abgrenzbaren Populationen nachgewiesen. An anderen Standorten wiesen alle Individuen ein ähnliches genetisches Muster auf, das sich aus einer Kombination verschiedener genetischer Gruppen zusammensetzte. In Ausnahmefällen konnten alle Individuen dieser Standorte zu mehr als 50 % einer anderen Gruppe als der genetischen Hauptgruppe des Taxons zugeordnet werden. Darüber hinaus wurden auch Standorte mit hoher Variabilität zwischen den Individuen hinsichtlich ihrer Zuordnung zu genetischen Mustern nachgewiesen. Dies lässt den Schluss zu, dass sowohl genetisch homogene als auch heterogene Standorte und Standorte mit Mischmustern nachgewiesen werden konnten.

Betrachtete man die Fundorte vom Oberrheingraben, in welchen die Streuwiesensippe aufgefunden wurden (OG01-05, RA01, KA02, KA06, EM01, PF02) zeigen sich abweichende genetische Muster für die morphologisch sicher bestimmten Individuen der *P. bifolia* und *P. pervia*, zu anderen Regionen. *P. bifolia* wird dort zu mehr Anteilen der genetischen Gruppe der *P. pervia* zugeordnet als umgekehrt. *P. bifolia* weist dort im Durchschnitt 9% (SD = 7%) Übereinstimmung zur genetischen Gruppe (orange) der *P. pervia*, auf umgekehrt sind es durchschnittlich nur 1% (SD = 24%).

Verbreitung der eindeutig zugeordneten Individuen mit genetisch vermischten Mustern

Die geografische Verteilung der genetischen Assoziationen (s. Abbildung 12) liefert zusätzliche Informationen. Sie zeigt Individuen, die morphologisch nicht als Hybride auffallen, aber einen signifikanten genetischen Anteil ($> 1/3$) mit einem anderen Taxon teilen. Die Visualisierung erstreckt sich über das gesamte Untersuchungsgebiet und ermöglicht eine umfassende Betrachtung der genetischen Strukturen. Als taxonomisch und genetisch eindeutig werden nur Individuen berücksichtigt, die zu mindestens $2/3$ ihrer jeweiligen Admixture-Gruppe zugeordnet werden können. Zusätzlich wird in einer separaten Karte die geographische Verteilung der Pseudo-Chlorantha-Gruppe dargestellt, die Individuen mit sehr ähnlichen genetischen Mustern umfasst. Die geographische Darstellung zeigt, dass genetisch nicht eindeutig zugeordnete Individuen weit verbreitet sind und dass sich ihre geographischen Muster je nach Taxon unterscheiden. Während genetisch gemischte Individuen von *P. bifolia* und *P. pervia* nur im Oberrheingraben und an einem Standort in Österreich nachgewiesen wurden, sind genetisch gemischte Individuen von *P. chlorantha* und *P. pervia* am seltensten und treten nur in Belgien auf. Genetisch vermischte Individuen der am weitesten verbreiteten Taxa *P. bifolia* und *P. chlorantha* sind am häufigsten und am weitesten verbreitet. Betrachtet man Baden-Württemberg zeigt sich eine klare Abgrenzung der Hybriden nach ihrer geographischen Zuordnung (s. Ergänzende Abbildung 4).

Distinkte gen. Muster taxonomischer Hybriden

Betrachtet man die erfassten morphemischen Hybriden der verschiedenen einbezogenen Taxa, so zeigen sich weitere Muster (s. Ergänzende Abbildung 2): Die Hybriden zwischen *P. bifolia* und *P. pervia* im Oberrheingraben zeigen an allen Standorten ein sehr ähnliches Muster. Alle 17 Individuen mit einer Ausnahme, sind zum größten Teil der genetischen Gruppe von *P. bifolia* zuzuordnen. Die Ausnahme wird zu 100% der genetischen Gruppe *P. pervia* zugeordnet. Die 16 verbleibenden Individuen werden im Mittel zu 69% (SD = 28%) der genetischen Gruppe der *P. bifolia*, zu 27% (SD = 30%) *P. pervia* und zu 4% *P. chlorantha* (SD = 4%) zugeordnet. Im Gegensatz dazu zeigten die Hybriden zwischen *P. bifolia* und *P. chlorantha*, die häufig als Einzel-funde in den Mischpopulationen der Elternarten auftraten, ein anderes Muster. Diese Hybriden wurden insgesamt an mehr Standorten und in einer größeren geografischen Ausdehnung gefunden. Bis auf wenige Ausnahmen sind hier die meisten Individuen etwa zur Hälfte den beiden Elternarten zuzuordnen. Diese 21 Individuen werden zu durchschnittlich 53% (SD = 22%) der genetischen Gruppe der *P. bifolia*, zu 5% (SD = 21%) *P. pervia* und zu 42% (SD = 21%) *P. chlorantha* zugeordnet. Unter diesen 21 Individuen befinden sich zwei Individuen aus dem Landkreis Dieburg, die zu 100% der *P. pervia* zugeordnet wurden.

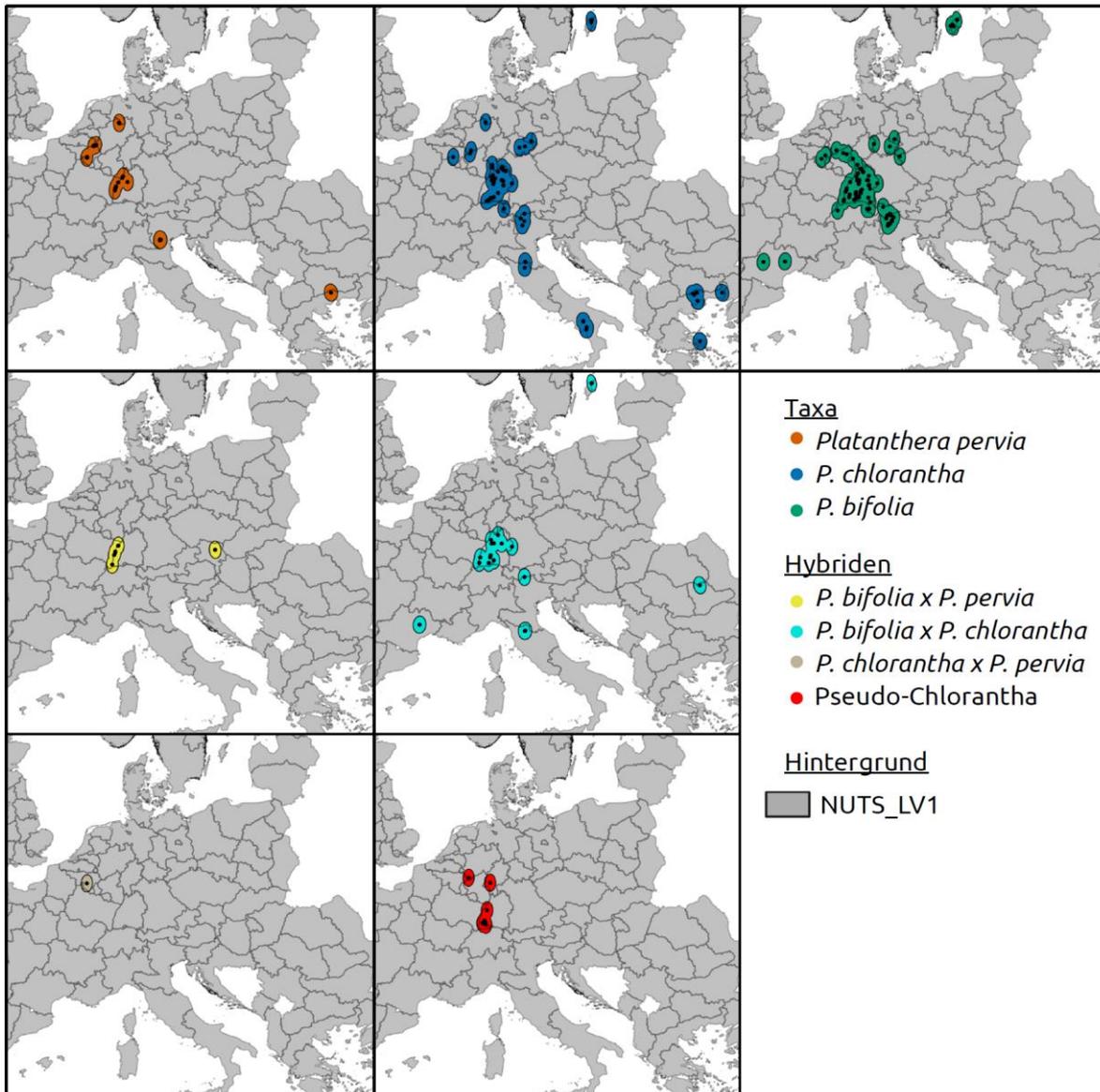


Abbildung 12 - Geografische Verteilung der genetischen Zuordnungen:
 Geographisch-genetische Zuordnung der morphologisch nicht hybriden Individuen und ihrer genetischen Hybridisierungsmustern auf sieben Karten; genetische Hybride definiert als $\geq 1/3$ genetische Admixture-Zugehörigkeit zu einem weiteren Taxon; Standort-Eintrag ab einem Individuum; Fundpunkte als schwarze Punkte mit farbiger Umrandung (Farbe nach genetischer Zuordnung); obere Zeile: eindeutige Taxon-Zuordnungen (*P. pervia* inkl. *P. muelleri*, *P. chlorantha*, *P. bifolia*) mit über 2/3 taxonomisch passender genetischer Zuordnung; zweite und dritte Zeile: genetische Hybride; letzte Karte Mitte-Unten: Pseudo-Chlorantha; Hintergrundkarte basierend auf NUTS-System (Quelle: Eurostat, NUTS 2021)

3.1.2 Morphometrische Untersuchung zur taxonomischen Artabgrenzung

Die morphologische Analyse wurde durchgeführt, um einerseits die genetisch verifizierten Taxa *P. bifolia*, *P. chlorantha* und *P. pervia* anhand morphologischer Merkmale sicher bestimmen zu können und um andererseits zu überprüfen, ob die erhobenen Daten einer weiteren Untergliederung der Taxa gemäß den taxonomischen Beschreibungen in Kapitel I (s. Abschnitt 2. Seite 21 ff) entsprechen. Ziel war es, eine möglichst ganzheitliche Erfassung morphologischer Unterschiede zu erreichen, die eine präzise Abgrenzung der Taxa gewährleistet und gleichzeitig mögliche bisher übersehene taxonomische Gruppen identifiziert. Als Datengrundlage diente eine umfassende morphometrische Erfassung, die Messdaten aus Feldmessungen, Blütenbilder und Herbarbelege von Individuen umfasst. Die Feldmessungen wurden an 1320 Individuen durchgeführt, während für 1147 Individuen Messwerte aus Blüten- und Pollinienbildern vorliegen. Zusätzlich wurden für 1815 Individuen Messungen an getrockneten Blütenbelegen durchgeführt. Die Kombination dieser drei Messgruppen in möglichst vielen Individuen ermöglichte eine detaillierte Analyse der morphologischen Variation innerhalb der untersuchten Taxa.

Vergleich der morphologischen Messwerte nach Fundorten

Die Darstellung der morphologischen Messwerte zeigt deutliche Unterschiede in ihrer Variabilität sowohl zwischen den Taxa als auch innerhalb der Fundorte (s. el. Anhang Abbildung 1-75). Während einige Messwerte eine hohe Variabilität innerhalb der Gruppen aufweisen, zeigen andere deutliche Muster, in denen sich die Taxa voneinander unterscheiden, während die Variabilität innerhalb der Gruppen zwischen den Fundorten gering bleibt. Ein Beispiel für ein gut unterscheidbares Merkmal ist die Gesamtlänge des Polliniums. Hier zeigen sich deutliche Unterschiede zwischen den Taxa, da *P. chlorantha* die längsten Pollinien aufweist, während *P. bifolia* deutlich kürzere Pollinien besitzt. *P. pervia* (einschließlich *P. muelleri*) nimmt mit mittellangen Pollinien eine intermediäre Stellung ein. Im Gegensatz dazu zeigt z. B. die Breite des untersten Laubblattes eine hohe Streuung sowohl innerhalb der einzelnen Fundorte als auch zwischen den Fundorten und zwischen den Taxa (s. el. Anhang Abbildung 20). Grundsätzlich zeigen alle Messwerte der *P. chlorantha* und der Pseudo-Chlorantha-Gruppe sehr ähnliche Muster und Größenverhältnisse, so dass sich anhand der untersuchten morphologischen Merkmale keine eindeutigen Unterschiede zwischen diesen Gruppen nachweisen lassen.

Vergleich der wichtigsten Messlängen zur historischen Taxonomie

Die apikale Spornbreite, gemessen am hinteren Drittel des Sporns, sowie die Spornlänge zeigen an allen Untersuchungsstandorten eine kontinuierliche Variation innerhalb der einzelnen Taxa (s. Abbildung 14). Dies gilt auch für die Höhe der Pflanzen über dem Boden, das Verhältnis von Spornlänge zu Lippenlänge, die Blütenstandsichte und alle anderen erfassten morphologischen

Merkmale. Eine Unterteilung innerhalb eines Taxons anhand dieser Merkmale ist nicht erkennbar. Zwischen den Taxa gibt es jedoch bei einigen Merkmalen deutliche Unterschiede: Die Spornbreite ist bei *P. bifolia* im Mittel am geringsten, während sich *P. pervia* und *P. chlorantha* in diesem Merkmal nicht unterscheiden. Die Spornlänge ist bei *P. bifolia* am kürzesten, gefolgt von *P. chlorantha*, während *P. pervia* die längsten Sporne bildet. Der Abstand zwischen den Rändern des Sporneingangs ist nur bei *P. bifolia* deutlich kleiner als bei den anderen Taxa. Das Verhältnis von Spornlänge zu Lippenlänge zeigt keine signifikanten Unterschiede zwischen den Taxa. Der Winkel der Antherenfächer unterscheidet sich nur bei *P. chlorantha*, wo die Antherenfächer deutlich angewinkelt sind, während *P. bifolia* und *P. pervia* fast identische Winkel aufweisen. Der obere Abstand der Antherenfächer in der Blüte ist bei *P. bifolia* am geringsten, gefolgt von *P. pervia*, während *P. chlorantha* deutlich weiter auseinander stehende Antherenfächer besitzt. Die Höhe der Pflanzen über dem Boden unterscheidet sich nicht wesentlich zwischen den Taxa. Die Dichte der Blütenstände ist bei *P. bifolia* im Durchschnitt etwas höher als bei den anderen Sippen, zeigt aber insgesamt nur geringe Unterschiede. Die Länge der Caudicula und die Breite des Gynostemiums folgen einem ähnlichen Muster, wobei *P. bifolia* die geringsten Werte aufweist, *P. pervia* nur geringfügig längere Merkmalsausprägungen und *P. chlorantha* die deutlich höchsten Werte hat. Hybriden zwischen *P. bifolia* und *P. chlorantha* zeigen in diesen Merkmalen Mittelwerte, während sich die Pseudo-Chlorantha-Gruppe in keiner der gemessenen morphologischen Variablen von *P. chlorantha* unterscheidet.

Spornlängen der fünf Skandinavischen Fundorte der *Platanthera bifolia*

Die Darstellung der Spornlänge der skandinavischen *P. bifolia* Populationen zeigt eine hohe Variabilität zwischen den Standorten sowie Unterschiede in Abhängigkeit vom Habitat (s. el. Anhang Abbildung 46). In Dänemark unterscheiden sich die Populationen deutlich zwischen Offenland- und Waldhabitat, wobei die Individuen aus dem Offenlandhabitat (DK01) mit einer mittleren Spornlänge von 14,1 mm (SD = 4,7, n = 3) deutlich kürzere Sporne aufweisen als die Individuen aus dem Waldhabitat (DK02), die mit einer mittleren Spornlänge von 33,2 mm (SD = 2,9, n = 9) deutlich längere Sporne besitzen. Im Gegensatz dazu zeigen die norwegischen Populationen nur geringe Unterschiede zwischen den Habitaten. Die Individuen aus dem Offenland (NO01) haben eine durchschnittliche Spornlänge von 24,1 mm (SD = 2,7, n = 12), während die Individuen aus dem Wald (NO02) eine Spornlänge von 19,6 mm (SD = 2,1, n = 8) aufweisen, wobei die Werte in einem ähnlichen Bereich liegen. Die schwedische Population der *P. bifolia* (SE01) weist mit einer mittleren Spornlänge von 27,7 mm (SD = 2,9, n = 12) etwas längere Sporne auf und entspricht eher den dänischen Offenlandpopulationen. Für Schweden liegen jedoch keine Daten für Waldhabitats vor, so dass ein direkter Vergleich zwischen den Habitaten nicht möglich ist. Über alle Standorte zeigt *P. bifolia* in Offenlandhabitaten eine durchschnittliche Spornlänge von 23,3 mm (SD = 3,5 mm) und für Waldhabitats 27,0 mm (SD = 5,2 mm).

Insgesamt zeigt die Analyse der Spornlängen über alle Fundorte für *P. bifolia* keinen einheitlichen Trend, sondern eine hohe Variabilität zwischen den Standorten, unabhängig von den Habitatbedingungen (s. Ergänzende Abbildung 6). Auch für die anderen aufgeführten Taxa gibt es keinen einheitlichen Trend der Spornlängen in Abhängigkeit von Offenland- und Waldhabitaten.

Pflanzenhöhe nach Offenland- und Waldhabitaten

Die Abbildungen der Wuchshöhen der Pflanzen in den verschiedenen Offenland- und Waldlebensräumen zeigen keine Unterschiede zwischen den Taxa der *P. bifolia*, *P. chlorantha*, *P. pervia* und der Pseudo-Chlorantha-Gruppe (s. Abbildung 13). Innerhalb der Taxa sind die Höhenvariationen je nach Fundort variabel (s. el. Anhang Abb. 17), zwischen den Taxa und der Habitatzuordnung sind jedoch keine ausgeprägten Unterschiede festzustellen. Lediglich Individuen von *P. pervia* aus Offenlandhabitaten weisen im Mittel eine etwas höhere Wuchshöhe auf als solche aus Waldhabitaten (s. Abbildung 13). Betrachtet man den Gesamtdatensatz, in dem *P. pervia* in Standorte des Oberrheingrabens, sonstige Standorte und *P. muelleri* unterteilt wird, zeigt sich ein konsistentes Muster: Offenlandpflanzen erreichen grundsätzlich größere Wuchshöhen als Waldpflanzen (s. Ergänzende Abbildung 6). Gleichzeitig fällt auf, dass die Streuwiesensippe des Oberrheingrabens im Mittel größere Individuen als *P. muelleri* aufweist, während *P. pervia* von anderen Standorten mittelgroße Pflanzen bildet. Die alpinen Sippen *Platanthera bifolia* subsp. *subalpina* und *Platanthera chlorantha* var. *gselliana* zeigen dagegen deutlich geringere Wuchshöhen als ihre Nominatformen. In beiden Habitaten liegen die untersuchten Hybriden in ihrer Wuchshöhe zwischen den jeweiligen Elterntaxa. Dies gilt sowohl für die Hybriden von *P. bifolia* und *P. chlorantha*, als auch für die Hybriden von *P. pervia* und *P. bifolia* aus dem Oberrheingraben.

Die Höhenverteilung der untersuchten Taxa im Vergleich zum Typusbeleg von *P. bifolia*, der eine nachgemessene Wuchshöhe von ca. 21,1 cm aufweist (s. Abbildung 1), zeigt, dass auch in den erhobenen Daten Individuen mit einer ähnlichen Wuchshöhe nachgewiesen wurden (s. Ergänzende Abbildung 7). Solche Pflanzen sind zwar insgesamt selten, kommen aber in mehreren Gruppen vor, darunter *Platanthera bifolia* subsp. *bifolia*, *P. bifolia* subsp. *subalpina*, *Platanthera chlorantha* var. *chlorantha*, *P. chlorantha* var. *gselliana* sowie in der Sippe der Pseudo-Chlorantha.

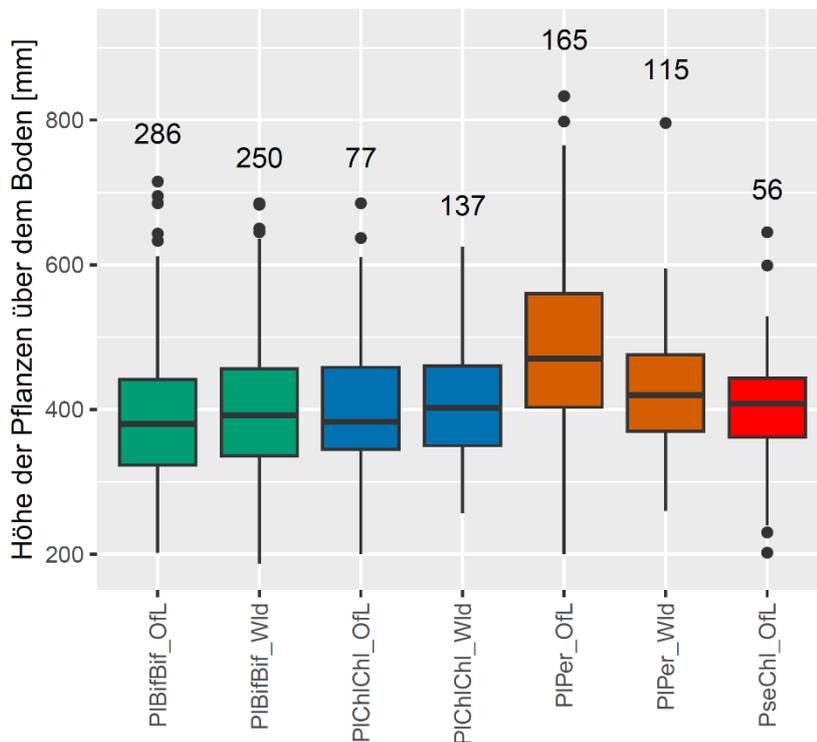


Abbildung 13 - Größenverteilung der Blütenstandshöhe nach Taxa und Habitat: Boxplot der Blütenstandshöhe über dem Boden; Aufteilung nach Taxa (PIBifBif = *P. bifolia*; PICHlChl = *P. chlorantha* Pper = *P. pervia* inkl. *P. muelleri*) und der PseChl = *Pseudo-chlorantha* Gruppe; zusätzlich unterteilt in Offenland- (OfL) und Waldhabitats (Wld); Farben der Boxplots entsprechend der Taxa/Gruppen, detaillierte Abbildung der Gruppen im Anhang: Ergänzende Abbildung 6

Gruppenzuordnungen anhand der morphometrischen Messwerte

Die morphologische Gruppierung der Individuen mittels Spectral-Clustering wurde durchgeführt, um eine Klassifizierung unabhängig vom zugeordneten Taxon, allein auf der Basis der Messlängen durchzuführen. Diese Analyse wurde mit einer Vielzahl von morphologischen Merkmalen durchgeführt ($m = 42$), wobei zuvor kollineare Messlängen entfernt wurden, um Verzerrungen in den Daten zu vermeiden, und Individuen mit fehlenden Werten ausgeschlossen wurden. Um möglichst genaue Gruppierungen zu erhalten, wurden verschiedene Untergruppen von Individuen analysiert. Zunächst wurde das spektrale Clustering nur mit genetisch eindeutig zugeordneten Individuen durchgeführt, wobei eine maximale genetische Fehlzuordnung von 5 % zu nicht passenden Admixture-Gruppen erlaubt war. Da diese Analyse jedoch keine verwertbaren Ergebnisse lieferte, wurde die genetische Fehlzuordnung auf 15 % erhöht, um eine breitere Datenbasis zu erhalten. Zusätzlich wurde untersucht, welche Gruppe von Messlängen die beste Trennung der Taxa ermöglicht, indem separate Analysen mit Feldmessungen, Messungen von Blütenbelegen und Bildmessungen der Blüten durchgeführt wurden. Schließlich wurde eine umfassende Spectral-Clustering-Analyse mit allen Individuen und allen Messlängen durchgeführt.

Über die WSS-Fehlerrate (Within-cluster Sum of Squares) wurde über das Elbow-Verfahren, für jede durchgeführte Spectral-Clustering-Analyse die optimale Anzahl an zugelassenen Gruppen identifiziert (s. Ergänzende Abbildung 5). Diese lag bei allen Analysen bei $K = 3$.

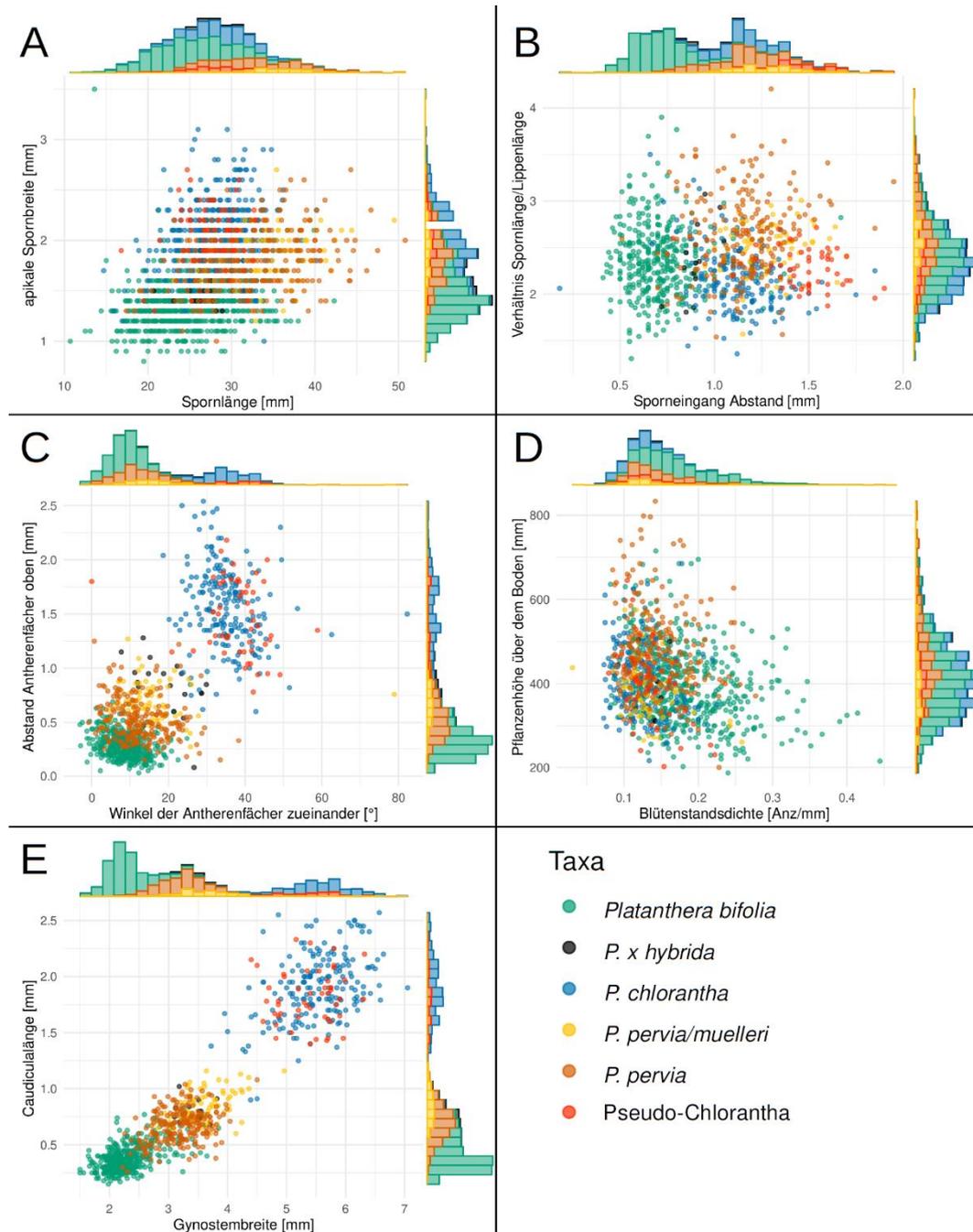


Abbildung 14 - Verteilung morphologischer Merkmale nach Taxa:
 XY-Diagramme mit Histogrammen zur Darstellung zentraler morphologischer Merkmale; farbliche Zuordnung nach Taxa; Datengrundlage: alle vermessenen Individuen der jeweiligen Messreihe (s. el. Anhang Tabelle: eS1); Pseudo-chlorantha-Gruppe definiert als Individuen ohne genetische Übereinstimmung mit *P. chlorantha* trotz gleicher Morphologie; *P. pervia* unterteilt in *P. pervia* und *P. muelleri* basierend auf Standortzugehörigkeit; Ausreißer in (D) mit einer berechneten Blütenstandsichte von > 0.5 ausgeschlossen.

Die erste Analyse mit 103 genetisch eindeutigen Individuen (maximale genetische Fehlzuordnung 5 %) ergab keine eindeutige Zuordnung der gebildeten Gruppen zu den aufgenommenen Taxa (s. Ergänzende Tabelle 1). In der erweiterten Analyse mit 155 Individuen (maximale genetische Fehlzuordnung 15 %) ergab sich eine deutlichere Zuordnung der Gruppen zu ihren Taxa (s. Tabelle 1). Über alle Messlängen hinweg entsprach Gruppe 3: *P. chlorantha*, Gruppe 2: *P. bifolia* und Gruppe 1: überwiegend *P. pervia*, enthielt aber auch Individuen der beiden anderen Taxa. Die getrennt durchgeführten Analysen der einzelnen Messlängengruppen zeigte, dass die Messwerte aus den Feldmessungen und den Blütenbelegen eine weniger klare Trennung der Gruppen erlaubten, während die Bildmessungen eine eindeutige Zuordnung lieferten. Hier erwies sich Gruppe 1 als *P. pervia*, Gruppe 2 als *P. bifolia* und Gruppe 3 als *P. chlorantha*, ohne Überschneidungen zwischen den Gruppen. Die abschließende Spectral-Clustering-Analyse mit allen 477 Individuen und allen Messlängen ($m = 42$) ergab eine weitgehende Übereinstimmung der Gruppen mit den Taxa (s. Tabelle 2). *P. chlorantha* wurde vollständig der Gruppe 1 zugeordnet. *P. pervia* fiel zu 91 % in Gruppe 2, zu 8 % in Gruppe 3 und zu 1 % in Gruppe 1. *P. bifolia* wurde zu 87 % in Gruppe 3 und zu 12 % in Gruppe 2 eingeordnet. Insgesamt zeigte die Analyse, dass die ermittelten Gruppen eine hohe Überlappung mit den bekannten Taxa aufweisen und insbesondere die Bildmessungen die beste Trennung ermöglichen.

Tabelle 1 - Spectral-Cluster-Analyse genetisch Eindeutiger Individuen: Ergebnisse der Spectral-Cluster-Analyse für den morphologischen Datensatz von Individuen mit einer genetischen Abweichung von bis zu 15 % in der Admixture-Analyse ($n = 155$); nur Individuen der Taxa *Platanthera bifolia*, *P. chlorantha* und *P. pervia* (inkl. *P. muelleri*) berücksichtigt; Gruppenanzahl basierend auf dem besten WSS-Wert ($K = 3$, s. Ergänzende Abbildung 5); Analyse durchgeführt für alle morphologischen Messlängen ($m = 42$) gemeinsam sowie separat nach Messgruppen (s. Tabelle 4);

Messgruppe Taxa\Gruppe	Alle Messlängen			Feldmessungen			Blüten-& Pollinienbilder			Blütenbelege		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>P. bifolia</i>	11	58	0	10	24	35	0	69	0	47	20	2
<i>P. chlorantha</i>	4	0	44	19	26	3	0	0	48	4	0	44
<i>P. pervia</i>	37	0	1	7	20	11	38	0	0	18	0	20

Da die Spectral-Clustering-Analyse eine weitgehende Übereinstimmung der gebildeten Gruppen mit den aufgenommenen Taxa zeigte, wurde anschließend eine Random Forest Analyse durchgeführt. Ziel dieser Analyse war es, die nun statistisch abgesicherten Taxa dahingehend zu untersuchen, welche morphologischen Messlängen die beste Unterscheidung der Taxa ermöglichen.

Tabelle 2 - Spectral-Cluster-Analyse aller Individuen: Ergebnisse der Spectral-Cluster-Analyse für den morphologischen Datensatz mit allen Individuen (unabhängig zur genetischen Zuordnung); nur Individuen der Taxa *P. bifolia*, *P. chlorantha* und *P. pervia* (inkl. *P. muelleri*) berücksichtigt; Gruppenanzahl basierend auf dem besten WSS-Wert ($K = 3$, s. Ergänzende Abbildung 5); Analyse durchgeführt mit allen morphologischen Messlängen (s. Tabelle 4);

Messgruppe Taxa\Gruppe	Alle Messlängen		
	1	2	3
<i>P. bifolia</i>	0 (0,0%)	31 (12,8%)	212 (87,2)
<i>P. chlorantha</i>	114 (100%)	0 (0,0%)	0 (0,0%)
<i>P. pervia</i>	1 (0,8%)	109 (90,8%)	10 (8,3%)

Die wichtigsten Unterscheidungsmerkmale

Zur weiteren Analyse der morphologischen Merkmale wurde ein Random-Forest-Ansatz verwendet, um die Messlängen zu bestimmen, welche die beste Unterscheidung der Taxa ermöglichen. Dazu wurden 477 Individuen mit vollständigen Daten für 42 Messlängen einbezogen, wobei zuvor kollineare Variablen entfernt und Individuen mit fehlenden Werten ausgeschlossen wurden. Die Analyse wurde schrittweise optimiert, indem zunächst nur genetisch eindeutig klassifizierte Individuen berücksichtigt wurden (RF2). Da diese erste Analyse keine verwertbaren Modelle lieferte, wurde der Datensatz erweitert, um eine größere Generalisierbarkeit und eine genauere Trennung der Taxa zu ermöglichen (RF1). In dieser abschließenden Random Forest Analyse mit allen Individuen zeigte sich, dass die Modelle eine robuste Klassifikation der drei Haupttaxa ermöglichen und eine Vergleichbarkeit mit den genetischen Ergebnissen bieten. Zur Stabilisierung der Ergebnisse wurde ein Subsampling-Verfahren mit 1000 zufällig gezogenen Teilmengen durchgeführt, dass die Variabilität reduzierte und eine zuverlässige Schätzung der Hauptmerkmale ermöglicht. Durch eine umfangreiche Optimierung der Modellparameter konnte eine hohe Vorhersagegenauigkeit erreicht werden, wodurch die wichtigsten Merkmale zur Differenzierung der Taxa identifiziert werden konnten. Ein zusätzlicher Versuch, die Pseudo-Chlorantha-Gruppe in das Modell zu integrieren, führte jedoch vermutlich aufgrund der geringen Stichprobengröße und der morphologischen Übereinstimmung zur *P. chlorantha*, zu einer Verschlechterung der Modellleistung, weshalb diese Erweiterung nicht weiterverfolgt wurde (RF3).

Modelloptimierung und Klassifikationsgenauigkeit

Zur Identifikation der optimalen Modellparameter in der finalen Modellversion (RF1) wurde eine Grid-Search durchgeführt, wobei die mittlere Fehlerrate über zehn Modellläufe als Kriterium diente. Der Datensatz wurde im Verhältnis 70:30 in Trainings- und Testdaten aufgeteilt und die Anzahl der Entscheidungsbäume konstant auf 1500 gesetzt, da sich hier bereits eine Sättigung der Modellleistung abzeichnete. Die optimale Parameterkombination ergab sich bei 30 ausgewählten Variablen pro Entscheidungsbaum ($mtry = 30$; Grid-Search: 2 - 40, Interval = 2), einer minimalen Knotengröße von 11 ($node_size = 11$; Grid-Search: 3 - 20, Interval = 2) und einer Stichprobengröße von 80 % ($sample_size = 0.8$; Grid-Search: 0.55, 0.632, 0.70, 0.80). Der Out-of-Bag-Fehler (OOB-Fehler) betrug bei den zehn Grid-Search-Modellläufen für diese Kombination durchschnittlich 3,16 %. Über alle 1000 Modelle mit jeweils unterschiedlicher Teilmenge und mit dieser Parameterkombination betrug der mittlere OOB-Fehler 3,45%. Die mittleren Fehlerraten für die Klassifikation der drei Taxa in den 1000 Modellen zeigten eine hohe Genauigkeit für *P. bifolia* (2,05 %, SD = 0,73 %) und *P. pervia* (0,07 %, SD = 0,29 %), während *P. chlorantha* mit 8,37 % (SD = 1,90 %) eine etwas höhere Fehlerrate aufwies.

Die Zuordnung der Individuen im Testdatensatz erreichte für *P. bifolia* eine Klassifikationsgenauigkeit von 93,2 %, für *P. pervia* von 86,8 % und für *P. chlorantha* von 98,8 %. Für die zusätzlichen Gruppen, die nicht in die Modellbildung einbezogen wurden, sondern immer nur Teil des Testdatensatzes waren, ergaben sich in der Random-Forest-Analyse unterschiedliche Zuordnungen: *P. muelleri* wurde zu 97 % *P. pervia* zugeordnet, während geringe Anteile von 1,5 % auf *P. bifolia* und 2 % auf *P. chlorantha* entfielen. *P. bifolia* var. *osca* wurde zu 19 % *P. bifolia*, 81 % *P. pervia* und 0,5 % *P. chlorantha* zugeordnet. Eine ähnliche Verteilung ergab sich für *Platanthera*×*hybrida* (*P. bifolia* × *P. chlorantha*) mit 87 % für *P. pervia*, 12 % für *P. bifolia* und 2 % für *P. chlorantha*. Die Pseudo-Chlorantha-Gruppe wurde fast vollständig *P. chlorantha* zugeordnet (98 %), mit nur geringen Anteilen für *P. pervia* (1,8 %) und *P. bifolia* (0,07 %). Im Gegensatz dazu wurden die Hybriden von *P. bifolia* und *P. pervia* im Oberrheingraben überwiegend *P. bifolia* (84 %) zugeordnet, mit einem geringeren Anteil von *P. pervia* (16 %) und nur 0,02 % *P. chlorantha*. Diese Ergebnisse zeigen, dass die morphologische Zuordnung dieser Gruppen durch die Modelle weitgehend mit den erwarteten taxonomischen Zuordnungen übereinstimmt, wobei insbesondere *P. muelleri* und *P. ×hybrida* starke morphologische Ähnlichkeiten mit *P. pervia* aufweisen und die Pseudo-Chlorantha-Gruppe kaum von *P. chlorantha* unterscheidbar ist.

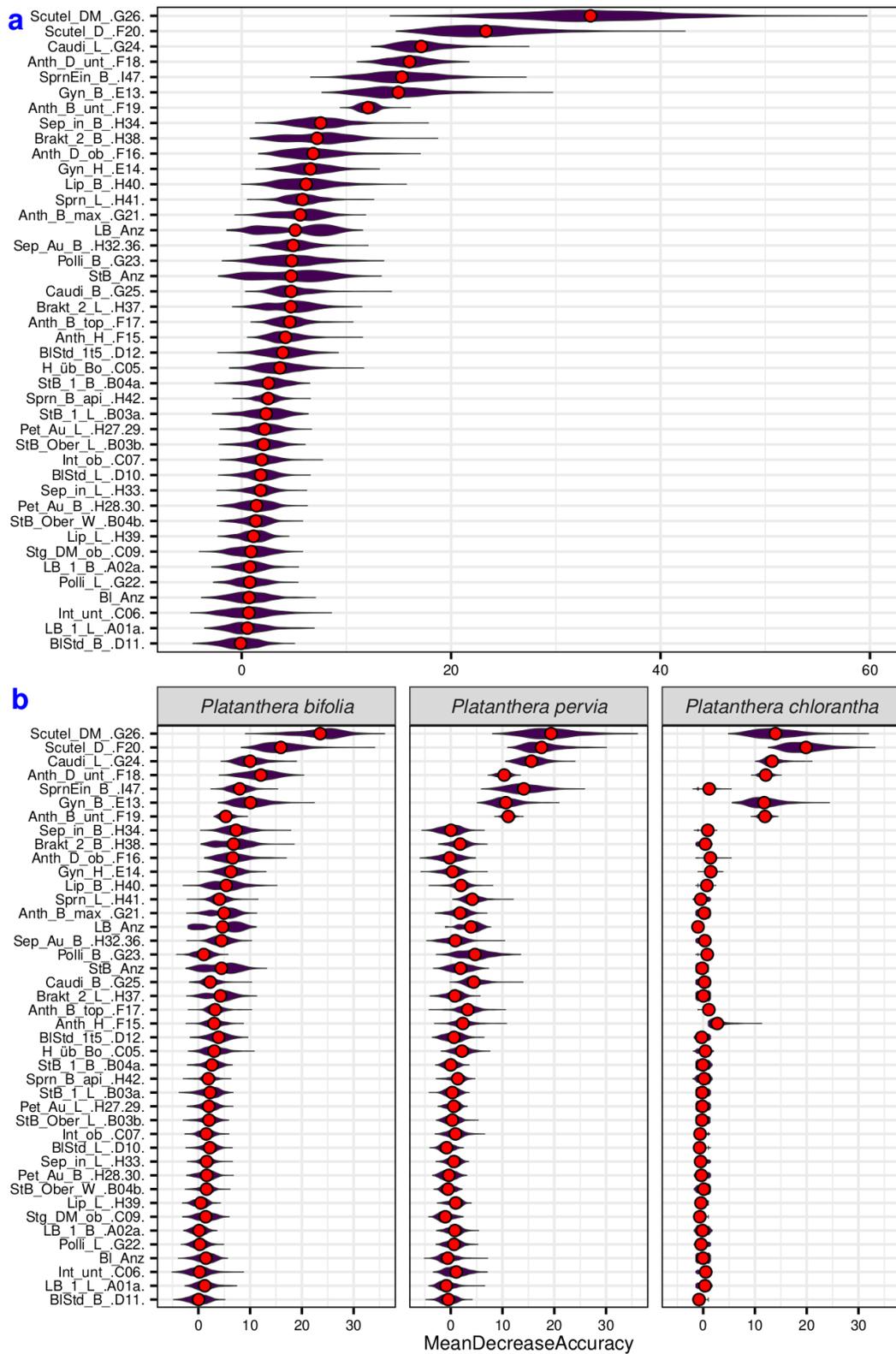


Abbildung 15 - Bedeutung morphologischer Variablen für die Klassifikation:
 Violinplot der MeanDecreaseAccuracy-Werte der RandomForest-Analyse basierend auf 1000 zufälligen Subsets der Daten (Ergebnisse zusammengefasst), Mittelwerte der Analysen in Rot markiert; (A) gesamte Modelle, (B) unterteilt nach inkludierten Taxa; alle berücksichtigte Messlängen aufgeführt (Beschreibung siehe Tabelle 4); Analyse basiert ausschließlich auf numerischen Messwerten, Individuen mit fehlenden Daten ausgeschlossen

Bedeutung der morphologischen Merkmale für die Klassifikation

Die Mean-Decrease-Accuracy (MDA), die angibt, wie stark die Modellgenauigkeit abnimmt, wenn ein Merkmal nicht berücksichtigt wird, variiert stark zwischen den 42 berücksichtigten morphologischen Messlängen (s. Abbildung 15). Während viele Merkmale nur einen geringen bis mittleren Einfluss auf die Modellgüte haben, stechen sieben Merkmale besonders hervor. Am wichtigsten ist der Durchmesser der Klebscheiben, gefolgt vom Abstand zwischen den Klebscheiben, der Länge der Caudicula, dem unteren inneren Abstand der Antherenfächer, der Breite des Sporneingangs, der Breite des Gynostemiums und dem unteren äußeren Abstand der Antherenfächer. Die MDA-Werte für die einzelnen Taxa zeigen ähnliche Muster wie die Gesamtanalyse, aber es ist auffällig, dass bei *P. chlorantha* viele Merkmale fast keinen Einfluss haben, während *P. pervia* einige Merkmale mit mittlerem MDA aufweist und *P. bifolia* die meisten Merkmale mit mittlerem Einfluss auf die Klassifikationsgenauigkeit zeigt.

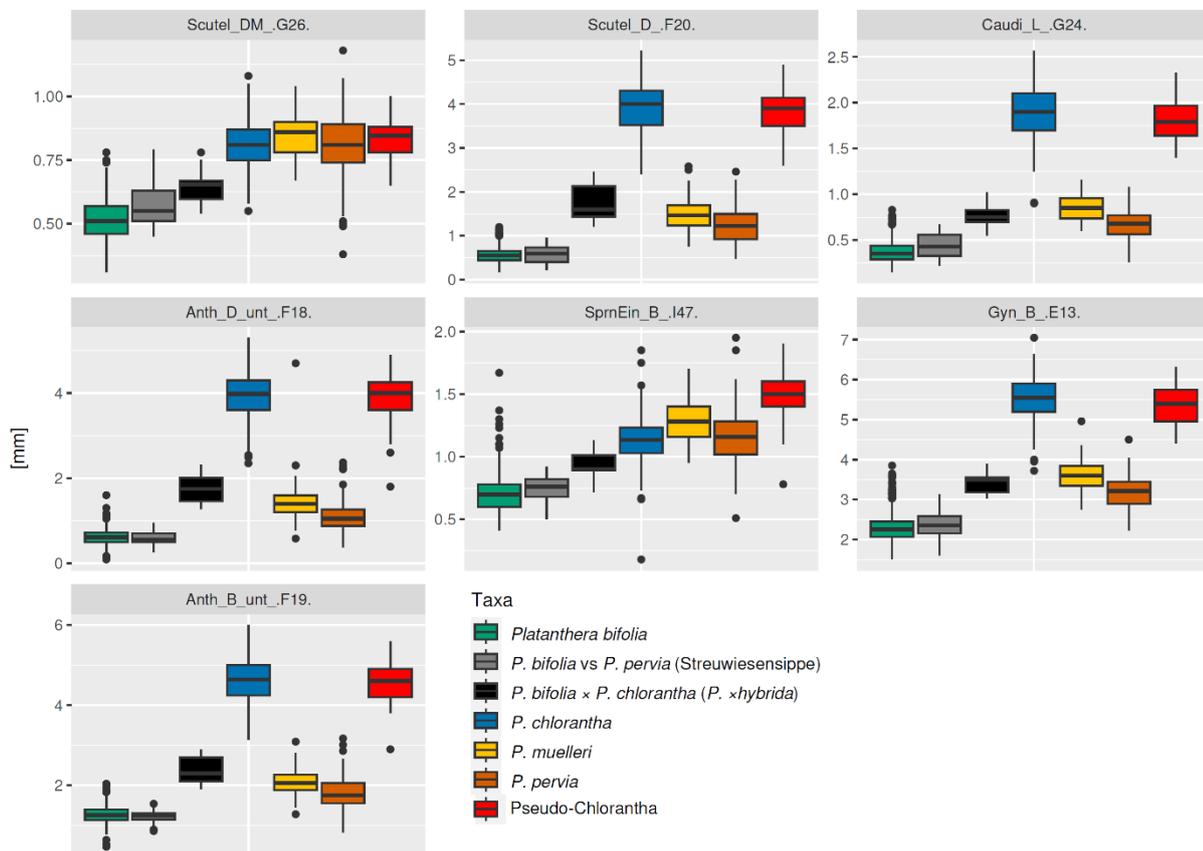


Abbildung 16 – Die statistisch wichtigsten Merkmale zur Unterscheidung der Taxa: Boxplots der sieben bedeutendsten morphologischen Merkmale zur Differenzierung der Taxa; *P. chlorantha* unterteilt in genetisch definierte Gruppen (*P. chlorantha* vs. *Pseudo-chlorantha*, keine Standortübereinstimmung); Originaldaten verwendet (s. el. Anhang Tabelle: eS1); Messlängenabkürzungen gemäß Tabelle 4

Vergleich der wichtigsten morphologischen Merkmale zwischen den Taxa

Die Analyse der Messwerte der sieben Hauptmerkmale (s. Abbildung 16) zeigt, dass *P. pervia* bei einigen Merkmalen Mittelwerte zwischen *P. bifolia* und *P. chlorantha* aufweist, viele Messlängen jedoch näher bei *P. bifolia* stehen. Der Durchmesser der Klebscheiben und die Breite des Sporneingangs unterscheiden sich nicht zwischen *P. pervia* und *P. chlorantha*, während Merkmale wie der Abstand zwischen den Klebscheiben, die Länge der Caudicula, der untere innere Abstand der Antherenfächer, die Breite des Gynostemiums und der untere äußere Abstand der Antherenfächer Zwischenwerte aufweisen, die jedoch näher an *P. bifolia* liegen. Die Pseudo-Chlorantha-Gruppe, die zum Vergleich mit *P. chlorantha* hinzugefügt wurde, unterscheidet sich nur in der Breite des Sporneingangs, die bei der Pseudo-Chlorantha-Gruppe größer ist. Die Hybriden zwischen *P. bifolia* und *P. chlorantha* zeigen in allen untersuchten Merkmalen mittlere Werte, während *P. muelleri* in allen Merkmalen im Mittel etwas höhere Werte als *P. pervia* aufweist. Die morphologischen Hybriden von *P. bifolia* und *P. pervia* am Oberrhein entsprechen in ihren morphologischen Merkmalen weitgehend *P. bifolia*.

Vergleichen wir die genauen Quartile der ausgewählten wichtigsten Unterscheidungsmerkmale der Taxa – *P. bifolia*, *P. chlorantha*, *P. pervia* und der Einzelhybriden der *P. bifolia* × *P. chlorantha* (*P. ×hybrida*) – lassen sich wichtige Unterschiede erkennen (s. Tabelle 3). Die Spornlänge weist signifikante Unterschiede zwischen den Taxa auf. So weist *P. pervia* die längsten Spornlängen auf, während die oberen 95 % der *P. ×hybrida* innerhalb der Variabilität der unteren 50 % der *P. pervia* liegen. Dies deutet auf eine intermediäre Position der Hybriden hin. Im Gegensatz dazu zeigt sich *P. pervia* deutlich differenziert von *P. bifolia* und *P. chlorantha*, die beide kürzere Sporne aufweisen. Die Breite des Sporneingangs ist bei *P. bifolia* am geringsten, während sich *P. chlorantha* und *P. pervia* in diesem Merkmal nicht unterscheiden. Die Hybriden zeigen eine intermediäre Ausprägung, auch wenn sie keine ausgeprägten Spornhöcker entwickeln. Die Breite des Gynostemiums besitzt signifikante Unterschiede zwischen den Taxa. *P. chlorantha* weist die breitesten Werte auf, während *P. bifolia* die geringste Breite besitzt. *P. pervia* und *P. ×hybrida* liegen intermediär zwischen diesen beiden Gruppen. Die obersten 95% der *P. chlorantha* sind größer als die obersten 5% der *P. pervia* und *P. ×hybrida*, während das 95 %-Quartil von *P. bifolia* dem 25 %-Quartil von *P. pervia* entspricht. Ein ähnliches Muster zeigt sich für die Länge der Caudicula, die analog zur Breite des Gynostemiums verteilt ist. *P. chlorantha* besitzt die längsten Caudicula, *P. bifolia* die kürzesten, während *P. pervia* und *P. ×hybrida* intermediäre Längen aufweisen. Unterschiede in den Winkeln der Stellung der Antherenfächer sind ebenfalls vorhanden. Die geringsten Werte werden dabei von *P. bifolia* und *P. pervia* nachgewiesen, wobei der Winkel bei *P. pervia* leicht größer ist. *P. ×hybrida* nimmt eine intermediäre Position ein, wobei das oberste 5 %-Quartil der Hybriden noch kleiner als die unteren 50 % von *P. pervia* ist und dem 75 %-Quartil von *P. bifolia* entspricht. *P. chlorantha* weist

mit Abstand die größten Winkel auf, wobei bereits das unterste 5 %-Quartil der *P. chlorantha* den obersten 5 % von *P. pervia* und den obersten 25 % von *P. xhybrida* entspricht.

Vergleich der genetischen und morphologischen Zuordnung der Individuen

Der Vergleich der Individuen, die sowohl in die genetische Admixture-Analyse als auch in die Random-Forest-Analyse einbezogen wurden, zeigt ein komplexes Muster (s. Ergänzende Abbildung 3). Individuen mit höheren Anteilen an genetischen Mischmustern in der Admixture-Analyse wiesen häufiger eine abweichende morphologische Klassifikation auf, die Mehrheit wurde jedoch konsistent dem genetisch erwarteten Haupttaxon zugeordnet. *P. chlorantha* wurde sowohl genetisch als auch morphologisch am eindeutigsten klassifiziert. Die Betrachtung der Fundortverteilung zeigt, dass es Standorte gibt, an denen sowohl die genetische als auch die morphologische Zuordnung variabel ist, während an anderen Standorten genetische und morphologische Daten unterschiedliche Muster zeigen.

Tabelle 3 – Die wichtigsten Unterscheidungsmerkmale der Taxa: zeigt die Quartile der fünf ausgewählten wichtigsten Merkmale welche sich zwischen mindestens zwei der Analysierten Taxa signifikant unterscheiden. Es wird jeweils zwischen den drei Taxa *Platanthera bifolia*, *P. chlorantha* und *P. pervia* sowie den Hybriden der *P. bifolia* mit der *P. chlorantha* (*P. xhybrida*) unterschieden. Dazu wird jeweils das 5%, 25%, 50% (Median), 75% und 95% Quartil angegeben.

Messlänge	Taxa	Quartil [%]				
		5	25	50	75	95
Winkel der Antheren [°]	<i>P. bifolia</i>	2	6	9	11	16
	<i>P. chlorantha</i>	25	32	35	40	46
	<i>P. pervia</i>	3	9	12	17	25
	<i>P. xhybrida</i>	11	13	20	24	29
Breite des Sporneinganges [mm]	<i>P. bifolia</i>	0,5	0,6	0,7	0,8	1,0
	<i>P. chlorantha</i>	0,9	1,0	1,2	1,4	1,6
	<i>P. pervia</i>	0,8	1,1	1,2	1,3	1,5
	<i>P. xhybrida</i>	0,8	0,9	0,9	1,0	1,1
Breite des Gynostemiums [mm]	<i>P. bifolia</i>	1,8	2,1	2,2	2,5	3,0
	<i>P. chlorantha</i>	4,5	5,2	5,5	5,9	6,3
	<i>P. pervia</i>	2,6	3,0	3,3	3,6	4,0
	<i>P. xhybrida</i>	3,0	3,2	3,5	3,5	3,8
Caudicula-länge [mm]	<i>P. bifolia</i>	0,2	0,3	0,3	0,4	0,6
	<i>P. chlorantha</i>	1,4	1,7	1,9	2,1	2,4
	<i>P. pervia</i>	0,5	0,6	0,7	0,8	1,0
	<i>P. xhybrida</i>	0,6	0,7	0,8	0,8	0,9
Spornlänge [mm]	<i>P. bifolia</i>	17,7	21,5	24,5	28,2	32,8
	<i>P. chlorantha</i>	21,5	26,0	28,5	30,9	34,0
	<i>P. pervia</i>	24,9	29,3	33,7	37,3	42,2
	<i>P. xhybrida</i>	24,1	25,5	26,7	29,7	31,7

3.2 Diskussion

Die Untersuchung der Gattung *Platanthera* in Mitteleuropa erbrachte neue Erkenntnisse zur genetischen und morphologischen Differenzierung der Taxa: *Platanthera bifolia*, *Platanthera chlo-rantha* und *Platanthera pervia* (inkl. *Platanthera muelleri*). Die Kombination von genetischen Admixture-Analysen und morphometrischen Untersuchungen ermöglichte eine detaillierte Abgrenzung dieser Taxa und lieferte Hinweise auf komplexe Hybridisierungs- und Introgressionsmuster.

Die genetische Analyse ergab drei dominante genetische Gruppen, die weitgehend den drei untersuchten Taxa entsprechen. Die Wahl der optimalen Gruppenanzahl ($K = 3$) wurde durch die CV-Fehlerrate unterstützt, da bei höheren K-Werten keine signifikanten strukturellen Verbesserungen beobachtet wurden. Dennoch weisen viele Individuen genetische Anteile aus mehreren Gruppen auf, was auf eine genetische Vermischung hindeutet. Insbesondere die sogenannte Pseudo-Chlorantha-Gruppe, die morphologisch der *P. chlo-rantha* entspricht, genetisch, aber signifikante Unterschiede aufweist, stellt eine taxonomisch schwierige Gruppe dar.

Die in Kapitel 1 vermuteten weiteren Unterteilungen innerhalb der *Platanthera* in Mitteleuropa konnten in unseren Daten nicht nachgewiesen werden. Während einige morphologische Merkmale zwischen den Taxa gut differenzierbar waren, zeigten andere eine kontinuierliche Variation, die keine klare Trennung zwischen den Taxa der Gattung zuließ. Es zeigte sich jedoch, dass eine Gruppierung der Individuen allein aufgrund der morphologischen Merkmale zu den gleichen Gruppen führte, wie die genetische Analyse. Dies bestätigt, dass die taxonomische Gruppierung mit der morphologischen und genetischen Gruppierung übereinstimmt und zeigt, dass die untersuchten Taxa auch morphologisch gut unterschieden werden können. Der Random-Forest-Ansatz (RF1) ermöglichte eine klare und robuste Trennung der drei einbezogenen Taxa (*P. bifolia*, *P. pervia*, *P. chlo-rantha*). Die Analyse zeigte eine hohe Vorhersagegenauigkeit und ermöglichte die Identifikation der wichtigsten Unterscheidungsmerkmale. Insbesondere die Position der Antherenfächer, die Größe des Sporneingangs und die Merkmale der Pollinien erwiesen sich als entscheidend für die taxonomische Abgrenzung. Diese Merkmale bieten eine zuverlässige Möglichkeit zur Identifizierung der drei Haupttaxa und unterstützen die Ergebnisse der genetischen Analyse, indem sie die morphologische Unterteilung der Gruppen bestätigen.

Die Ergebnisse deuten darauf hin, dass es in Mitteleuropa drei genetisch und morphologisch unterscheidbare Taxa in der Gattung *Platanthera* gibt, die jedoch insbesondere in bestimmten geographischen Regionen starken Hybridisierungsprozessen unterliegen. Die geographische Vertei-

lung der genetischen und morphologischen Muster deutet weiterführend darauf hin, dass Hybridisierungsereignisse nicht zufällig verteilt, sondern regional unterschiedlich ausgeprägt sind. Diese Ergebnisse haben direkte Auswirkungen auf die Taxonomie und den Artenschutz der *Platanthera* in Mitteleuropa.

3.2.1 Interpretation der Ergebnisse

Die Evolution und Taxonomie der Gattung *Platanthera* in Mitteleuropa ist durch eine komplexe genetische Struktur und das Vorkommen von intermediären Formen gekennzeichnet. Während *P. bifolia* und *P. chlorantha* traditionell als eigenständige Taxa anerkannt sind, war unklar, ob die morphologisch intermediäre *P. pervia* eine eigenständige Entwicklungslinie darstellt oder das Ergebnis kontinuierlicher Hybridisierungsprozesse ist. Darüber hinaus stellte sich die Frage, inwieweit Hybriden zwischen den bekannten Taxa existieren und ob diese sicher von *P. pervia* unterschieden werden können. Durch eine umfassende Analyse genetischer, morphometrischer und geographischer Daten sollen im Folgenden die beiden zentralen Forschungsfragen beantwortet werden:

(II-I) Gibt es ein eigenständiges, morphologisch intermediäres drittes Taxon der Gattung *Platanthera* in Mitteleuropa und wie lässt es sich sicher abgrenzen?

(II-II) Sind Hybriden zwischen den bekannten Taxa nachweisbar, und lassen sich Hybriden zwischen *P. bifolia* und *P. chlorantha* sicher von *P. pervia* unterscheiden?

Zu (II-I): Die Ergebnisse der genetischen und morphologischen Analysen bestätigen, dass *P. pervia* ein eigenständiges, intermediäres drittes Taxon innerhalb der Gattung *Platanthera* in Mitteleuropa darstellt. Sowohl genetisch als auch morphologisch konnte eine Aufteilung in drei taxonomisch unterscheidbare Hauptgruppen (*P. bifolia*, *P. pervia*, *P. chlorantha*) nachgewiesen werden. Die deutliche Übereinstimmung dieser genetischen dritten Gruppen mit den morphologischen Taxa zeigt, dass *P. pervia* nicht nur eine Hybridform, sondern eine stabile evolutionäre Linie darstellt. Auch morphologisch kann *P. pervia* durch eine Kombination mehrerer morphologischer Merkmale von den beiden anderen Taxa unterschieden werden. Die wichtigsten Unterscheidungsmerkmale von *P. pervia* sind die Stellung der Staubbeutelächer - parallel bis leicht abgewinkelt - und der unverengte Sporneingang ohne Drüsenhöcker. Darüber hinaus zeigen geographische Muster, dass *P. pervia* zwar sympatrisch mit den beiden anderen Taxa vorkommen kann, aber auch eigene Gebiete besiedelt. Der begrenzte Genfluss zwischen *P. pervia* und *P. chlorantha* deutet darauf hin, dass es neben geographischen auch ökologische und reproduktive Barrieren gibt. Mögliche präzygotische Isolationsmechanismen könnten artspezifische Bestäuber oder Unterschiede im Blühzeitpunkt sein. Da alle drei Taxa ein großes Verbreitungsgebiet haben,

ist es wahrscheinlich, dass ihre evolutionäre Differenzierung bereits vor ihrer heutigen Verbreitung stattgefunden hat, möglicherweise während eiszeitlicher Isolation in Refugien.

Zu (II-II): Die genetischen Analysen zeigen, dass Hybridisierungen zwischen den drei Taxa sehr wahrscheinlich vorkommen, aber in ihrer Häufigkeit und Verteilung stark variieren. Besonders auffällig ist das Hybridisierungsmuster zwischen *P. bifolia* und *P. chlorantha*, die an sympatrischen Standorten meist Einzelhybriden (*Platanthera* ×*hybrida*) bilden. Diese zeigen eine ungefähre 50/50 genetische Zuordnung zu beiden Elternarten, was stark darauf hindeutet, dass es sich um F1-Hybriden handelt. Da diese Hybriden morphologisch intermediär sind, ähneln sie stark *P. pervia*, was eine sichere Bestimmung erschwert. Die Abgrenzung von *P. ×hybrida* zu *P. pervia* ist nur über die Populationsstruktur am Fundort möglich: Während *P. ×hybrida* nur vereinzelt vorkommt, bildet *P. pervia* stabile Populationen mit zahlreichen Individuen. Eine Hybridisierung zwischen *P. bifolia* und *P. pervia* wurde vor allem im Oberrheingraben beobachtet. Morphologische Hybriden wurden zunächst an der schwachen Ausprägung der Drüsenhöcker im Sporneingang erkannt. Die genetische Analyse bestätigte eine starke Zugehörigkeit dieser Hybriden zu *P. bifolia*, was auf eine asymmetrische Hybridisierung mit gerichteter Rückkreuzung hindeutet. Diese Hybridisierungsprozesse sind komplex und zeigen, dass genetische Introgressionen zwischen den Taxa stattfinden kann, insbesondere in bestimmten Regionen wie dem Oberrhein. Insgesamt zeigen die Ergebnisse, dass Hybridisierungen zwischen den Taxa nicht selten sind, ihre Häufigkeit aber stark vom Standort abhängt. Diese Hybridisierungsprozesse könnten sich langfristig auf die genetische Integrität der drei Taxa auswirken, obwohl es noch offenbleibt ob die genetischen Artgrenzen durch großräumige Introgressionen aufgehoben werden könnten.

Zusätzliche Ergebnisse: Die Untersuchung ergab eine genetisch abweichende Gruppe innerhalb von *P. chlorantha*, die als Pseudo-Chlorantha bezeichnet wird. Diese Populationen, die ausschließlich in Mittelgebirgen (Schwarzwald, Hochtaunus, Nordeifel) vorkommen, weisen ein genetisches Muster auf, das sie mehrheitlich *P. pervia* zuordnet. Trotzdem sind sie morphologisch nicht von *P. chlorantha* zu unterscheiden. Dies erfüllt die Definition einer kryptischen Art, die sich genetisch deutlich unterscheidet, aber äußerlich nicht erkennbar ist. Der genaue Ursprung dieser Gruppe ist unklar. Es gibt aber keine geographische Überlappung mit der *P. chlorantha*, was auf eine historische und gegenwärtige geographische Isolation hindeutet.

***Platanthera pervia* Peterm.**

Es gibt drei evolutionäre Linien der *Platanthera* in Mitteleuropa

Die Identifikation von drei klar abgrenzbaren genetischen Gruppen in der Admixture-Analyse, die deutliche Übereinstimmung dieser Gruppen mit den morphologischen Taxa sowie die konsistente Trennung der Taxa anhand ihrer morphologischen Unterschiede bestätigen, dass *P. bifolia*, *P. pervia* und *P. chlorantha* in Mitteleuropa drei eigenständige Evolutionslinien darstellen.

Die Eigenständigkeit von *P. pervia* als evolutionäre Linie wird durch genetische und morphologische Analysen unterstützt. Sowohl die Admixture-Analyse als auch das Spectral Clustering arbeiten ohne vorherige Taxonzuordnung und ergaben übereinstimmend eine optimale Gruppenzahl von $K = 3$, wobei jeweils die Einteilung der Individuen in die drei Gruppen den Taxa folgt. Diese Übereinstimmung zeigt, dass *P. pervia* nicht nur genetisch, sondern auch morphologisch klar von *P. bifolia* und *P. chlorantha* getrennt werden kann.

Die genetische Gruppeneinteilung wurde durch den gezielten Einsatz einer Teilmenge identischer Individuen aus der Studie von Durka et al. (2017) validiert, wobei die Übereinstimmung mit den Ergebnissen als zentraler Bestätigungsfaktor dient. Die geringe Variabilität zwischen den technischen Duplikaten der Admixture-Analyse mit einer mittleren Abweichung von weniger als 1 % bestätigt zusätzlich die technische Stabilität der genetischen Cluster. Die Wahl von $K = 3$ in der Admixture-Analyse wurde durch den Verlauf der CV-Fehlerrate bestätigt. Höhere K -Werte zeigen nur feine Unterstrukturen innerhalb der drei Hauptgruppen auf, ohne deren grundsätzliche Trennung in Frage zu stellen. Angesichts der Tatsache, dass die Admixture-Analyse ein breites geographisches Spektrum umfasste, lässt sich hypothetisch ableiten, dass die mitteleuropäischen Populationen möglicherweise auf mindestens drei genetische Hauptlinien zurückgehen. Dies unterstreicht, dass *P. pervia* eine eigenständige evolutionäre Linie darstellt und nicht auf rezente Hybridisierungsereignisse von *P. bifolia* und *P. chlorantha* zurückzuführen ist.

Auch die morphometrische Analyse zeigt eine klare Trennung der Gruppen: Die Spectral-Clustering-Analyse berücksichtigte zahlreiche Merkmale (ohne Artendeklaration) und zeigte, dass eine rein morphologische Gruppierung zu den gleichen drei Hauptgruppen führt, primär durch die Berücksichtigung der Merkmale aus der Blüte. Dadurch das weitere Aufteilungen statistisch nicht nachvollzogen werden können, konnte auch keine weitere morphologische abgrenzbare Gruppe identifiziert werden. Dies kann als Indiz betrachtet werden, dass eine Gruppierung nach weiteren dichotomen Merkmalen aus dem Datensatz nicht abgeleitet werden kann und daher ent-

weder übersehen wurde oder nicht vorhanden ist. Dadurch kann auch davon ausgegangen werden, dass die beobachtete Differenzierung nicht auf zufälliger Variation beruht, sondern auf stabilen morphologischen und genetischen Unterschieden zwischen den drei Taxa.

Die geographische Verbreitung und das genetische Profil der *P. pervia* deuten außerdem darauf hin, dass der Genfluss zwischen *P. pervia* und *P. chlorantha* geringer ist als zwischen *P. bifolia* und *P. chlorantha*. Mögliche Erklärungen hierfür sind Unterschiede in der Verbreitung, eine geringere Anzahl von Fundorten oder ökologische Faktoren. Es ist jedoch davon auszugehen, dass zwischen *P. pervia* und *P. chlorantha* eine ökologische und räumliche Isolation oder Fortpflanzungsbarrieren bestehen, die zwischen diesen beiden Taxa deutlich stärker sind als zur *P. bifolia*. Eine Hypothese zur Erklärung dieser Isolation könnten artspezifische Bestäubungsmechanismen sein. Unterschiede in der Blütenmorphologie, der Blütezeit oder den Bestäubern könnten als präzygotische Barrieren wirken und den Genfluss zwischen bestimmten Taxa stärker einschränken als zwischen anderen. Diese Faktoren spielen eine entscheidende Rolle in der Evolution der Orchideen und könnte zur genetischen Integration von *P. pervia* beitragen. Da alle drei Taxa ein großes Verbreitungsgebiet in Europa haben, ist es auch denkbar, dass sich die drei Hauptlinien historisch vor ihrer heutigen Verbreitung getrennt haben. Die eiszeitliche Geschichte in Europa legt dies auch nahe. Ihre heutige Verbreitung könnte demnach auf historische Wanderungsereignisse oder langsame, kontinuierliche Ausbreitungsprozesse zurückzuführen sein. Weitere Untersuchungen könnten wertvolle Erkenntnisse über die Mechanismen liefern, die die genetische Struktur dieser Taxa prägen.

Zusammenfassend zeigen die Ergebnisse, dass *P. bifolia*, *P. pervia* und *P. chlorantha* in Mitteleuropa drei vermutlich alte und eigenständige Entwicklungslinien darstellen. Die genetische und morphologische Abgrenzung von *P. pervia* wurde in mehreren unabhängigen Analysen bestätigt, so dass der erste Teil der ersten Forschungsfrage (II-I) beantwortet werden kann: Es gibt ein eigenständiges, morphologisch intermediäres und weit verbreitetes drittes Taxon der Gattung *Platanthera* in Mitteleuropa, *P. pervia*. Zudem spricht die weite geographische Verbreitung dieses Taxon gegen eine rezente Isolation als Ursache dieser Differenzierung, sondern eher für eine lange unabhängige Evolution.

Hybriden und Hinweise auf Hybridisierungsprozesse

Die Ergebnisse der Admixture-Analyse zeigen, dass Individuen mit gemischten genetischen Profilen in allen drei Taxa vorkommen, jedoch in unterschiedlicher Häufigkeit und Verteilung. Besonders auffällig ist, dass die beobachteten Einzelhybriden zwischen *P. bifolia* und *P. chlorantha* von sympatrischen Standorten genetisch meist annähernd gleiche Anteile beider Elternarten aufweisen, was ein starkes Indiz für F1-Hybriden ist. Im Gegensatz dazu weisen Individuen mit genetischen Mischmustern zwischen *P. bifolia* × *P. pervia* häufig asymmetrische Anteile auf, was auf mögliche Rückkreuzungen hindeutet. Die räumliche Verteilung dieser genetisch intermediären Individuen lässt zudem vermuten, dass Hybridisierungsprozesse nicht nur sporadisch auftreten, sondern großräumig zu einem begrenzten Genfluss zwischen den Taxa beitragen. Dies könnte erklären, warum einige Fundpunkte innerhalb der Hauptgruppen eine gewisse genetische Heterogenität aufweisen, andere Fundpunkte homogene Mischungsmuster zeigen, während die meisten Individuen dennoch genetisch weitgehend einer der drei genetischen Linien zugeordnet werden können.

Die Admixture-Analyse erlaubt zwar keine direkte Rekonstruktion der Evolutionsgeschichte der drei Taxa, liefert aber wichtige Hinweise auf Hybridisierungsprozesse. Die Tatsache, dass die Einzelhybriden zwischen *P. bifolia* × *P. chlorantha* (*P. ×hybrida*) genetisch ein typisches F1-Muster aufweisen, d.h. zu etwa 50/50% den beiden Elternarten zuzuordnen sind, spricht für rezente Hybriden an sympatrischen Standorten. Ihre geringe Häufigkeit und das häufige isolierte Auftreten als Einzelindividuen sprechen gegen eine hohe Hybridisierungsrate der beiden Taxa oder die Bildung stabiler Hybridpopulationen. Das vermutete Auftreten von F1-Hybriden deutet gleichzeitig darauf hin, dass es nicht nur zu gelegentlichen Hybridisierungen kommt, sondern dass sich daraus potenziell Rückkreuzungen und Introgressionen entwickeln könnten. Rückkreuzung beschreibt die Kreuzung von F1-Hybriden mit einer der Elterntaxa, während Introgressionen den langfristigen Gentransfer zwischen Arten durch wiederholte Hybridisierung und Rückkreuzung bezeichnet. Dieser Prozess findet also wahrscheinlich über einen langen Zeitraum mit komplexem genetischem Muster zwischen den drei Taxa statt. Die Existenz der vermuteten F1-Hybriden deutet ebenfalls darauf hin, dass die Fortpflanzungsbarrieren zwischen *P. bifolia* und *P. chlorantha* niedrig sind. Dies ist besonders wichtig, da *P. bifolia* und *P. chlorantha* die morphologisch am weitesten voneinander entfernten Taxa innerhalb des untersuchten Komplexes sind, während *P. pervia* eine intermediäre Blütenmorphologie aufweist. Diese Hybriden sowie die uneindeutigen genetischen Muster der Elterntaxa deuten daher darauf hin, dass es langfristig zu einer genetischen Vermischung der einzelnen Populationen kommen könnte, auch wenn kein weitreichender Genfluss zwischen den beiden Taxa festgestellt werden konnte, der die genetischen Artgrenzen insgesamt auflösen würde.

Ein zentrales Problem bei der Abgrenzung von Hybridformen ist die Unterscheidung zwischen *P. ×hybrida* (*P. bifolia* × *P. chlorantha*) und *P. pervia*. Da *P. pervia* morphologisch intermediär ist, ähnelt sie den vermeintlichen F1-Hybriden dieser beiden Arten sehr stark, was in einigen Fällen zu falschen Zuordnungen führen kann (s. Abbildung 17). Dies zeigt, dass morphologisch intermediäre Individuen nicht notwendigerweise Hybriden sind und wie schwierig die taxonomische Abgrenzung ist, wenn man nicht die Population als solche betrachtet. Die Unterscheidung zwischen *P. ×hybrida* und *P. pervia* wurde bei der Datenerhebung bewusst getroffen, indem Einzelhybriden, die nur vereinzelt oder in geringer Anzahl in sympatrischen Populationen von *P. bifolia* und *P. chlorantha* vorkommen, als *P. ×hybrida* klassifiziert wurden (Haynold et al., 2021a). Im Gegensatz dazu wurden Populationen mit vielen intermediären Individuen als *P. pervia* klassifiziert. Die Übereinstimmung dieser Klassifikation wurde durch die Admixture-Analyse mit wenigen lokalen Ausnahmen bestätigt.

Die Hybridisierung zwischen *P. bifolia* und *P. pervia* im Oberrheingraben zeigt ein anderes Muster als die Hybridisierung der *P. bifolia* und *P. chlorantha*. Die morphologischen Hybriden der *P. bifolia* vs *P. pervia*, wurden hier durch das nur schwache Vorhandensein von Drüsenhöckern am Sporneingang identifiziert, die nur mit der Lupe zu erkennen waren. Alle hier dokumentierten morphologischen Hybriden sind genetisch näher mit *P. bifolia* verwandt, was auf eine asymmetrische Hybridisierung oder einen gerichteten Gentransfer hindeutet. Ausnahmen bilden ein Individuum mit einer genetischen Zuordnung von ca. 50/50% (Fundort: KA01) und zwei genetisch eindeutige Individuen von *P. pervia* (KA01 und OG04). Dieses allgemeine Muster könnte durch unidirektionalen Pollenfluss oder unterschiedliche Reproduktionserfolge der Elternarten verursacht sein. Eine besonders hohe Variabilität wurde bei der Ausbildung der Drüsenhöcker am Sporneingang beobachtet, die bei diesen Individuen stark variieren können. Dies erschwert die morphologische Erkennung von Hybridformen zusätzlich und zeigt, dass *P. bifolia* in seiner Blütenmorphologie flexibler sein könnte als bisher angenommen. Diese Individuen weisen auch geringe genetische Anteile an *P. chlorantha* auf, wobei diese stark schwanken, so weisen nur zwei Individuen diese Zuordnung mit mehr als 10% auf. Dies könnte darauf hindeuten, dass auch ein geringer Gentransfer mit *P. chlorantha* stattgefunden hat, was die morphologische Zuordnung weiter erschweren könnte. Acht Individuen von *P. pervia* aus dem Oberrheingraben zeigen auch genetische Anteile von *P. bifolia* von etwa 50% und drei Individuen von deutlich über 50%. Diese sind bei der Feldarbeit morphologisch nicht als Hybriden aufgefallen, was zusätzlich die komplexe Struktur und die nicht eindeutige Zuordnung widerspiegelt. Mögliche F1-Hybriden von *P. bifolia* und *P. pervia* sind also morphologisch nicht als solche aufgefallen und fallen erst bei möglichen Rückkreuzungen mit *P. bifolia* durch weniger stark ausgebildete Drüsenhöcker auf, welche bei stärkerer genetischer Durchmischung nicht ausgebildet werden. Dieses Phänomen kann auf verschiedene genetische Mechanismen zurückgeführt werden, wie beispielsweise

eine unterdrückte Genexpression oder der Einfluss mehrerer Gene auf den Phänotyp. *P. bifolia* vom Oberrheingraben, insbesondere aus dem Ortenaukreis (OG), zeigen im Mittel eine höhere genetische Übereinstimmung mit *P. pervia* und *P. pervia*, die nicht der oberrheinischen Streuwiesensippe zugeordnet werden, weisen deutlich geringere genetische Anteile mit *P. bifolia* auf. Daraus lässt sich ableiten, dass *P. bifolia* und *P. pervia* gerade am Oberrhein besonderen Hybridisierungs- und möglicherweise auch Introgressionsprozessen unterliegen.

Insgesamt zeigt sich, dass bei Hybridisierungen von *P. bifolia* mit einem der beiden offensporrigen Taxa das Merkmal der Drüsenhöcker in der mutmaßlichen F1-Generation verloren geht, da dies sowohl bei *P. ×hybrida* (*P. bifolia* × *P. chlorantha*) als auch bei theoretischen F1-Hybriden von *P. bifolia* vs *P. pervia* auftritt. Die Hybridisierungsdynamik zwischen den drei Taxa liefert allgemein wertvolle Hinweise auf die genetische Struktur und mögliche zukünftige Entwicklungen der Gruppe. Während *P. ×hybrida* großflächig als Einzelfunde in sympatrischen Populationen nachgewiesen wurden, scheinen genetische Hybriden der *P. bifolia* vs *P. pervia* vor allem im Oberrheingraben aufzutreten. Theoretische F1-Hybriden zwischen *P. pervia* und *P. chlorantha*, die sich durch eine genetische 50/50%-Zuordnung auszeichnen, scheinen darüber hinaus nur in Belgien vorzukommen. Dies ist insofern relevant, als diese beiden Taxa morphologisch sich näherstehen als *P. bifolia* und *P. chlorantha*. Eine mögliche Erklärung könnte eine stärkere räumliche Trennung der Populationen oder Unterschiede in den Bestäuberpräferenzen sein, die eine Hybridisierung weitgehend verhindern. Zudem variieren die Hybridisierungsraten stark zwischen den Regionen, was darauf hindeutet, dass Umweltbedingungen und die Populationsdynamik einen wesentlichen Einfluss auf die Hybridisierungshäufigkeit haben.

Diese genetischen Befunde deuten darauf hin, dass zwischen den drei Taxa grundsätzlich nur geringe Fortpflanzungsbarrieren bestehen, was sich langfristig auf die Artgrenzen auswirken könnte. Wenn es regelmäßig zu Introgressionen kommt, könnten diese zu einer genetischen Annäherung der einzelnen Populationen führen, was voraussichtlich auch die taxonomische Abgrenzung erschweren würde. Zukünftige Untersuchungen könnten klären, ob die genetische Integrität der drei Gruppen langfristig aufrechterhalten werden kann oder ob es in bestimmten Regionen zu einer schleichenden genetischen Vermischung kommt.

Damit konnte die erste Forschungsfrage (II-I) weiter beantwortet werden. Die zweite Forschungsfrage (II-II) zu den Hybridisierungen der Taxa zeigt das *P. pervia* ein eigenständiges, morphologisch intermediäres Taxon darstellt, welches sowohl genetisch als auch morphologisch abgegrenzt werden kann. Hybridisierungen zwischen allen drei Taxa erschweren jedoch die morphologische Zuordnung und erfordern die Untersuchung mehrerer Individuen pro Fundort, um eine möglichst eindeutige Zuordnung treffen zu können. Wahrscheinliche F1-Hybriden zwischen

P. bifolia und *P. chlorantha* kommen an sympatrischen Standorten vor, sind aber selten und morphologisch nicht von *P. pervia* zu unterscheiden. Am Oberrhein scheinen Hybriden zwischen *P. bifolia* und *P. pervia* häufiger zu sein, sind aber morphologisch nicht direkt zu unterscheiden. Hybriden zwischen *P. pervia* und *P. chlorantha* wurden nur in Belgien genetisch nachgewiesen und sind morphologisch nicht zu unterscheiden. Insgesamt deuten diese Ergebnisse darauf hin, dass die Fortpflanzungsbarrieren zwischen den Taxa nicht absolut, aber vermutlich stabil genug sind, um eine genetische Trennung aufrechtzuerhalten.

***Platanthera muelleri* A.Baum & H.Baum**

Im Kapitel (I) wurde bereits darauf hingewiesen, dass die Beschreibungen von *P. muelleri* und *P. pervia* viele Gemeinsamkeiten aufweisen (s. Abschnitt 2.3.7, Seite 49 ff). Beide Sippen zeigen intermediäre Merkmale zwischen *P. bifolia* und *P. chlorantha*, insbesondere in der Stellung der Antherenfächer und im abgerundeten, unverengten Sporneingang. Die Lippe beider Taxa wird ebenfalls als schmal-lineal beschrieben und beide Sippen besitzen einen vergleichsweise langen Sporn. Die größten Unterschiede in den bisherigen Beschreibungen betreffen die Habitatpräferenzen: Während *P. pervia* vor allem mit feuchten Wiesen assoziiert wird, wird *P. muelleri* in einem breiteren Spektrum von wechselfeuchten Habitaten beschrieben. Die Analyse der Typusbelege zeigt ebenfalls nur marginale Unterschiede in der Wuchsform, wobei *P. muelleri* etwas größere Blätter und einen längeren, dichteren Blütenstand aufweist, während *P. pervia* kleinere Blätter und einen kürzeren Blütenstand besitzt. Morphologisch relevante Unterschiede in der Blütenstruktur konnten am Typusmaterial jedoch nicht eindeutig nachgewiesen werden. Zudem wurden beide Sippen unabhängig voneinander unter ähnlichen Standortbedingungen dokumentiert, was die Abgrenzung zusätzlich erschwert. Die große Übereinstimmung der beschriebenen Merkmale beider Taxa und das Fehlen eindeutiger beschriebener Unterschiede lassen vermuten, dass es sich bei beiden Beschreibungen um dasselbe Taxon handelt. Nach taxonomischen Kriterien müsste *P. muelleri* daher als Synonym von *P. pervia* anzusehen sein.

Die genetischen und morphologischen Analysen der Studie bestätigen, dass *P. muelleri* keine eigenständige Evolutionslinie, neben der *P. pervia* darstellt. Das Verbreitungsgebiet dieser intermediären Sippen wurde umfassend untersucht, so dass die Ergebnisse für beide Taxa als valide angesehen werden können. Genetisch sind alle Individuen von *P. muelleri*, unabhängig vom Fundort, eindeutig der dritten genetischen Gruppe zuzuordnen, welche auch *P. pervia* umfasst. Eine weitergehende genetische Differenzierung zwischen *P. muelleri* und *P. pervia* ist in den Daten nicht nachweisbar. Dies gilt auch für die bereits in der Studie von Durka et al. (2017)

berücksichtigten Individuen, welche wesentlich zur Erstbeschreibung von *P. muelleri* beigetragen haben. Auch morphologisch konnten keine Unterscheidungsmerkmale festgestellt werden. Weder die Unterschiede, die anhand der Typusbelege festgestellt wurden, noch die Merkmale, die für die Beschreibung der beiden Taxa wesentlich waren, zeigten systematische Unterschiede zwischen *P. muelleri* und *P. pervia*. Zu ersteren gehören die Länge und Breite der Blätter, die Anzahl der Blüten und die Länge des Blütenstandes. Zu zweiteren gehören das Verhältnis von Spornlänge zu Lippenlänge und die Spornbreite, welche sich trotz verschiedener taxonomischer Benennung nicht unterschieden. Weitere für die Fortpflanzung möglicherweise relevante Blütenmerkmale, wie der Winkel der Antherenfächer, die Größe des Sporneingangs oder die Länge der Caudicula waren nahezu identisch, auch wenn *P. muelleri* tendenziell etwas größere Blüten und Antherenfächer aufwies. Diese Unterschiede lagen jedoch innerhalb der Variationsbreite der *P. pervia*. Ebenso zeigte sich, dass die Höhenverteilung der Pflanzen in den verschiedenen Habitaten bei beiden Taxa dem gleichen Muster folgte: Individuen aus Offenlandhabitaten sind tendenziell kleiner als solche aus Waldhabitaten.

Geht man von drei unabhängigen Entwicklungslinien in Mitteleuropa aus, so gehört *P. muelleri* eindeutig zur Linie von *P. pervia*. Die wenigen dokumentierten Standorte von *P. muelleri* (Locus typicus in Längerich und LK Steinfurt, NRW) deuten darauf hin, dass diese Sippe - also *P. pervia* auf wechselfeuchten bis trockenen Standorten - deutlich seltener ist. Dennoch sind diese Standorte genetisch homogen, es wurden also keine genetischen Anteile von *P. bifolia* oder *P. chlorantha* nachgewiesen, was erklären könnte, warum die aufgenommenen *P. muelleri* Individuen genetisch am eindeutigsten der dritten Entwicklungslinie zugeordnet werden konnten. Sympatrische Standorte von *P. muelleri* mit einem der anderen Taxa wurden nicht gefunden, was dieses Muster erklärt.

Nach den Regeln des ICN (N. Turland et al., 2018) kann *P. muelleri* auch auf Varietäts-niveau nicht von *P. pervia* getrennt werden, da keine genetischen oder morphologischen Unterschiede festgestellt wurden und das Verbreitungsgebiet von *P. muelleri* innerhalb des Verbreitungsgebietes von *P. pervia* liegt. Außerdem wurde *P. pervia* wesentlich früher beschrieben, so dass *P. muelleri* als taxonomisches Synonym anzusehen ist. Eine Differenzierung nach Habitatpräferenz (*P. muelleri* halbtrocken/trocken, *P. pervia* Feuchtgebiete) würde allenfalls eine Gliederung auf Formebene rechtfertigen. Eine systematische Trennung ist meines Erachtens jedoch nicht begründbar.

Verifizierung des Bestimmungsschlüssels

Die Gruppeneinteilung der genetisch eindeutigen Individuen anhand der morphometrischen Messungen bestätigte die genetische Struktur der drei Taxa. Es zeigte sich, dass die wichtigsten Unterscheidungsmerkmale an frischen Blütenbildern erhoben wurden, um die Evolutionslinien auseinanderzuhalten. Die Random-Forest-Analyse identifizierte die signifikantesten taxonomischen Merkmale in den Pollinien, am Sporneingang und in der Position der Antherenfächer zur Unterteilung der Taxa. Es zeigte sich, dass eine Kombination dieser Merkmale für eine eindeutige taxonomische Zuordnung notwendig ist, aber auch, dass die drei Taxa evolutionäre Linien darstellen (s. Abbildung 17). Die Unterscheidung erfolgte anhand eines bereits publizierten Schlüssels (Haynold et al., 2021), dessen Anwendung und Anpassung im Folgenden diskutiert wird.

Grundsätzlich können die drei Taxa anhand von zwei primären Merkmalen unterschieden werden: der Position der Antherenfächer und dem Vorhandensein von Drüsenhöckern am Sporneingang. Das wichtigste Unterscheidungsmerkmal für *P. bifolia* ist das Vorhandensein der Drüsenhöcker, da dieses Merkmal bei der Hybridisierung mit den beiden anderen Sippen verloren zu gehen scheint. Aus diesem Grund wurde es als erstes eindeutiges Kriterium in den Bestimmungsschlüssel aufgenommen. *P. pervia* und *P. chlorantha* können dagegen durch den Winkel der Antherenfächer unterschieden werden. Während die Antherenfächer bei *P. pervia* und *P. bifolia* parallel oder nur leicht angewinkelt sind, sind sie bei *P. chlorantha* deutlich angewinkelt.

Es gibt jedoch einige Muster, welche die Bestimmung erschweren. Besonders problematisch ist die Abgrenzung von Einzelhybriden (*P. ×hybrida*) zwischen *P. bifolia* und *P. chlorantha*, da diese morphologisch nicht von *P. pervia* zu unterscheiden sind. Eine sichere Unterscheidung ist nur anhand der Populationsstrukturen am Fundort möglich: Während *P. ×hybrida* immer als Einzelfund oder weniger Individuen auftritt, stellt *P. pervia* jeweils an den Fundorten eine taxonomisch stabile Population dar. Diese Erkenntnis wurde bei der Überarbeitung des Bestimmungsschlüssels berücksichtigt, da sie eine sichere Unterscheidung ermöglicht. Eine weitere Herausforderung stellt die Pseudo-Chlorantha-Gruppe dar, die nur genetisch von *P. chlorantha* unterschieden werden kann. Die klare geographische Trennung - Pseudo-Chlorantha kommt ausschließlich und ohne *P. chlorantha* im Schwarzwald, Hochtaunuskreis und in Sistig (Nordeifel) vor - erlaubt jedoch eine indirekte Zuordnung. In der Neubewertung wird *P. muelleri* nur als Synonym von *P. pervia* geführt, da keine ausreichenden morphologischen oder genetischen Unterschiede festgestellt werden konnten.

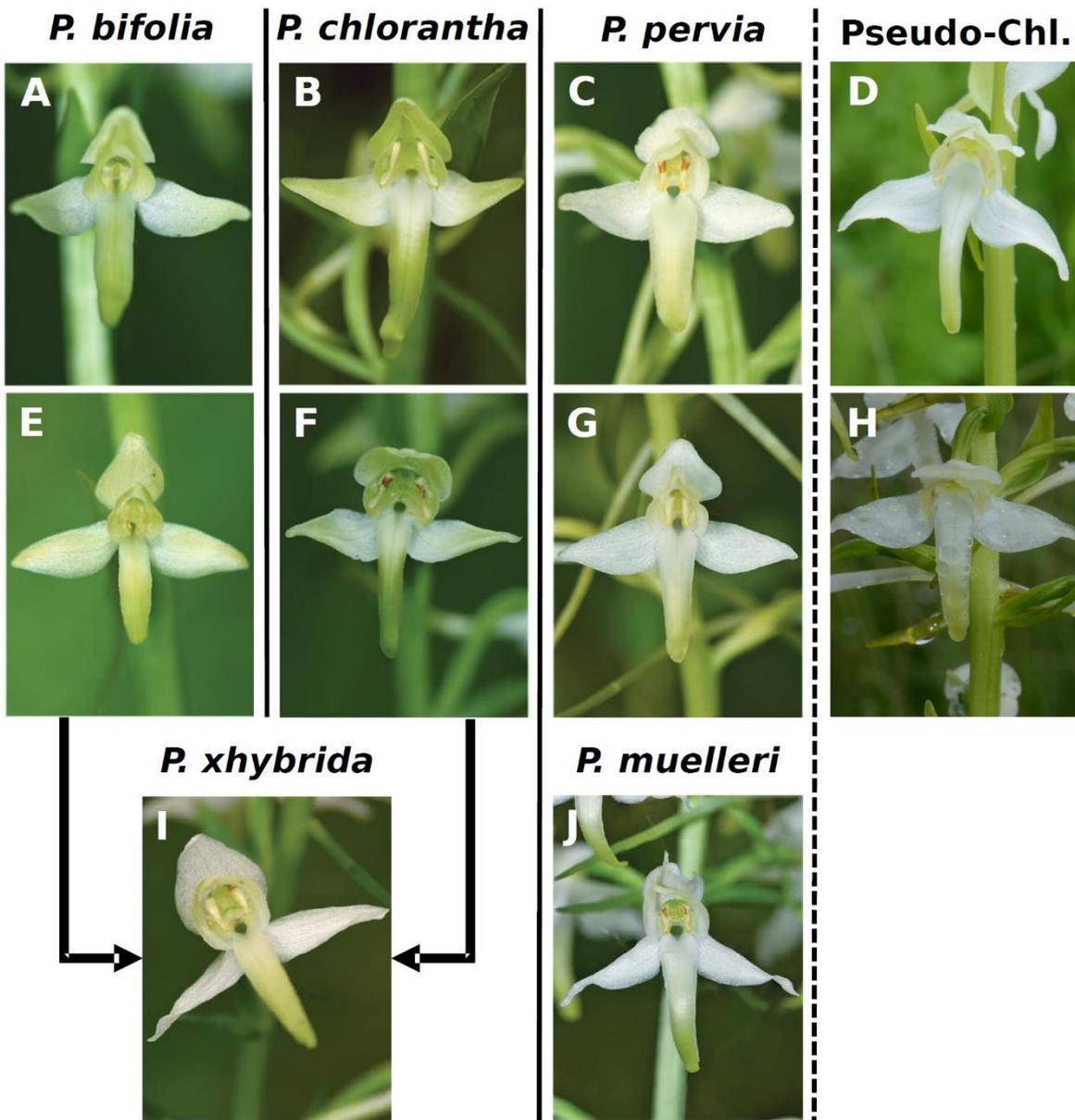


Abbildung 17 - Blütenaufnahmen der Taxa im Überblick:

Fotografische Darstellung der Blüten der untersuchten Taxa, geordnet nach den drei Evolutionslinien (links nach rechts); Inclusive der Gruppe der kryptischen Pseudo-Chlorantha; Fundorte und Aufnahmezeitpunkte: (A) BW Mosbach, Kiefernwald, Ende Mai; (B) BW Mosbach, lichter Kiefernwald, Anfang Juni; (C) BW Enzkreis, wechselfeuchter Kiefernain, Ende Juni; (D) BW Freiburg St. Märgen; (E) BW Schwäbische Alb, Wacholderheide, Mitte Juni; (F) BW Main-Tauber, Waldrand, Ende Mai; (G) BW Ortenau, Streuwiese, Anfang Juni; (H) HE Hochtaunus Oberreifenberg; (I) BW Lkr. Calw, lichter Kiefernwald, Mitte Juni; (J) NRW Lengerich, Wiese-Laubmischwald, Anfang Juni; Bilderquelle: R. Lorenz, Haynold et al. (2021), (Permission: nach Absprache des Bildautor R. Lorenz)

Da die statistischen Analysen mit numerischen Variablen durchgeführt wurden, wurden einige morphologische Merkmale nur näherungsweise beschrieben. Das Vorhandensein von Drüsenhöckern wurde über die Breite des Sporneingangs erfasst, da eine Verengung des Sporneingangs als indirekter Hinweis auf dieses Merkmal gewertet werden kann. Die Random-Forest-Analyse bestätigte diesen Wert als eines der wichtigsten Unterscheidungskriterien für *P. bifolia*. Die Position der Antherenfächer wurde durch die numerische Erfassung des oberen und unteren Abstandes der Antherenfächer beschrieben. Insbesondere der untere Abstand erwies sich in der Random-Forest-Analyse als wichtiges Unterscheidungsmerkmal. Die anschließende Berechnung und visuelle Zuordnung der theoretischen Antherenwinkel zu den drei bestimmten Taxa zeigte eine deutliche Unterscheidung zwischen *P. chlorantha* und den beiden anderen Taxa, so dass auch dieses Merkmal für eine sichere Bestimmung verifiziert werden konnte. Der Winkel zwischen den Taxa wird daher im Bestimmungsschlüssel durch die ungefähren berechneten Quartile (2-4) mit angegeben.

Obwohl die Random-Forest-Analyse zeigte, dass die besten Unterscheidungsmerkmale in den Pollinien liegen, insbesondere in der Struktur der Klebscheiben und der Caudicula, wurde von mir entschieden, diese nicht in den überarbeiteten Bestimmungsschlüssel aufzunehmen. Zum einen erfordert die Untersuchung dieser Merkmale das vollständige Entfernen der Pollinien aus der Blüte, was einen erheblichen Reproduktionsnachteil für die Pflanzen darstellt. Zum anderen setzt die Bestimmung und Messung dieser Merkmale das Vorhandensein der Pollinien in der Blüte voraus, was nicht immer gewährleistet ist. Da der Schlüssel eine praktische Anwendung ermöglichen soll, wurden daher nur Merkmale berücksichtigt, die eine eindeutige Bestimmung ohne Schädigung der Pflanze erlauben. Die beobachteten Unterschiede in den Pollinienstrukturen deuten jedoch auf adaptive Anpassungen an spezifische Bestäuber hin, was die evolutionäre Eigenständigkeit der drei Taxa zusätzlich bestätigt.

Trotz der hohen Übereinstimmung zwischen genetischer und morphologischer Gruppenzuordnung wurden an drei Fundorten (LO01, LO02, KA05) genetisch-morphologische Diskrepanzen festgestellt, die auf falsch zugeordnete Individuen zurückzuführen sind. In diesen Fällen wurde *P. pervia* aufgrund morphologischer Merkmale bestimmt, die genetische Analyse zeigte jedoch, dass es sich um Individuen mit einem intermediären genetischen Muster zwischen *P. bifolia* und *P. chlorantha* handelte. Dieses Muster weist auf einen hybriden Ursprung hin. Während an einem Standort (LO01) nur zwei dieser Hybriden neben *P. bifolia* auftraten, wurden an einem zweiten Standort (LO02) fünf solcher Individuen gefunden, ohne dass eine der genetischen Elternarten identifiziert werden konnte. Eine noch deutlichere Abweichung wurde an einem Fundort im östlichen Landkreis Karlsruhe (KA05) festgestellt: Hier wurden sieben dieser Hybriden nachgewie-

sen, allerdings mit einem genetischen Schwerpunkt auf *P. chlorantha*. Da dort *P. bifolia* als Elternart fehlte und diese Hybriden in größerer Zahl auftraten, wurden sie fälschlicherweise als *P. pervia* identifiziert. Diese Fälle zeigen, dass der Bestimmungsschlüssel in seltenen Ausnahmen an seine Grenzen stößt. Insbesondere an Standorten, an denen morphologisch intermediäre Individuen in größerer Zahl auftreten, aber keine sympatrische *P. bifolia*-*P. chlorantha*-Vorkommen existiert, kann es zu Fehlbestimmungen kommen. Dies unterstreicht die Bedeutung einer detaillierten Analyse der Populationsstruktur an den Fundorten, um eine möglichst eindeutige taxonomische Zuordnung zu gewährleisten.

Trotz dieser drei Ausnahmen, an welchen die Elternarten der Individuen mit genetischen Hybridmustern nicht mit diesen direkt am Fundort vorzufinden waren, zeigt die Überprüfung und Anpassung des Bestimmungsschlüssels, dass eine nahezu eindeutige Bestimmung der drei Taxa anhand stabiler morphologischer Merkmale möglich ist, ohne dass Pflanzen beschädigt werden müssen. Die wichtigsten Merkmale bleiben die Stellung der Antherenfächer und das Vorhandensein von Drüsenhöckern, ergänzt durch die Populationsstruktur am jeweiligen Fundort zur Abgrenzung hybrider Formen. Mit diesen Kriterien lässt sich eine zuverlässige Bestimmung durchführen, die mit den genetischen Analysen übereinstimmt und die evolutionäre Trennung der drei Linien widerspiegelt.

Überarbeitete und referenzierte Bestimmungsschlüssel für Mitteleuropa:

- 1 Sporneingang (Schlund) offen, völlig frei einsehbar, rundlich, beiderseits ohne Drüsenhöcker2**
- **Sporneingang (Schlund) verengt, beiderseits durch mehr oder weniger große, drüsenartige Höcker leicht verdeckt, somit schmal länglich erscheinend.....*P. latanthera bifolia***
- 2 Antherenfächer oben leicht bis deutlich auseinanderstehend, nach unten stark divergierend (Winkel: 25°-45°), unten sehr weit auseinander stehend ¹.....*P. chlorantha***
- **Antherenfächer leicht auseinanderstehend, parallel bis leicht nach unten divergierend (Winkel: 0°-25°).....3**
- 3 Populationsbildend (>10 Individuen), alleinstehend oder sympatrische mit einem oder beiden obenstehenden Arten, ².....*P. pervia***
- **Einzelfunde oder weniger Individuen (<10), meist in Mischpopulationen der *P. bifolia*/*P. chlorantha*, selten ohne beide Elternarten.....*P. ×hybrida***

¹ inkl. Pseudo-Chlorantha in den Deutschen Mittelgebirgen, nachgewiesen im Schwarzwald, Hochtaunus, Südeifel
² Synonym: = *P. muelleri*

Die kryptische Art der Pseudo-Chlorantha

Die Admixture-Analyse identifizierte innerhalb der *P. chlorantha* eine genetisch auffällige Gruppe, die als Pseudo-Chlorantha bezeichnet wurde. Diese Gruppe unterscheidet sich durch ein unterschiedliches genetisches Muster von der typischen *P. chlorantha* und zeigt eine deutliche Abweichung in ihrer genetischen Zusammensetzung: Während alle untersuchten Individuen aus diesen Populationen morphologisch *P. chlorantha* entsprechen, ergab die genetische Analyse, dass sie überwiegend *P. pervia* zugeordnet wurden, mit weiteren genetischen Anteilen von *P. bifolia*. Lediglich fünf der 74 Individuen zeigten eine minimale genetische Übereinstimmung mit *P. chlorantha*, mit einer maximalen Zuordnung von 5 %. Hervorzuheben ist ein Individuum aus Sistig, das bereits in der Studie von Durka et al. (2017) dieses Muster aufwies und dessen genetisches Profil sich in meiner Analyse bestätigte. Dabei wurden in der vorherigen Studie alle *P. chlorantha* aus Sistig mit diesem Muster nachgewiesen. Alle nachgewiesenen Pseudo-Chlorantha-Populationen wurden ausschließlich in drei Regionen gefunden: im Schwarzwald, im Hochtaunus und in der Nordeifel (Sistig). Diese Standorte befinden sich ausnahmslos in deutschen Mittelgebirgen, die durch ihre bewaldeten Habitate gekennzeichnet sind, wobei sie sich hinsichtlich ihrer geologischen Entstehung unterscheiden. In allen drei Regionen wurde die Pseudo-Chlorantha auf mageren Wiesen kartiert und in anderen deutschen Mittelgebirgen, welche berücksichtigt wurden (Bsp. Schwäbische-Alb) wurde die Pseudo-Chlorantha nicht nachgewiesen.

Die Definition kryptischer Arten beschreibt Taxa, die morphologisch identisch erscheinen, aber genetisch signifikant differenziert sind und eigenständige evolutionäre Linien repräsentieren. Die Pseudo-Chlorantha-Gruppe erfüllt diese Kriterien vollständig: Sie ist morphologisch nicht von *Platanthera chlorantha* zu unterscheiden, weist aber eine deutliche genetische Differenzierung auf und stellt somit eine eigenständige taxonomische Einheit dar (s. Abbildung 17). Dies zeigt, wie wichtig die Kombination von genetischen und morphologischen Daten für eine umfassende Erfassung der Biodiversität ist, da kryptische Arten ohne genetische Analysen übersehen werden.

Besondere Aufmerksamkeit verdient die Population von Sistig, die bereits in der Studie von Durka et al. (2017) als genetisch abweichend identifiziert wurde. Zur Erklärung dieser genetischen Abweichung haben die Autoren mehrere Hypothesen diskutiert. Eine Möglichkeit wäre, dass spontane Mutationen innerhalb der Population zu Veränderungen der Blütenmerkmale geführt haben, so dass die Individuen äußerlich *P. chlorantha* ähneln, obwohl sie genetisch anders klassifiziert sind. Alternativ könnte adaptive Selektion eine Rolle gespielt haben, indem bestimmte Blütenmerkmale innerhalb des intermediären genetischen Hintergrunds bevorzugt wurden. Diese Selektion könnte durch Bestäubungsinteraktionen beeinflusst sein, wodurch Individuen mit *P. chlorantha*-ähnlichen Merkmalen ein Fitnessvorteil verschafft wurde. Die Autoren

ziehen auch andere Faktoren wie epigenetische Veränderungen oder Mykorrhiza-Abhängigkeiten in Betracht, die zur beobachteten morphologischen Variation beigetragen haben könnten.

Die weite Verbreitung der Pseudo-Chlorantha-Gruppe über mehrere Mittelgebirge spricht jedoch gegen eine rezente Selektion oder spontane Mutationen innerhalb einzelner Populationen. Vielmehr deutet das geographisch konsistente Vorkommen darauf hin, dass es sich um eine alte, über mehrere Standorte verbreitete Gruppe handelt. Diese genetische Einheit existiert unabhängig von der *P. chlorantha* und scheint eine stabile taxonomische Struktur aufzuweisen.

Der genaue Ursprung dieser kryptischen Art ist jedoch unklar. Ob sie eine eigenständige Entwicklungslinie darstellt oder ob Hybridisierung und Introgressionen zu ihrer Entstehung beigetragen haben, ist nicht abschließend geklärt. Offen ist auch, wie alt diese Gruppe ist und welche Mechanismen zu ihrer genetischen Isolation geführt haben. Die Tatsache, dass es keine geographische Überlappung zwischen *P. chlorantha* und Pseudo-Chlorantha gibt, könnte auf eine historische oder gegenwärtige geographische Isolation hindeuten. Ein Beispiel hierfür ist Baden-Württemberg, wo Pseudo-Chlorantha ausschließlich im Schwarzwald vorkommt, während *P. chlorantha* in den übrigen Landesteilen weit verbreitet ist. Unklar ist auch, warum es keine genetische Vermischung zwischen diesen Gruppen gibt. Eine Möglichkeit wäre, dass geographische Barrieren den Pollenfluss zwischen *P. chlorantha* und Pseudo-Chlorantha einschränken. Alternativ könnte es ökologische Mechanismen geben, die eine geographische Überlappung verhindern. Eine denkbare Hypothese ist die Abhängigkeit von unterschiedlichen Bestäubern, die entweder nicht in beiden Lebensräumen vorkommen oder an die spezifischen Umweltbedingungen der Mittelgebirge angepasst sind. Ebenso könnte eine spezifische mykorrhizale Abhängigkeit zur Habitatstabilität beitragen, indem unterschiedliche Symbiosepartner in den jeweiligen Regionen die Etablierung der Taxa beeinflussen.

Zusammenfassend zeigt die Analyse, dass die Pseudo-Chlorantha-Gruppe eine kryptische Art ist, die sich genetisch von *P. chlorantha* unterscheidet und ein eigenständiges taxonomisches Element innerhalb der *Platanthera* darstellt. Der genaue Ursprung und die Evolutionsgeschichte dieser Gruppe bleiben jedoch offen und erfordern weitere Untersuchungen, insbesondere zur möglichen geographischen Isolation und zu den ökologischen Faktoren, die die Trennung von *P. chlorantha* aufrechterhalten.

3.2.2 Vergleich zum Forschungsstand

Genetische und morphologische Abgrenzung der drei Taxa

Die Ergebnisse meiner Studie bestätigen, dass *P. bifolia*, *P. chlorantha* und *P. pervia* drei genetisch getrennte und evolutionär eigenständige Taxa darstellen. Die genetische Struktur der drei Gruppen wurde sowohl durch Admixture-Analysen als auch durch morphometrische Untersuchungen gestützt, wobei insbesondere die Position der Antherenfächer und das Vorhandensein von Drüsenhöckern am Sporneingang als stabile morphologische Unterscheidungsmerkmale identifiziert wurden. Die Untersuchungen zeigen, dass *P. pervia* eine genetisch und morphologisch distinkte Evolutionslinie bildet, die nicht auf rezente Hybridisierungsprozesse zwischen *P. bifolia* und *P. chlorantha* zurückzuführen ist. Darüber hinaus konnte die Erkennung des Verbreitungsgebiet von *P. pervia* deutlich erweitert werden, auch wenn noch Unsicherheiten über die gesamte geographische Ausdehnung bestehen. Die taxonomische Neubewertung bestätigt auch, dass *P. muelleri* als Synonym von *P. pervia* anzusehen ist, da keine genetischen oder morphologischen Unterschiede zwischen den beiden Taxa gefunden wurden. Dies bestätigt die Einschätzung, dass *P. pervia*, die bereits von Durka et al. (2017) beschriebene dritte Entwicklungslinie repräsentiert und es sich damit nicht um eine Hybridform handelt.

Die Studie von Durka et al. (2017) legte die Grundlage für die Identifizierung der drei genetischen Gruppen des *P. bifolia/chlorantha*-Komplexes. Bereits dort wurde anhand von AFLP-Daten eine morphologisch intermediäre und genetisch eigenständige Entwicklungslinie nachgewiesen, die weder *P. bifolia* noch *P. chlorantha* zugeordnet werden konnte. Diese genetisch unterscheidbare Gruppe wurde auch morphologisch als intermediär beschrieben, wobei keine Hinweise auf einen hybriden Ursprung gefunden wurden. Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung bestätigen und erweitern diese Befunde. Während Baum & Baum (2017) *P. muelleri* aufgrund der Ergebnisse von Durka et al. (2017) neu beschrieben, zeigt die taxonomische Revision, dass *P. pervia* der korrekte Name ist und *P. muelleri* ein Synonym darstellt. Außerdem konnte die geographische Verbreitung dieser dritten Entwicklungslinie erheblich erweitert werden, was darauf hindeutet, dass ihre Bedeutung für die mitteleuropäische Orchideenflora größer ist als bisher angenommen. Eine wesentliche Erweiterung der bisherigen Erkenntnisse liegt auch in der Dokumentation von genetischen Hybridisierungen zwischen *P. pervia* und den beiden anderen Taxa. Während Durka et al. (2017) die intermediären Sippen fast ausschließlich in reinen Vorkommen beschrieben hatten, zeigen unsere genetischen Analysen, dass es an einigen Standorten zu Hybridisierungen mit *P. bifolia* und *P. chlorantha* kommt, was auf einen gewissen, wenn auch begrenzten Genfluss zwischen den Taxa hindeutet.

Weitere Studien wie Ambroise et al. (2020) und Bateman et al. (2012) liefern zusätzliche Perspektiven zur taxonomischen Abgrenzung des *P. bifolia/chlorantha*-Komplexes. Ambroise et al. (2020) untersuchten intermediäre Individuen in Belgien und stellten fest, dass diese genetisch der *P. bifolia* näherstehen. Jedoch konnte keine eindeutige Selektion von *P. bifolia* in Richtung *P. chlorantha* nachgewiesen werden. Dies unterstützt die Hypothese, dass intermediäre Sippen nicht notwendigerweise auf rezente Hybridisierungen zurückgehen. Pedersen & Lange (2021) betonen die taxonomische Komplexität von *P. bifolia* und heben die Bedeutung der Spornlänge als Unterscheidungsmerkmal hervor. Unsere Ergebnisse zeigen, dass *P. pervia* eine eigenständige Einheit ist, deren morphologische Differenzierung auf stabilen Merkmalen beruht, die über reine Spornlängenvariationen hinausgehen. Bateman et al. (2012) weisen auf die genetische Ähnlichkeit von *P. bifolia* und *P. chlorantha* hin, was die Schwierigkeiten der taxonomischen Abgrenzung unterstreicht. Die Grenzen der genetischen Analyse bestätigen diese Problematik, zeigen aber gleichzeitig, dass mit *P. pervia* eine dritte, biologisch und ökologisch relevante Einheit existiert, deren Entstehung voraussichtlich unabhängig von rezenten Hybridisierungsprozessen ist.

Hybridisierung und Introgressionen

Die Ergebnisse der Admixture-Analyse zeigen, dass Hybridisierungsprozesse vermutlich zwischen *P. bifolia*, *P. pervia* und *P. chlorantha* in Mitteleuropa regelmäßig, aber mit starken regionalen Unterschieden auftreten. Während *P. ×hybrida* (*P. bifolia* × *P. chlorantha*) vor allem als Einzelfunde in sympatrischen Populationen auftritt und morphologisch intermediäre Merkmale aufweist, konnten im Oberrheingraben genetische Hybriden zwischen *P. bifolia* und *P. pervia* nachgewiesen werden. Besonders auffällig ist, dass vermeintliche F1-Hybriden zwischen diesen beiden Taxa morphologisch nicht zu erkennen waren. Erst bei einem höheren genetischen Anteil der *P. bifolia*, konnten Hybridformen mit leichten Drüsenhöckern identifiziert werden. Dazu wurde im Oberrheingraben ein höherer genetischer Anteil der *P. pervia* in der *P. bifolia* nachgewiesen als umgekehrt. Diese beiden Ergebnisse deuten auf eine möglicherweise gerichtete Rückkreuzung hin, bei der *P. bifolia* in bestimmten Populationen genetische Anteile von *P. pervia* aufnehmen könnte. Insgesamt bestätigen die Ergebnisse, dass Hybridisierungen nicht nur sporadisch auftreten, sondern sich wahrscheinlich langfristig auf die genetische Zusammensetzung einzelner Populationen auswirken könnte.

Die Studie von Mötler et al. (2021) untersuchte die reproduktive Isolation und Pollenübertragung zwischen *P. bifolia* und *P. chlorantha* und zeigte, dass die reproduktiven Barrieren zwischen diesen beiden Taxa gering sind. Die Autoren wiesen genetische Hybride in sympatrischen Populationen nach und stellten fest, dass der Pollenfluss hauptsächlich von *P. bifolia* zu *P. chlorantha* erfolgt. Es gibt keine klaren Hinweise auf eine asymmetrische Hybridisierung zwischen diesen

beiden Taxa in dieser Studie, nur dass Einzelhybriden in sympatrischen Populationen vermutlich F1-Hybriden darstellen. Während diese F1-Hybriden (*P. ×hybrida*) in den meisten Regionen nur vereinzelt auftreten, konnten im Oberrheingraben häufiger als in anderen Regionen genetische Mischmuster zwischen *P. bifolia* und *P. pervia* nachgewiesen werden. Dies deutet darauf hin, dass Hybridisierungsprozesse zwischen den Taxa nicht gleichmäßig über das Verbreitungsgebiet verteilt sind, sondern vielleicht durch lokale ökologische Bedingungen, die Populationsdynamik und unterschiedliche Bestäuberinteraktionen beeinflusst werden. Esposito et al. (2018) dokumentierten in ihrer Studie an intermediären Individuen in Mischpopulationen von *P. bifolia* und *P. chlorantha* genetische Hybriden und zeigten, dass diese genetisch näher mit *P. bifolia* verwandt sind. Ihre Ergebnisse stimmen nicht mit unseren Beobachtungen überein, dass sich *P. bifolia* als Elternart in Hybridpopulationen genetisch durchsetzt. Außerhalb und innerhalb der identifizierten F1-Hybriden sind die genetischen Unterschiede zwischen *P. bifolia* und *P. chlorantha* etwa gleich groß.

Kryptische Pseudo-Chlorantha-Gruppe

Die genetische Analyse dieser Studie bestätigt die Existenz einer kryptischen Gruppe innerhalb des *P. bifolia/chlorantha*-Komplexes, die als Pseudo-Chlorantha bezeichnet wurde. Diese Gruppe zeigt ein unterschiedliches genetisches Muster, das sie deutlich von der klassischen *P. chlorantha* unterscheidet, obwohl sie morphologisch identisch erscheint. Die genetische Struktur dieser Sippe weist sie als eigenständige taxonomische Einheit aus, die sich deutlich von *P. chlorantha* unterscheidet, da sie gleichzeitig genetische Anteile von *P. pervia* und *P. bifolia* aufweist. Bereits in der Studie von Durka et al. (2017) fiel diese Sippe durch ihr abweichendes genetisches Profil auf, konnte aber aufgrund der damals begrenzten geographischen Fundpunkte nicht eindeutig als kryptische Gruppe identifiziert werden. Meine aktuelle Studie bestätigt, durch eine breitere geographische Abdeckung, dass es sich tatsächlich um eine eigenständige genetisch-morphologische Gruppe handeln könnte. Zudem zeigt Pseudo-Chlorantha eine klare geographische Trennung zu *P. chlorantha*, da sie ausschließlich in Mittelgebirgen nachgewiesen wurde. Dies deutet darauf hin, dass ökologische Faktoren bei der Isolation eine Rolle gespielt haben könnten.

Die Ergebnisse von Swainbank & Swainbank (2019) weisen darauf hin, dass *P. chlorantha* weniger winterhart ist als *P. bifolia*. Da die Pseudo-Chlorantha-Gruppe in Regionen mit kühleren Klimabedingungen vorkommt, könnte diese kryptische Art besser an solche Habitate angepasst sein als *P. chlorantha*, was auf eine ökologische Differenzierung hindeutet.

Solche Kryptische Arten sind auch für andere Orchideengruppen nachgewiesen worden, etwa für den *Dactylorhiza maculata*-Komplex (Bateman, 2021). Bateman konnte in diesem Komplex genetisch eigene Linien identifizieren, die morphologisch jedoch nicht unterscheidbar waren. Meine Ergebnisse zeigen ein vergleichbares Muster innerhalb des *P. bifolia/chlorantha*-Komplexes und erweitern damit das Wissen über kryptische Arten innerhalb der europäischen Orchideenflora. Dies unterstreicht, dass solche kryptischen Gruppen nicht nur in *Dactylorhiza*, sondern auch in *Platanthera* vorkommen können. Ebenso weisen meine Ergebnisse Parallelen zu den Erkenntnissen von Wettewa et al. (2020) auf, welche im *Platanthera hyperborea*-Komplex in Nordamerika Hinweise auf kryptische Arten fanden, diese jedoch genetisch nicht eindeutig bestätigen konnten. Während in ihrer Studie noch Unsicherheiten bezüglich der tatsächlichen Existenz kryptischer Gruppen bestanden, liefert meine Untersuchung nun deutliche Hinweise auf eine kryptische Gruppe innerhalb des europäischen *Platanthera*-Komplexes.

Struck et al. (2018) betonen die generelle Bedeutung kryptischer Arten für das Verständnis der Biodiversität und Evolution von Pflanzen. Sie zeigen, dass kryptische Arten in vielen Organismengruppen vorkommen und oft unentdeckt bleiben, weil sie morphologisch nicht unterscheidbar sind. Die Ergebnisse meiner Studie unterstützen diese Erkenntnisse, indem sie zeigen, dass es auch innerhalb von *Platanthera* kryptische Arten gibt, die erst durch genetische Analysen sichtbar werden. Dies zeigt, wie wichtig es ist, neben den klassischen morphologischen Methoden auch genetische Untersuchungen durchzuführen, um ein möglichst vollständigeres Bild der taxonomischen Diversität zu erhalten.

Vergleich der Morphologie zu Kapitel (I)

***Platanthera bifolia* var. *latissima* (Tinant) Thielens**

Die taxonomische Einordnung von *Platanthera bifolia* var. *latissima* basiert auf der Studie von Pedersen & Lange (2021), die eine Unterscheidung von *P. bifolia* aufgrund der Spornlänge und der Habitatbindung vorschlagen. In Kapitel (I) wurde jedoch bereits diskutiert, dass der Name für Sippen mit verlängertem Sporn nicht zur Verfügung steht. Dennoch könnte die Einteilung nach Habitat und Spornlänge für Skandinavien eine gewisse Relevanz haben, weil in den dortigen Populationen eine gewisse genetische Korrelation zwischen Habitattyp und Spornlänge besteht.

Die Auswertung unserer Daten zur Spornlänge der *P. bifolia* in Skandinavien zeigte deutliche Unterschiede in Abhängigkeit vom Fundort. Während in Dänemark ein deutlicher Unterschied zwischen Offenland- und Waldhabitaten mit kürzeren Spornlängen im Offenland und längeren Spornlängen in Waldhabitaten beobachtet wurde, war dieser Unterschied in Norwegen und Schweden weniger ausgeprägt. Generell konnte kein eindeutiger Trend der Spornlänge innerhalb

der skandinavischen *P. bifolia* festgestellt werden. Im gesamten Untersuchungsgebiet dieser Studie gab es zudem deutliche Unterschiede in den Spornlängen sowohl zwischen den Taxa als auch innerhalb der *P. bifolia*-Standorte. Die genetische Analyse mittels Admixture-Analyse rechtfertigt keine weitere Unterteilung von *P. bifolia*, so dass eine genetische Grundlage für eine Unterscheidung in kurz- und langspornige Sippen innerhalb Mitteleuropas nicht nachgewiesen werden konnte. Die vorliegenden Daten unterstützen daher keine klare Einteilung von *P. bifolia* in Offenland- und Waldsippen auf der Basis von Spornlängenunterschieden. Vielmehr erscheint die Spornlänge als ein variables Merkmal welches sich zwischen den Taxa und Fundorten unterscheiden aber nicht hinsichtlich der Offenland und Waldhabitats. Pedersen & Lange (2021) weist selbst darauf hin, dass die taxonomische Situation in anderen Teilen Europas wesentlich komplexer ist als in Skandinavien. Die von Kühn et al. (2024) in ihrem Orchideenfürer für die Orchideen Europas angegebene Verbreitung von *P. bifolia* var. *latissima* konnte daher nicht bestätigt werden. Dort werden weite Teile Europas, darunter ganz Mitteleuropa (Deutschland, Polen, Schweiz, Österreich, Tschechien, Slowenien und Ungarn) für diese Varietät angegeben. Auch für Skandinavien konnte diese Zuordnung in der vorliegenden Untersuchung nicht eindeutig bestätigt werden, so dass Unsicherheiten bestehen bleiben. Weitere Untersuchungen sind erforderlich, um eine mögliche Korrelation zwischen Spornlänge und Habitattyp in und außerhalb Skandinaviens zu überprüfen, insbesondere unter Berücksichtigung einer breiteren geographischen Abdeckung der *P. bifolia*-Populationen.

Ein weiterer offener Aspekt ist die mögliche Beziehung zwischen der langspornigen *P. bifolia* aus Skandinavien und der *P. pervia* aus Mitteleuropa, da auch *P. pervia* im Vergleich zu *P. bifolia* und *P. chlorantha* eine etwas längere Spornlänge aufweist. Dies könnte auf eine parallele Evolution oder eine tiefere genetische Verbindung zwischen diesen Populationen hindeuten und ggf. durch weitere genetische und morphologische Untersuchungen geklärt werden.

***Platanthera fornicata* (Bab.) Buttler**

Nomenklatorisch steht der Name *Platanthera fornicata* für intermediäre Sippen nicht zur Verfügung, da die Untersuchung im ersten Kapitel (I) ergab, dass sich der Typus auf *P. bifolia* bezieht (s. Abschnitt 2.3.5, Seite 42 ff). Dennoch wurde eine Überprüfung der von Buttler (2011) vorgeschlagenen Merkmale durchgeführt, da Buttler bei der Beschreibung der *P. fornicata* wahrscheinlich intermediäre Sippen im Blick hatte. Die Analyse der von ihm vorgeschlagenen Merkmale könnte daher möglicherweise weitere strukturelle Muster innerhalb des *P. bifolia/chlorantha*-Komplexes aufdecken.

Die Untersuchung der Blütengröße, gemessen an der Breite des Gynostemiums, zeigte, dass sich *P. pervia* und *P. bifolia* in diesem Merkmal unterscheiden. Auch die Spornlänge ist bei *P. pervia*

im Durchschnitt etwas größer als bei den beiden anderen Taxa. Andere Merkmale, die Buttler (2011) als mögliche Unterscheidungskriterien vorgeschlagen hatte, erwiesen sich jedoch als nicht aussagekräftig. So zeigte sich, dass die Anzahl der Blüten nicht zwischen den Taxa variiert und auch die Blütenstandsichte keine eindeutige Abgrenzung zwischen *P. bifolia* und *P. pervia* zulässt. Die Blütenstandsichte ist bei *P. bifolia* zwar im Durchschnitt etwas höher, weist aber eine große Streuung auf, wodurch die eine taxonomische Trennung anhand dieses Merkmals nicht nachzuvollziehen ist. Auch bei der Pflanzhöhe konnten keine Unterschiede zwischen *P. bifolia* und *P. pervia* festgestellt werden, weder insgesamt noch in Bezug auf Offenland- oder Waldstandorte. *P. pervia* zeigte nur eine geringfügig größere Wuchshöhe in Waldhabitaten, was jedoch für eine systematische Zuordnung nach Habitat nicht ausreicht. Weiterhin konnte keine klare Zweiteilung innerhalb von *P. bifolia* oder *P. pervia* hinsichtlich der untersuchten Merkmale festgestellt werden. Alle Messwerte zeigten eine kontinuierliche Variation, ohne dass bestimmte Gruppen abgegrenzt werden konnten. In den angegebenen Merkmalen konnte auch kein Unterschied zwischen der *P. chlorantha* und den beiden anderen Taxa aufgedeckt werden. Auch Buttlers (2011) Hinweis auf den Typusbeleg von *P. bifolia* (s. Abbildung 1), dessen geringe Größe als Grundlage für seine Unterscheidung diente, erweist sich als nicht stichhaltig. Zwar ist der Beleg in der Tat ungewöhnlich klein, doch wurden in dieser Untersuchung auch Individuen vergleichbarer Größe, in der *P. bifolia*, *P. pervia* und *P. chlorantha* dokumentiert. Dies zeigt insgesamt, dass es sich nicht um ein stabiles Unterscheidungsmerkmal handelt, sondern um eine natürliche Variabilität innerhalb der Taxa.

Zusammenfassend ist es wahrscheinlich, dass Buttler (2011) tatsächlich intermediäre Sippen - also *P. pervia* - vor Augen hatte, es ihm aber nicht gelungen ist, diese korrekt als eigenständige Gruppe zu erkennen bzw. die Unterscheidungsmerkmale valide herauszuarbeiten. Da weder eine klare Differenzierung zwischen Offenland- und Waldsippen noch eine systematische Trennung innerhalb der Taxa nachgewiesen werden konnte, ist eine Gliederung nach Buttlers Konzept (2011) nicht haltbar. Somit ist der Name *P. fornicata* nomenklatorisch nicht anwendbar und auch die Unterteilung von *P. bifolia* oder *P. pervia* in eine hochwüchsige, großblütige und langspornige Waldsippe und eine niederwüchsige, kleinblütige und kurzspornige Offenlandsippe muss taxonomisch verworfen werden.

***Platanthera bifolia* subsp. *osca* R.Lorenz, Romolini, V.A.Romano & Soca**

Platanthera bifolia subsp. *osca* wurde nicht in die genetische Analyse einbezogen, da sie ausschließlich in Süditalien vorkommt, wo sie die Nominatform von *P. bifolia* ersetzt und keine geographische Übereinstimmung mit den mitteleuropäischen intermediären Sippen aufweist. Dennoch wurde sie in der statistischen Klassifikation durch Random-Forest-Modelle, die mit den drei Taxa *P. bifolia*, *P. pervia* und *P. chlorantha* trainiert wurden, getestet. Es zeigte sich, dass *P. bifolia* subsp. *osca* fast ausschließlich *P. pervia* zugeordnet wurde. Dies deutet darauf hin, dass es sich bei diesem Taxon um eine intermediäre Sippe handelt, die morphologisch nicht zu *P. bifolia* oder *P. chlorantha*, sondern zu *P. pervia* gestellt werden sollte. Es ist jedoch unklar, ob *P. bifolia* subsp. *osca* eine genetisch eigenständige Einheit oder nur eine geographische Variante von *P. pervia* darstellt. Morphologische Unterschiede zu *P. pervia* wurden in dieser Studie nicht systematisch untersucht, so dass eine detaillierte Abgrenzung nicht möglich ist. Die Frage, ob *P. bifolia* subsp. *osca* als Synonym von *P. pervia* geführt werden sollte, ob sie sich von *P. pervia* weiter unterscheidet und als eigene Unterart innerhalb dieser Linie zu betrachten ist oder ob sie tatsächlich eine Unterart von *P. bifolia* darstellt, kann daher nicht abschließend beantwortet werden. Sollte sich bestätigen, dass *P. bifolia* subsp. *osca* tatsächlich eine Varietät oder Unterart von *P. pervia* ist, hätte dies auch taxonomische Konsequenzen für das Gesamtbild der *Platanthera* in Süditalien. Da sie die Nominatform ersetzt, würde dies bedeuten, dass *P. bifolia* und damit die zugehörige Entwicklungslinie in Süditalien nicht vorkommt. Um diese offenen Fragen zu klären, sind weitere Untersuchungen notwendig, insbesondere eine phylogenetische Analyse, um die genetische Position von *P. bifolia* subsp. *osca* innerhalb des *P. bifolia/chlorantha*-Komplexes genauer zu bestimmen.

Alpine Taxa des *Platanthera bifolia/chlorantha*-Komplexes

Die beiden anerkannten alpinen Taxa des *P. bifolia/chlorantha*-Komplexes, *Platanthera bifolia* subsp. *subalpina* und *Platanthera chlorantha* var. *gselliana*, konnten aufgrund fehlender Individuenzahlen und Fundorte nicht in die genetischen und morphologischen Untersuchungen einbezogen werden. Beide Sippen weisen jedoch im Mittel eine geringere Wuchshöhe als ihre jeweiligen Nominatformen auf. Da sich in meiner Studie die Blütenmorphologie als wichtigstes Merkmal zur taxonomischen Abgrenzung der untersuchten *Platanthera*-Taxa erwiesen hat, ist es möglich, dass die beobachteten Unterschiede zwischen den alpinen Taxa und ihren Nominatformen primär als Anpassungen an den alpinen Lebensraum zu interpretieren sind. Diese Anpassungen scheinen sich vor allem auf die Wuchsform der Pflanzen zu beziehen, während die Blütenmorphologie weitgehend erhalten bleibt. Die bisherige taxonomische Zuordnung von *P. bifolia* subsp. *subalpina* und *P. chlorantha* var. *gselliana* zu ihren jeweiligen Nominatformen ist daher weiterhin gerechtfertigt.

Bei *P. chlorantha* var. *gselliana* bleibt jedoch eine zentrale Frage offen: Gehört diese Varietät tatsächlich zur weitverbreiteten *P. chlorantha* oder könnte sie mit der in den Mittelgebirgen nachgewiesenen Pseudo-Chlorantha-Gruppe in Verbindung stehen? Da genetische Untersuchungen dieser Varietät bisher fehlen, kann diese Frage nicht geklärt werden. Eine mögliche Verwandtschaft mit Pseudo-Chlorantha könnte darauf hindeuten, dass es sich um eine genetisch eigenständige Gruppe handelt, die sich in unterschiedlichen Lebensräumen - sowohl in Mittelgebirgen als auch in alpinen Regionen - etabliert hat. Um diese offenen Fragen endgültig zu klären, sind weitere phylogenetische Untersuchungen notwendig. Diese könnten nicht nur die genaue evolutionäre Stellung der alpinen Taxa bestimmen, sondern auch klären, inwieweit sie sich tatsächlich von ihren Nominatformen unterscheiden oder ob es sich lediglich um ökologische Anpassungen an extreme Höhenlagen handelt.

3.2.3 Weiterführende Interpretation und wissenschaftliche Bedeutung

Konsequenzen für die Taxonomie von *Platanthera* in Mitteleuropa

Die Ergebnisse dieser Studie zeigen deutlich, dass es sich bei *P. bifolia*, *P. pervia* und *P. chlorantha* um drei genetisch und morphologisch klar abgrenzbare Taxa handelt, die in Mitteleuropa als eigenständige Evolutionslinien zu betrachten sind. Dies bestätigt, dass intermediäre Sippen keine Hybridformen darstellen, sondern auf Artniveau eine eigenständige taxonomische Einheit bilden. Die Anerkennung von *P. pervia* als eigenständiges Taxon ist daher sowohl aus nomenklatorischer als auch aus taxonomischer Sicht gerechtfertigt. Dies hat weitreichende Konsequenzen für die Systematik der Gattung *Platanthera* in Mitteleuropa, da es eine präzisere Zuordnung von Populationen ermöglicht und zu einer Anpassung bestehender Bestimmungsschlüssel führen sollte. Die Ergebnisse dieser Studie bestätigen, dass eine Kombination aus genetischen, morphologischen und nomenklatorischen Analysen notwendig ist, um taxonomische Unsicherheiten zu klären (Bateman et al., 2012).

Die Gattung *Platanthera* weist in Europa eine hohe morphologische Variabilität auf, was in der Vergangenheit zu zahlreichen Beschreibungen von intermediären Taxa geführt hat (Baum & Baum, 2017; Buttler, 2011; Lorenz et al., 2015). Insbesondere die Hybridisierung zwischen *P. bifolia* und *P. chlorantha* hat zur taxonomischen Verwirrung beigetragen, da morphologisch intermediäre Individuen sowohl als Ergebnis von Hybridisierungsprozessen als auch als eigenständige evolutionäre Linie auftreten können. Meine Ergebnisse zeigen jedoch, dass durch eine systematische Untersuchung stabile Gruppen identifiziert werden können, wodurch das taxonomische Rätsel der intermediären Sippen in Mitteleuropa weitgehend aufgeklärt werden konnte. Die Validierung von *P. pervia* als eigenständiges Taxon gibt diesen Sippen eine klare taxonomische Einordnung und ermöglicht eine konsistente wissenschaftliche Benennung. Da die Taxonomie

dieser Gruppe lange Zeit unklar war, hoffen wir, dass durch die Einhaltung der ICN-Regeln (N. Turland et al., 2018) und die umfassende morphologische und genetische Untersuchung das Taxon *P. pervia* wieder in den wissenschaftlichen Gebrauch zurückkehren wird. Dies zeigt, wie wichtig eine klare und methodisch abgesicherte Taxonomie ist, um Verwechslungen zu vermeiden und eine genaue Erfassung der Biodiversität zu gewährleisten.

Die Einschätzung von Müller (1868), dass es sich bei der mitteleuropäischen *Platanthera*-Flora um einen Formenkreis handelt, in dem alle Zwischenformen existieren, ist zwar nachvollziehbar, wird aber durch die genetischen Untersuchungen widerlegt. Zwar gibt es tatsächlich intermediäre Formen zwischen den drei Taxa, doch zeigt die genetische Struktur, dass sich vermutlich drei stabile Gruppen bilden lassen, die als eigenständige Taxa zu betrachten sind. Diese Erkenntnis ist auch für den Artenschutz von Bedeutung, da der Schutz einzelner Arten und ihrer Entwicklungslinien nur auf der Grundlage einer soliden taxonomischen Abgrenzung erfolgen kann.

Bedeutung der kryptischen Pseudo-Chlorantha-Gruppe

Die Ergebnisse dieser Studie zeigen, dass neben *P. pervia* eine kryptische Pseudo-Chlorantha-Gruppe nachgewiesen werden konnte, was ggf. die erste Entdeckung einer kryptischen Art innerhalb der europäischen *Platanthera* darstellt. Der Nachweis des gleichen genetischen und morphologischen Musters dieser Pseudo-Chlorantha-Gruppe über mehrere Regionen hinweg deutet darauf hin, dass es sich wahrscheinlich um eine stabile taxonomische Einheit handelt, was eine Beschreibung als eigenständiges Taxon rechtfertigen könnte. Dies erfordert jedoch eine weitere Revision zur Festlegung eines gültigen taxonomischen Namens und zur weiterführenden geographischen Unterscheidung.

Die vorliegende Studie zeigt, dass die Gattung *Platanthera* in Mitteleuropa eine größere Diversität aufweist als bisher angenommen und konnte zeigen das *P. pervia* eine eigene evolutionäre Linie bildet. Gleichzeitig zeigt die genetische Differenzierung der Pseudo-Chlorantha-Gruppe, dass es innerhalb von *P. chlorantha* unerkannte, aber biologisch relevante Unterschiede gibt. Dies wirft neue Fragen zur Evolution der Gattung auf, insbesondere im Hinblick auf geographische und reproduktive Isolation. Die Daten deuten darauf hin, dass zwischen Pseudo-Chlorantha und *P. chlorantha* eine Isolation besteht, die sogar eine Abtrennung auf Artniveau rechtfertigen könnte. Dies hat nicht nur taxonomische Konsequenzen, sondern ist auch für den Schutz dieser Gruppen von Bedeutung. Die Studie zeigt auch, dass eine exakte taxonomische Klassifikation, die sich an den ICN-Regeln orientiert (N. Turland et al., 2018) und auf genetischen und morphologischen Untersuchungen basiert, wichtig ist, um gültige Namen zu etablieren und die Diversität der Gattung korrekt zu erfassen. Diese Ergebnisse tragen wesentlich zum Verständnis der Diver-

sität der *Platanthera* in Europa bei und unterstreichen die Notwendigkeit weiterer Untersuchungen zur genetischen Struktur, ökologischen Anpassung und Bestäuberabhängigkeit dieser Orchideen.

Bestäuberanpassung und Evolutionäre Prozesse

Die evolutionären Prozesse innerhalb des *P. bifolia/chlorantha*-Komplexes zeigen, dass Unterschiede in der Blütenmorphologie und Pollinienstruktur nicht nur taxonomisch relevant sind, sondern möglicherweise an spezifische Bestäuber angepasst wurden. Dieser Befund steht im Einklang mit früheren Untersuchungen aus Skandinavien, die gezeigt haben, dass die Blütenmorphologie durch Bestäuberwechsel beeinflusst wird (Boberg et al., 2014; Esposito et al., 2017; Maad, 2002). In meiner Studie deuten die Unterschiede in den Blütenmerkmalen, insbesondere in der Position der Antherenfächer und der Struktur des Sporneingangs, auch auf einen starken Selektionsdruck auf diese Merkmale hin. Dies bestätigt die Hypothese, dass Bestäuber ein entscheidender Faktor in der Evolution von *Platanthera*-Arten sind, wie dies bereits von Darwin (1862) für den Komplex postuliert wurde. Gleichzeitig gibt es jedoch keine direkten Hinweise darauf, dass Hybridisierungen wesentlich zur Artbildung innerhalb dieses Komplexes beigetragen haben. Stattdessen könnten geographische Isolation und eiszeitliche Refugien eine wichtigere Rolle gespielt haben. Eine mögliche Erklärung wäre, dass *P. bifolia* aus Asien eingewandert ist und sich die heutigen Taxa während der Eiszeiten in getrennten Refugien differenziert haben. Dies könnte erklären, warum die genetischen Unterschiede zwischen den drei Taxa stabil geblieben sind, obwohl Hybridisierungen und Introgressionen mit hoher Wahrscheinlichkeit nachgewiesen wurden.

Die geringe geographische Verbreitung der kryptischen Pseudo-Chlorantha-Gruppe hat vermutlich nur geringe Implikationen für bestehende Bestäubungsstudien. Da viele Studien zur Bestäubungsbiologie von *P. bifolia* und *P. chlorantha* in Nordeuropa durchgeführt wurden (Boberg et al., 2014; Esposito et al., 2017), ist es wahrscheinlich, dass diese Studien nicht von einer übersehenen Vermischung mit der Pseudo-Chlorantha betroffen sind. Dennoch scheint es, dass frühere Arbeiten zur Analyse von Bestäubungssyndromen oder Fortpflanzungsstrategien möglicherweise übersehen haben, dass Populationen von *P. pervia* eine Rolle spielen könnten. Dies betrifft auch Untersuchungen zum Bateman-Prinzip aus England (Bateman et al., 2012), sollte sich das Verbreitungsgebiet der *P. pervia* bis dort erstrecken. Da meine Untersuchungen zeigen, dass *P. pervia* ein größeres Verbreitungsgebiet aufweist als bisher angenommen, sollten zukünftige Studien - welche sich mit dem *P. bifolia/chlorantha*-Komplex beschäftigen - dieses Taxon einbeziehen, um Diversität des Komplexes möglichst vollständig einzubeziehen. Gleichzeitig bleibt *Platanthera* ein gutes Modell für die Untersuchung evolutionärer Prozesse, da morphologische Unterschiede in der Blütenstruktur eine entscheidende Rolle bei der Artabgrenzung spielen.

Die Akzeptanz *P. chlorantha* auf Artniveau von der *P. bifolia* abzuspalten, basiert historisch auf der Annahme Darwins (1862), dass Unterschiede in der Blütenmorphologie direkt mit Fortpflanzungsbarrieren und Bestäuberanpassungen zusammenhängen. Diese Argumentation ist auch auf *P. pervia* übertragbar, da sie sich durch deutliche blütenmorphologische Merkmale von den beiden anderen Taxa unterscheidet. Die Einstufung auf Artniveau ist daher nicht nur genetisch gerechtfertigt, auch wenn die tatsächlichen Bestäubungsinteraktionen bisher nicht untersucht wurden. Dennoch bleibt eine gewisse Unsicherheit, da nur eine umfassende phylogenetische Analyse die Verwandtschaftsverhältnisse und das Alter der drei Taxa endgültig klären könnte.

Ein weiterer wichtiger Aspekt ist, dass die niedrige Fortpflanzungsbarriere zwischen den drei Taxa, die sich wahrscheinlich in Introgressionen und Rückkreuzung manifestieren, zwar eine gewisse genetische Vermischung zulässt, die Artgrenzen jedoch erhalten bleiben. Dies deutet darauf hin, dass es neben morphologischen Merkmalen noch andere Isolationsmechanismen geben kann. Insbesondere die Abgrenzung der kryptischen Pseudo-Chlorantha von *P. chlorantha* zeigt, dass es weitere, bisher nicht untersuchte Fortpflanzungsbarrieren geben könnte, die eine genetische Vermischung verhindern. Diese könnten entweder durch spezifische Bestäuberinteraktionen oder durch ökologische Faktoren bedingt sein.

Die Frage, ob es innerhalb des *P. bifolia/chlorantha*-Komplexes zu assoziativer Paarung kommt, konnte in dieser Studie nicht geklärt werden. Dies könnte ggf. weitreichende evolutionäre Konsequenzen haben, da bestimmte Taxa bevorzugt miteinander hybridisieren könnten, während andere stärker isoliert bleiben. Dies unterstreicht die Notwendigkeit weiterer Untersuchungen, um die genauen Mechanismen der Artaufspaltung innerhalb der *Platanthera* in Mitteleuropa zu verstehen.

Gefährdung, Schutzmaßnahmen und Managementstrategien

Die Ergebnisse meiner Untersuchung zeigen, dass die drei Taxa *P. bifolia*, *P. pervia* und *P. chlorantha* sowie die kryptische Pseudo-Chlorantha-Gruppe durch verschiedene Faktoren gefährdet sein könnten. Insbesondere *P. pervia* weist eine deutlich lokalere Verbreitung als die beiden anerkannten Taxa auf, was auf eine potenziell stärkere Gefährdung und die Notwendigkeit spezifischer Schutzmaßnahmen hindeutet. Insbesondere die Pseudo-Chlorantha-Gruppe, die nur in den deutschen Mittelgebirgen nachgewiesen wurde, bedarf aufgrund ihrer geringen bekannten Verbreitung eines besonderen Schutzes. Diese neuen Erkenntnisse legen nahe, Schutzstrategien nicht nur auf *P. bifolia* und *P. chlorantha* auszurichten, sondern auch *P. pervia* und die Pseudo-Chlorantha in Naturschutzprogramme zu integrieren.

Die Gefährdung von *Platanthera bifolia* und *Platanthera chlorantha* wird in Deutschland auf Habitatverlust, intensive Landwirtschaft, Aufforstung und Landnutzungsänderungen zurückgeführt (Bergfeld et al., 2019). Eine europaweite Untersuchung der Roten Listen ergab, dass Orchideenarten in Mittel- und Westeuropa vor allem aufgrund von Lebensraumfragmentierung und Siedlungsdruck stärker gefährdet sind als in anderen Teilen Europas (Kull et al., 2016). Dies zeigt, dass die bereits dokumentierten Gefährdungsfaktoren auch für *P. pervia* und die Pseudo-Chlorantha eine Rolle spielen könnten. Zudem sind nach Kull et al. (2016) Orchideen aus Feuchtgebieten tendenziell stärker gefährdet als Orchideen aus anderen Lebensräumen. Da *P. pervia* bevorzugt in Feuchtgebieten gefunden und beschrieben wurde, ist es denkbar, dass diese Art einen besonderen Schutzbedarf hat. Vermutlich sogar über den bereits etablierten Schutz von *P. bifolia* und *P. chlorantha* hinaus. Eine Langzeitstudie von Wieland et al. (2023) zeigt zudem, dass *P. bifolia* im Landkreis Schwäbisch-Hall bereits massive Rückgänge verzeichnet. Dies unterstreicht die Notwendigkeit, auch für *P. pervia* und die Pseudo-Chlorantha detaillierte Populationsuntersuchungen durchzuführen, um deren Gefährdungssituation lokal genau zu erfassen.

Swainbank & Swainbank (2019) konnten bereits zeigen, dass *P. bifolia* und *P. chlorantha* in England unterschiedliche Pflege- und Habitatbedingungen benötigen. Die Ergebnisse meiner Untersuchung zeigen daher, dass zukünftige Schutzstrategien die vier unterscheidbaren Gruppen getrennt betrachten sollten, um sie langfristig zu erhalten. Eine vorrangige Maßnahme wäre die getrennte Erfassung der drei Taxa in den Roten Listen, da sie unterschiedliche Verbreitungsmuster und vermutlich auch unterschiedliche ökologische Ansprüche haben. So konnte *P. pervia* (als *P. muelleri*) in Bayern bereits nachgewiesen werden, was darauf hindeutet, dass ihr tatsächliches Verbreitungsgebiet noch nicht vollständig bekannt ist und dringend weiterer Aufklärung bedarf (Tenschert, 2019). Ähnliches gilt für die Pseudo-Chlorantha-Gruppe, die nur aus dem Schwarzwald, dem Hochtaunus und der Nordeifel bekannt ist und nicht in allen untersuchten Mittelgebirgen (bsp. Schwäbische-Alb) vorkommt. Schutzprogramme sollten daher versuchen, nicht nur die Bestände dieser Gruppen zu dokumentieren, sondern auch Maßnahmen zur Erhaltung ihrer spezifischen Lebensräume zu entwickeln.

Der Schutz einzelner Populationen sollte ebenfalls aufgrund genetischer Aspekte in die jeweiligen lokalen Schutzstrategien integriert werden. Hybridisierungsprozesse, insbesondere zwischen *P. bifolia* und *P. pervia* im Oberrheingraben, stellen eine komplexe Herausforderung für die Erhaltung der genetischen Vielfalt dar. Während genetische Reinheit- wie in diesem Fall - nicht immer ein vorrangiges Ziel sein sollte, kann es für den Artenschutz bestimmter Arten von entscheidender Bedeutung sein, natürliche Hybridisierungsprozesse zu verstehen und zu überwachen, um die genetische Integrität der Taxa langfristig zu erhalten.

Ein praktisches Problem beim Schutz von der Pseudo-Chlorantha-Gruppe ist, dass sie morphologisch nicht von *P. chlorantha* unterschieden werden kann. Für die Entwicklung wirksamer Schutzmaßnahmen ist es daher von entscheidender Bedeutung, eine praktische Methode zur sicheren Identifizierung dieser Gruppe in der Feldarbeit zu etablieren. Ohne eine einfache Unterscheidung bleibt es schwierig, gezielte Maßnahmen für diese kryptische Art zu entwickeln und ihre geographische Verbreitung sowie Änderungen in dieser zu erfassen.

Schließlich zeigt sich, dass vor der Umsetzung konkreter Schutzmaßnahmen die wissenschaftliche Anerkennung von *P. pervia* und der Pseudo-Chlorantha-Gruppe als eigenständige Taxa notwendig ist. Erst wenn diese Gruppen von der Fachwelt als eigenständige Einheiten anerkannt sind, können sie auch in offizielle Schutzprogramme und Rote Listen aufgenommen werden. Dies zeigt, dass taxonomische und populationsgenetische Forschung eine wesentliche Grundlage für den praktischen Naturschutz darstellt. In diesem Zusammenhang ist es von entscheidender Bedeutung, dass zukünftige Naturschutzstrategien nicht nur auf morphologischen Klassifizierungen basieren, sondern auch genetische und ökologische Erkenntnisse einbeziehen, um die Biodiversität nachhaltig zu schützen.

Allgemeine Bedeutung für die Orchideenforschung

Die vorliegende Studie ergibt neue Erkenntnisse hinsichtlich der Taxonomie im *P. bifolia/chlorantha*-Komplex, wobei Erkenntnis wie das vermutete erkennen eines kryptischen Taxons und die damit einhergehende gesteigerte Diversität, sich nicht auf die gesamte Orchideenfamilie übertragen lässt. Das Blütenmerkmale für die Artabgrenzung - vermutlich aufgrund von Bestäuberspezialisierungen - von zentraler Bedeutung sind (Ackerman et al., 2023; Boberg et al., 2014), konnte durch das Erkennen der *P. pervia* bestätigt werden. Ebenfalls konnte gezeigt werden das die Taxonomie der *Platanthera* nicht abgeschlossen ist, sondern weiter offenen Fragen bleiben und das ungeklärte evolutionäre Mechanismen wie Hybridisierung oder geografische Isolation weiterhin Forschungsbedarf aufzeigen.

3.2.4 Diskussion der Limitierungen

Neben den spezifischen Einschränkungen der genetischen und morphologischen Analysen existieren auch einige allgemeine Limitierungen, die sich über beide Untersuchungsbereiche hinweg erstrecken und die Interpretation der Ergebnisse beeinflussen. Die regionale Ungleichverteilung der Daten – mit Schwerpunkt auf dem Westen Mitteleuropas – schränkt die Aussagekraft zur Verbreitung der Taxa in ganz Mitteleuropa ein. Wie die Studie zum Modelorganismus *Arabidopsis thaliana* zeigt, können genetisch einzigartige Linien in bislang unterrepräsentierten Regionen übersehen werden, was zu einer verzerrten Einschätzung der Diversität führt (Tyagi et al., 2016).

Janes et al. (2017) zeigten zudem, dass auch geographisch eingeschränkte Stichproben häufig nur eine reduzierte genetische Struktur aufdecken. Daher kann nicht ausgeschlossen werden, dass weitere Gruppen in Mitteleuropa existieren und übersehen wurden. Um dies möglichst zu vermeiden, wurden möglichst viele Fundorte und Regionen berücksichtigt.

Eine weitere methodische Unsicherheit besteht in der Abgrenzung von Populationen, da in Mitteleuropa große Übereinstimmungen der Verbreitungsgebiete der Taxa existieren und die Einteilung nach Fundorten lediglich eine Annäherung an Populationen darstellt. Eine Unterteilung zu Populationen erfordert detaillierte Analysen von Fortpflanzungsbarrieren und genetischem Austausch zwischen Fundorten, welche für *Platanthera* in West-Mitteleuropa nicht nachvollzogen werden können. In der Studie von Brzosko et al. (2009) wurde gezeigt, dass die genetische Diversität und Differenzierung ein homogenes Bild der *P. bifolia* in Nordostpolen wiedergibt. Das ist ein Hinweis darauf, dass erheblicher Genfluss zwischen den Subpopulationen stattfindet und diese ein kontinuierliches Netzwerk bilden. Dies erschwert eine nachvollziehbare und schlüssige geographische Unterteilung der Fundorte in abgrenzbare Populationen. Auch Abgrenzungen zwischen den Taxa, wie sie in Bateman et al. (2023) angenommen mit 25 km Abstand zwischen den Taxa angenommen werden können. Aufgrund der weiten Verbreitung der etablierten *Platanthera*-Arten (Bergfeld et al., 2019) in Mitteleuropa nicht nachvollzogen werden. Daher wurde keine weitere Aufteilung der Fundorte – abgesehen von denen der Pseudo-Chlorantha – durchgeführt, sondern die Fundorte als solche betrachtet.

Einschränkungen der genetischen Studie

Die Studie nutzte ddRAD-Sequenzierung und Admixture-Analyse an 836 Individuen der Taxa *P. bifolia*, *P. chlorantha*, *P. pervia* und deren morphologischen Hybriden, um genetische Gruppen zu identifizieren. Die optimale Clusteranzahl ($K=3$) wurde durch CV-Fehlerraten, biologische Plausibilität, Vergleich mit früheren Studien und Kontrollanalysen bestimmt. Trotz dieser Einblicke könnten ddRAD-Daten aufgrund repetitiver Sequenzen und genetischer Artefakte für die Analyse eng verwandter Orchideenarten Einschränkungen aufweisen. Alexander et al. (2009) warnen, dass der CV-Fehler bei geringer genetischer Divergenz sehr flach verlaufen kann und mehrere K -Werte nahezu gleich gut passen, wie es in unserer Admixture-Analyse der Fall war. In diesen Fällen sollen weitere alternative Evidenzen berücksichtigt werden, um den CV-Fehler nicht überzubewerten. Dies ist in dieser Studie durch die morphologische Analyse sowie durch den direkten Vergleich mit der Structure Analyse von Durka et al. (2017) (unter Einbeziehung gleicher Individuen) geschehen. Daher kann der Annahme, dass es mindestens drei genetische Gruppen in den Daten gibt, vertraut werden.

Die Analyse von *Platanthera zijinensis* zeigt, dass etwa 77 % des Genoms aus repetitiven Sequenzen bestehen – ein Wert, der vermutlich auch auf die untersuchten Taxa des *P. bifolia/chlorantha*-Komplex zutrifft. Die Admixture-Analyse könnte durch die zufällige Verteilung der ddRAD-Daten beeinträchtigt sein, da repetitive Abschnitte die Stacks verfälschen und Mutationen in diesen Bereichen nicht zuverlässig von Sequenzierfehlern zu unterscheiden sind. Ähnliche Muster wurden von Clugston et al. (2019) und Gargiulo et al. (2021) in ihrer Forschung festgestellt, da große und repetitive Pflanzengenome – wie sie bei zahlreichen Orchideen zu finden sind – eine signifikante Herausforderung für ddRAD-Daten darstellen. Clugston et al. (2019) untersuchte eine Pflanzengruppe mit großen Genomgrößen (bis ~60 Gbp) und verwendete RAD-Sequenzen. Es wurde gezeigt, dass die Daten auswertbar sind, aber deutlich weniger verlässliche Informationen liefern als erwartet. Gargiulo et al. (2021) untersuchte mit ddRAD-Daten *Cypripedium calceolus* und konnte zeigen, dass diese Daten zwar herausfordernd waren, aber robuste Differenzierungsergebnisse lieferten. Diese Studien zeigten, dass ohne eine speziell angepasste Bioinformatik das Risiko von Datenverlusten oder Fehleinschätzungen besteht, wodurch sich echte Hybridisierungen und genetische Artefakte kaum auseinanderhalten lassen. Dass dem Ergebnis aus der Analyse der ddRAD-Daten zumindest insgesamt vertraut werden kann, legen biologische Grundannahmen nahe (s.o.). Zusätzlich können die Einzelhybriden – *P. bifolia* × *P. chlorantha* – welche ein theoretisches F1-Muster zeigen, als Bestätigung der Zuverlässigkeit der Analyse aufgeführt werden. Ob es aber zu Introgressionen kommt und welche Evolutionsgeschichte hinter der Vielfalt im *P. bifolia/chlorantha*-Komplex liegt, kann nicht abschließend geklärt werden.

Obwohl *P. pervia* vermutlich, wie *P. bifolia* und *P. chlorantha* diploid ist ($2n=42$), bleibt die Ploidie ungeklärt. Dass die asiatische *P. zijinensis* ebenfalls diploid mit der gleichen Chromosomenzahl ist ($2n=42$), deutet auf eine geringe Polyploidisierungsrate hin und kann als ein Indiz für die Seltenheit dieses Prozesses bei *Platanthera* aufgeführt werden (M. H. Li et al., 2022).

Ein methodisches Problem entsteht durch die ungleiche Verteilung der Individuenzahlen pro Taxon, aufgrund der Berücksichtigung möglichst vieler Fundorte. Diese ungleichmäßige Gewichtung könnte insbesondere in der genetischen Analyse mit ddRAD-Daten zu Verzerrungen führen, da unterschiedliche Stichprobengrößen die Admixture-Ergebnisse beeinflussen. Meirmans (2018) zeigte in der genetischen Untersuchung mit dem Programm "Structure", dass die unterschiedlichen Stichprobengrößen bei alpinen Pflanzen häufig dazu führen, dass unterrepräsentierte Populationen fälschlicherweise mit anderen zusammengelegt werden und überrepräsentierte künstlich aufgespalten werden. Es besteht die Möglichkeit, diesen Effekt auf die vorliegende Admixture-Analyse zu übertragen. Um den Effekt zu minimieren, wurde versucht, eine möglichst große Anzahl von Individuen einzubeziehen und die Stichprobengrößen bei Taxa mit

weniger Fundorten zu erhöhen. Aufgrund der Tatsache, dass die Anzahl der bestehenden Gruppen vor der Analyse unbekannt war, war es nicht möglich, sämtliche Gruppen – insbesondere die Pseudo-Chlorantha – gleichermaßen zu berücksichtigen. Aufgrund der Tatsache, dass die Pseudo-Chlorantha nicht mit der *P. chlorantha* gruppiert wird, kann weiterhin von einer genetischen Unterteilung ausgegangen werden. Es kann nicht mit Sicherheit bestimmt werden, ob die Pseudo-Chlorantha der *P. pervia* nähersteht als den anderen Taxa. Die Existenz zusätzlicher Untergruppen, die mit einer geringen Anzahl an Fundorten und Individuen in der Analyse berücksichtigt werden und daher nicht identifiziert werden können, bleibt ungeklärt.

Einschränkungen der morphologischen Analysen

Die Studie nutzte ddRAD-Sequenzierung und Admixture-Analyse an 836 Individuen der Taxa *P. bifolia*, *P. chlorantha*, *P. pervia* und deren morphologischen Hybriden, um genetische Gruppen zu identifizieren. Die optimale Clusteranzahl ($K=3$) wurde durch CV-Fehlerraten, biologische Plausibilität, Vergleich mit früheren Studien und Kontrollanalysen bestimmt. Trotz dieser Einblicke könnten ddRAD-Daten aufgrund repetitiver Sequenzen und genetischer Artefakte für die Analyse eng verwandter Orchideenarten Einschränkungen aufweisen. Alexander et al. (2009) warnen, dass der CV-Fehler bei geringer genetischer Divergenz sehr flach verlaufen kann und mehrere K -Werte nahezu gleich gut passen, wie es in unserer Admixture-Analyse der Fall war. In diesen Fällen sollen weitere alternative Evidenzen berücksichtigt werden, um den CV-Fehler nicht überzubewerten. Dies ist in dieser Studie durch die morphologische Analyse sowie durch den direkten Vergleich mit der Structure Analyse von Durka et al. (2017) - unter Einbeziehung gleicher Individuen - geschehen. Daher kann die Annahme, dass es mindestens drei genetische Gruppen in den Daten gibt, vertraut werden.

Die Analyse von *Platanthera zijinensis* zeigt, dass etwa 77 % des Genoms aus repetitiven Sequenzen bestehen – eine Größenordnung, welche vermutlich auch im untersuchten *P. bifolia/chlorantha*-Komplex zutrifft. Die Admixture-Analyse könnte durch die zufällige Verteilung der ddRAD-Daten beeinträchtigt sein, da repetitive Abschnitte die Stacks verfälschen und Mutationen in diesen Bereichen nicht zuverlässig von Sequenzierfehlern zu unterscheiden sind. Ähnliche Muster wurden von Clugston et al. (2019) und Gargiulo et al. (2021) in ihrer Forschung festgestellt, da große und repetitive Pflanzengenome – wie sie bei zahlreichen Orchideen zu finden sind – eine signifikante Herausforderung für ddRAD-Daten darstellen. Clugston et al. (2019) untersuchte eine Pflanzengruppe mit großen Genomgrößen (bis ~60 Gbp) und verwendete RAD-Sequenzen. Es wurde gezeigt, dass die Daten auswertbar sind, aber deutlich weniger verlässliche Informationen liefern als erwartet. Gargiulo et al. (2021) untersuchte mit ddRAD-Daten *Cypripedium calceolus* und konnten zeigen, dass diese Daten zwar herausfordernd waren, aber ro-

buste Differenzierungsergebnisse lieferten. Diese Studien zeigten das ohne eine speziell angepasste Bioinformatik das Risiko von Datenverlusten oder Fehleinschätzungen besteht, wodurch sich echte Hybridisierungen und genetische Artefakte kaum auseinanderhalten lassen. Dass dem Ergebnis, aus der Analyse der ddRAD-Daten zumindest insgesamt vertraut werden kann legen biologische Grundannahmen nahe (s.o.). Zusätzlich können die Einzelhybriden - *Platanthera bifolia* × *P. chlorantha* - welche ein theoretisches F1-Muster zeigen als Bestätigung der Zuverlässigkeit der Analyse aufgeführt werden. Ob es aber zu Introgressionen kommt und welche Evolutionsgeschichte hinter der Vielfalt im *P. bifolia/chlorantha*-Komplex liegt, kann nicht abschließend geklärt werden.

Obwohl *P. pervia* vermutlich wie *P. bifolia* und *P. chlorantha* diploid ist ($2n=42$), bleibt die Ploidie ungeklärt. Dass die asiatische *P. zijinensis* ebenfalls diploid mit der gleichen Chromosomenzahl ist ($2n=42$), deutet auf eine geringe Polyploidisierungsrate hin und kann als ein Indiz für die Seltenheit dieses Prozesses bei *Platanthera* aufgeführt werden (M. H. Li et al., 2022).

Ein methodisches Problem entsteht durch die ungleiche Verteilung der Individuenzahlen pro Taxon, aufgrund der Berücksichtigung möglichst vieler Fundorte. Diese ungleichmäßige Gewichtung könnte insbesondere in der genetischen Analyse mit ddRAD-Daten zu Verzerrungen führen, da unterschiedliche Stichprobengrößen die Admixture-Ergebnisse beeinflussen. Meirmans (2018) zeigte in der genetischen Untersuchung mit dem Programm "Structure", dass die unterschiedlichen Stichprobengrößen bei alpinen Pflanzen häufig dazu führen, dass unterrepräsentierte Populationen fälschlicherweise mit anderen zusammengelegt werden und überrepräsentierte künstlich aufgespalten werden. Es besteht die Möglichkeit, diesen Effekt auf die vorliegende Admixture-Analyse zu übertragen. Es wurde der Versuch unternommen, den Effekt durch das Einbeziehen einer möglichst großen Anzahl von Individuen und durch größere Stichprobengrößen - der Taxa mit weniger Fundorten an diesen - zu minimieren. Aufgrund der Tatsache, dass die Anzahl der bestehenden Gruppen vor der Analyse unbekannt war, war es nicht möglich, sämtliche Gruppen – insbesondere die Pseudo-Chlorantha – gleichermaßen zu berücksichtigen. Aufgrund der Tatsache, dass die Pseudo-Chlorantha nicht mit der *P. chlorantha* gruppiert wird, kann weiterhin von einer genetischen Unterteilung ausgegangen werden. Es kann jedoch nicht mit Sicherheit bestimmt werden, ob die Pseudo-Chlorantha der *P. pervia* nähersteht als den anderen Taxa. Die Existenz zusätzlicher Untergruppen, die mit einer geringen Anzahl an Fundorten und Individuen in der Analyse berücksichtigt werden und daher nicht identifiziert werden können, bleibt ungeklärt.

Einschränkungen der morphologischen Analysen

Für die morphologische Analyse wurden Spectral-Clustering zur Gruppierung und Random-Forest zur Identifikation taxonomisch relevanter Merkmale eingesetzt. Dabei wurden die Antherenabstände durch redundante Messungen (F18-F20) überbewertet, was im Spectral-Clustering zu einer Überinterpretation führte. Zwar wurde versucht, lineare abhängige Merkmale auszuschließen, jedoch nicht mit großer Stringenz ($|r| < 0.8$), um keine wichtigen Unterscheidungsmerkmale zu verlieren. Ein ähnliches Problem der Überbewertung redundanter morphologischer Merkmale wird auch in der Studie von Saryan et al. (2020) beschrieben, in welcher stark korrelierte Längen- und Größenmaße floraler Strukturen die Gruppierungsergebnisse im Spectral-Clustering beeinflussten. Daher war es notwendig, hoch korrelierte Merkmale a priori auszuschließen, um eine Verzerrung der Clusterbildung zu vermeiden. Durch diese Überbewertung kann die Spectral-Clustering Analyse weitere Gruppen übersehen haben. Dies wurde dadurch verhindert, dass die wichtigen Merkmale, welche laut Literatur für die Artabgrenzung von Bedeutung sein könnten, separat betrachtet wurden. In der Random-Forest-Analyse zeigten alle drei Antherenabstände hohe MDA-Werte, was ihre entscheidende Rolle für die taxonomische Einordnung unterstreicht, obwohl ihre Redundanz die Bewertung verzerrte, da lineare Messwerte in Random-Forest-Modellen eher unterrepräsentiert werden (Strobl et al., 2007). Obwohl in der vorliegenden Arbeit bewusst auf einen vollständigen Ausschluss kollinearmer Merkmale verzichtet wurde, um potenziell entscheidende morphologische Signale zu erhalten, zeigt sich retrospektiv, dass eine gezieltere Reduktion – wie von Szűgyi-Reiczigel et al. (2022) vorgeschlagen – die Interpretierbarkeit der Random-Forest-Ergebnisse verbessern könnte. Dafür wäre die Anwendung eines Algorithmus wie eine Hauptkomponentenanalyse nötig gewesen, worauf verzichtet wurde, um die Messlängen einzeln analysieren und bewerten zu können, anstatt generelle Aussagen über die Hauptkomponenten treffen zu müssen. Damit bleibt auch in der morphologischen Untersuchung unsicher, ob es weitere Gruppen in den Daten gibt. Die Annahme, dass es drei Gruppen gibt, kann weiterhin durch die biologischen Evidenzen sowie die genetische und morphologische Analyse als wahrscheinlich betrachtet werden.

Des Weiteren impliziert der Ausschluss von Individuen mit unvollständigen Datensätzen eine gewisse Einschränkung (Nakagawa & Freckleton, 2008). Da nur vollständig vermessene Individuen in die Analyse einfließen, könnten bestimmte Gruppen systematisch unterrepräsentiert sein. So könnte ein systematisches Fehlen von Individuen auftreten, wenn beispielsweise Pflanzen mit bestimmten Merkmalen – wie mit besonders kleinen Blüten - bei der Präparation häufiger beschädigt wurden, wodurch die Messwerte häufiger verloren gehen. Dies könnte zu einer Verzerrung der tatsächlichen Aussagekraft einzelner Merkmale zur Bestimmung der Taxa geführt haben. Dadurch kann die genaue Aussagekraft der Merkmale zur Differenzierung der Taxa abweichen. Da eine Imputation aber ebenfalls zu einer Verschiebung der Datensatz geführt hätte, ein

großer Datensatz erhoben wurde, welcher sich trotz Ausschluss von fehlenden Data analysieren ließ und die Analysen lediglich verwendet wurden, um biologische Evidenzen aus dem Bestimmungsschlüssel zu verifizieren, kann die Analyse als zielführend betrachtet werden.

3.2.5 Ausblick und weiterer Forschungsmöglichkeiten

Die vorliegende Studie liefert wesentliche Erkenntnisse hinsichtlich der genetischen und morphologischen Differenzierung innerhalb des *P. bifolia/chlorantha*-Komplexes in Mitteleuropa und bestätigt die Eigenständigkeit von *P. pervia* als dritte evolutionäre Linie. Darüber hinaus konnte die taxonomische Unterscheidung aller drei Taxa erfolgreich ausgearbeitet werden. Die neu entdeckte Pseudo-Chlorantha-Gruppe aus den deutschen Mittelgebirgen kann jedoch weder genetisch noch taxonomisch klar beschrieben werden. Daher sollen weiterführende Studien sich mit der Phylogenie des Komplexes und der Evolutionsgeschichte, sowie mit ökologischen Unterschieden der Taxa beschäftigen, inklusive der Bestäuber, Mykorrhiza, den Habitatansprüchen und der ökologischen Nische der Taxa. Ein weiterer wichtiger Faktor, welcher bei vielen Orchideenarten von hohem Interesse ist, sind die artenschutz- und naturschutzfachlichen Aspekte sowie ihr Nutzen für den Naturschutz als Flagship-Arten, welche ebenfalls weitere wichtige Forschungsmöglichkeiten bieten.

Phylogenie und Evolution

Eine weiterführende Verifizierung der vorliegenden Studie sowie der neuen Erkenntnisse in der Gattung *Platanthera* in Mitteleuropa erfordert weitere genetische Untersuchungen, um die Phylogenie und Evolutionsgeschichte der Arten zu klären. Um einschätzen zu können, welche Methoden dazu geeignet sind, ist es von entscheidender Bedeutung, den genauen Genomaufbau der Arten des Komplexes zu verstehen und einen Überblick darüber zu bekommen, wie ähnlich die Arten genetisch tatsächlich sind. Die anschließenden phylogenetischen Studien sollen dabei nach Möglichkeit auch Aussagen zur zeitlichen Abspaltung der Arten berücksichtigen, damit diese gegebenenfalls nicht nur die drei postulierten Evolutionslinien bestätigen, sondern auch Rückschlüsse auf glaziale Prozesse oder die Migration der Arten zulassen. Die Frage, ob eine explizite Migrationsforschung der zeitlichen Ausbreitungsdynamiken angebracht ist, könnte mithilfe dieser Studien beantwortet werden. Darüber hinaus ist das Aufklären weiterer evolutionärer Prozesse von wissenschaftlicher Relevanz, um Rückschlüsse zur Entstehung der Diversität zu erhalten. Die Verwendung der Gattung in Europa für evolutionäre Fragestellungen, wie dem Bateman-Prinzip, hat gezeigt, dass weitere ökologische Untersuchungen notwendig sind, um die neue erkannte Diversität zu verstehen.

Ökologische Untersuchungen

Aufgrund der limitierten Anzahl an Untersuchungen zu den Bestäubern der *Platanthera*-Arten in Europa, in Verbindung mit der seit Darwin (1862) bestehenden Annahme, dass Unterschiede in den Bestäubern signifikante evolutionäre Auswirkungen auf die Entstehung der Arten haben, sind Untersuchungen zur Bestäuber-Fauna der Gattung von signifikantem Interesse. Von besonderem Interesse sind in diesem Zusammenhang die Mechanismen, welche zur Entstehung unterschiedlicher Bestäuber-Syndrome beitragen. So lässt sich untersuchen, ob die Blütenmorphologie als alleiniger Faktor betrachtet werden kann. Darüber hinaus könnten Anpassungen der Duftstoffe sowie ihrer Zusammensetzung, des Blühzeitpunktes über das Jahr und der Geruchsentwicklung über den Tag untersucht werden, um Hinweise auf Anpassungen an Bestäuber zu erhalten. Darüber hinaus ist die Untersuchung der symbiotischen Mykorrhiza-Pilze zu den drei Arten von wissenschaftlichem Interesse, um die Spezifität dieser Interaktionen zu verstehen. In der Gattung *Platanthera* sind diese ökologischen Interaktionen in Europa bisher wenig erforscht, obwohl sie eine wichtige Rolle für die Habitatansprüche von Orchideen spielen.

Des Weiteren ist es von hoher Relevanz, das Verbreitungsgebiet der *P. pervia* zu bestimmen, um umfassende ökologische Untersuchungen zu ermöglichen, insbesondere hinsichtlich ihrer ökologischen Nische und der Unterschiede zwischen den Taxa. Die gute Unterscheidbarkeit der Arten anhand ihrer Blütenmorphologie lässt die Anwendung einer KI-gestützten Analyse mit modernen neuronalen Netzwerken zu. Als Vorbild könnte hierbei Flora Incognita (Mäder et al., 2021) dienen. Dies würde auch bereits existierende georeferenzierte Bildaufnahmen der *P. bifolia* und *P. chlorantha* nachträglich untersuchen lassen, auch wenn durch die morphologische Übereinstimmung der *P. pervia* zur *P. ×hybrida* einige Einschränkungen zu beachten wären. Ob sich dadurch das Verbreitungsgebiet der *P. pervia* einschätzen lässt, bleibt zunächst offen. Ungeachtet dessen müssen Fundpunkte der *P. pervia* erkannt und beschrieben werden, um ihr Verbreitungsgebiet sicher wiedergeben zu können. Zudem könnten Untersuchungen zu den Habitaten, in welchen die drei Arten zu finden sind, aufschlussreiche Erkenntnisse über die Unterschiede zwischen ihnen liefern.

Schutz und Naturschutzfachlicher Nutzen

Aus den Habitatansprüchen der Arten, insbesondere der *P. pervia*, lässt sich eine gewisse weiterreichende Schutzbedürftigkeit ableiten. Es besteht die Hypothese, dass *P. pervia* besondere Schutzbedürfnisse aufweist, da sie: in der Untersuchung das kleinste Verbreitungsareal aufzeigt, häufig in Feuchtbiotopen gefunden wurde, welche in Europa besonders gefährdet sind, und ihr bekanntes Verbreitungsgebiet große Teile Mitteleuropas beinhaltet, in welchen Orchideen aufgrund der hohen Landnutzung, Urbanisierung und Fragmentation der Landschaft besonders ge-

fährdet sind. Darüber hinaus sind Untersuchungen zum naturschutzfachlichen Nutzen der *P. pervia* von Interesse, da diese aufgrund der aufgeführten Eigenschaften möglicherweise als Flagship-Art für den Naturschutz eingesetzt werden kann, um feuchte und artenreiche Habitats effizient zu schützen und ihren Zustand zu bewerten. Zu diesem Zweck ist eine Untersuchung der Populationsdynamiken der drei Arten erforderlich, um einen effizienten Schutz zu gewährleisten.

Weiterentwicklungen meiner Studie

Aufgrund der Tatsache, dass meine Studie einige der zuvor aufgeführten Limitierungen aufweist, bieten sich auch in diesem Bereich weitere Forschungsmöglichkeiten, die insbesondere bei weiteren Studien zu berücksichtigen wären. Da sich eine signifikante Anzahl der Fundorte auf den Westen Mitteleuropas bezieht, sind die Ergebnisse in dieser Region vermutlich am aussagekräftigsten. Da jedoch nicht ausgeschlossen werden kann, dass auch *P. pervia*, ähnlich wie *P. bifolia* und *P. chlorantha*, ein weitverbreitetes Gebiet in ganz Europa besiedelt, sollten weitere Studien möglichst weite Areale in Europa abdecken. Eine geeignete Methodik stellt hierbei die rasterartige Untersuchung des gesamten Verbreitungsgebiets der Arten dar, um verlässliche Aussagen treffen zu können. Bei der Erstellung der Raster sollte eine Berücksichtigung der geographischen Landschaftsräume im Verbreitungsgebiet angestrebt werden. Die vorliegende Studie sollte sowohl genetische als auch morphologische Daten umfassen und idealerweise auch phylogenetische Fragestellungen adressieren. Dadurch könnten weitere übersehene Taxa, ähnlich der Pseudo-Chlorantha-Gruppe, sowie die Verbreitung anerkannter Unterarten und Varietäten aufgedeckt werden. Das Resultat wäre eine umfassende, gesamteuropäische Übersicht über die Diversität der Gattung *Platanthera*.

Die kryptische Pseudo-Chlorantha

Die in den vorangegangenen Abschnitten dargelegten Forschungsfragen finden ebenfalls Anwendung auf die Pseudo-Chlorantha-Gruppe. Es empfiehlt sich, vor der Initiierung weiterreichender Untersuchungen oder dem Versuch ein eigenständiges Taxon zu beschreiben, die phylogenetischen Untersuchungen der Gruppe in den Vordergrund zu rücken. Erst nach Abschluss dieser Untersuchungen lassen sich verlässliche Aussagen über die genetische Eigenständigkeit der Gruppe sowie ihre separate evolutionäre Geschichte treffen. Eine taxonomische Revision der Gruppe wäre erst anschließend angebracht, auch um herauszufinden, ob sich die Pseudo-Chlorantha doch von der *P. chlorantha* in der Feldarbeit unterscheiden lässt. Erst durch eine solche Revision wäre es möglich, das Verbreitungsgebiet dieser Gruppe zu untersuchen. Darüber hinaus könnten sekundäre Untersuchungsfragen auf die Standortabhängigkeiten der Gruppe sowie ihrer Bestäuber-Fauna und ihren Duftstoffen, sowie den Mykorrhiza-Pilzen gerichtet werden, die mit der weitverbreiteten *P. chlorantha* verglichen werden könnten. Auch Unterschiede der Blütezeiten der Pseudo-Chlorantha Gruppe und der *P. chlorantha* sollten berücksichtigt werden da eine

Diskrepanz beider Gruppen ebenfalls zu einer genetischen Isolation der Pseudo-Chlorantha beitragen könnte. Die Wissenschaft sieht in dieser kryptischen Gruppe ein Objekt von besonderem Interesse, da sie potenziell zahlreiche Fragen zur Evolutionsgeschichte der Orchideen und möglicherweise auch der Angiospermen aufwerfen kann, insbesondere in Bezug auf den selektiven Druck durch Bestäuber. Sollte sich diese Gruppe als eindeutiges kryptisches Taxon mit eigener Evolutionsgeschichte herausstellen, hätte dies weitreichende Auswirkungen auf die Diversität der Gattung *Platanthera* in Europa und darüber hinaus.

3.3 Material und Methoden

3.3.1 Materialaufsammlung

Das Pflanzenmaterial für die genetischen und morphologischen Untersuchungen wurde in den Jahren 2019 bis 2023 in Baden-Württemberg und Hessen während der jeweiligen Vegetationsperiode gesammelt (Jonas Bleilevens, Prof. Marcus Koch, Dr. Richard Lorenz, Sammelgenehmigungen liegen vor). Die Pflanzen wurden nach dem von uns publizierten Bestimmungsschlüssel für intermediäre Sippen der Gattung *Platanthera* bestimmt (Haynold et al., 2021). Einzelnde von intermediären Individuen in Mischpopulationen von *Platanthera bifolia* und *Platanthera chlorantha* wurden als Hybriden (*Platanthera* × *hybrida*) aufgenommen. Andere morphologisch intermediäre Pflanzen wurden als *Platanthera pervia* erfasst, am Oberrhein als *P. pervia* Streuwiesensippe. Zwischenformen von *P. bifolia* und *P. pervia* Streuwiesensippen, die am Oberrhein in Mischpopulationen gefunden wurden, wurden als *Platanthera bifolia* vs *pervia* aufgenommen. Diese zuletzt genannte Identifikation war durch die sehr schwach ausgeprägten Drüsenhöcker möglich. Die Bestimmung der Sippen erfolgte anhand der Merkmale Sporneingang, Position der Antherenfächer und Länge der Caudicula: Pflanzen mit einem offenen, rundlichen und vollständig einsehbar Sporneingang, einer Caudicula von mindestens 5 mm Länge und stark divergierenden Antherenfächern wurden *P. chlorantha* zugeordnet. Pflanzen mit offenem, rundlichem Sporneingang, einer Caudicula von 0,5-1,1 mm Länge und parallelen bis leicht divergierenden Antherenfächern wurden als intermediäre Sippen klassifiziert und *P. pervia* zugeordnet. Pflanzen mit einem verengten, durch drüsige Höcker leicht verdeckten Sporneingang und einer kurzen, 0,1-0,4 mm langen Caudicula wurden *P. bifolia* zugeordnet.

Nach der Bestimmung des zu beprobenden Individuums wurde von jeder Pflanze ein 2-4 cm² großes Blattstück in einem Teebeutel gesammelt und in Kieselgel getrocknet. Pro Standort wurden nach Möglichkeit sechs bis zwölf Pflanzen beprobt. Zusätzlich wurden morphometrische

Merkmale erfasst (s. 3.3.4 Erhebung der morphometrischen Daten, Seite 123 ff), wenn dies möglich war. Die geographischen Koordinaten der beprobten Standorte wurden mittels GPS erhoben.

Neben dem gesammelten Material wurde auch Material aus europäischen Herbarien (Herbarkürzel: BC, BM, COI, FI, L, LZ, MA, STU) sowie Leihgaben von Dr. Lorenz und Material aus der Studie von Durka et al. (2017) in die Auswertung einbezogen. Um die geographischen Fundorte einheitlich benennen zu können, wurden die Koordinaten den entsprechenden NUTS-Regionen (Nomenclature des Unités Territoriales Statistiques) zugeordnet. Dabei wurde die NUTS 2021 Klassifikation auf NUTS 3 Ebene verwendet. Diese basiert auf den offiziellen Daten von Eurostat (Eurostat., 2021). Anschließend wurde den jeweiligen Regionen ein Kürzel zugeordnet (s. Abbildung 18) und bei mehreren Fundorten in einer NUTS-3-Region diese von West nach Ost durchnummeriert.

Zur Analyse wurden ein paar der Fundorte spezifische Kategorien unterteilt, welche es erlauben diese mit anderen Regionen zu vergleichen: darunter Fundorte der Pseudo-Chlorantha-Gruppe, Fundorte der Durka-Studie (Durka et al., 2017) und Fundorte der Streuwiesensippe am Oberrhein. Die Pseudo-Chlorantha-Standorte umfassen die Fundpunkte: EM02, FR03, FR04, FR05, FS01, LO03, RA03, HG01 und SI01, die durch genetische und morphologische Analysen als Standorte mit Individuen identifiziert wurden, die eine eindeutige Zugehörigkeit zur Pseudo-Chlorantha-Gruppe aufweisen. Die Durka-Fundorte: DE01, KU01, RI01, SI01, AR01, NA01, AL02, WY01 und WR01, wurden bereits in der Studie von Durka et al. (2017) untersucht und ermöglichen einen direkten Vergleich zwischen früheren genetischen Analysen und den hier erhobenen morphologischen Daten. Die Standorte der Streuwiesensippe im Oberrheingrabens: EM01, OG01-OG06, KA02, KA06, RA01 und PF02 wurden in die Untersuchung einbezogen, da sie eine signifikante Bedeutung für die Verbreitung der *P. pervia* und ihre intermediären Formen aufweisen und möglicherweise eine Schlüsselrolle für die Hybridisierungsprozesse zwischen den Taxa einnehmen. Durch diese zielgerichtete Selektion der Fundorte konnte eine umfassende Analyse der genetischen und morphologischen Variation innerhalb der untersuchten *Platanthera*-Taxa gewährleistet werden.

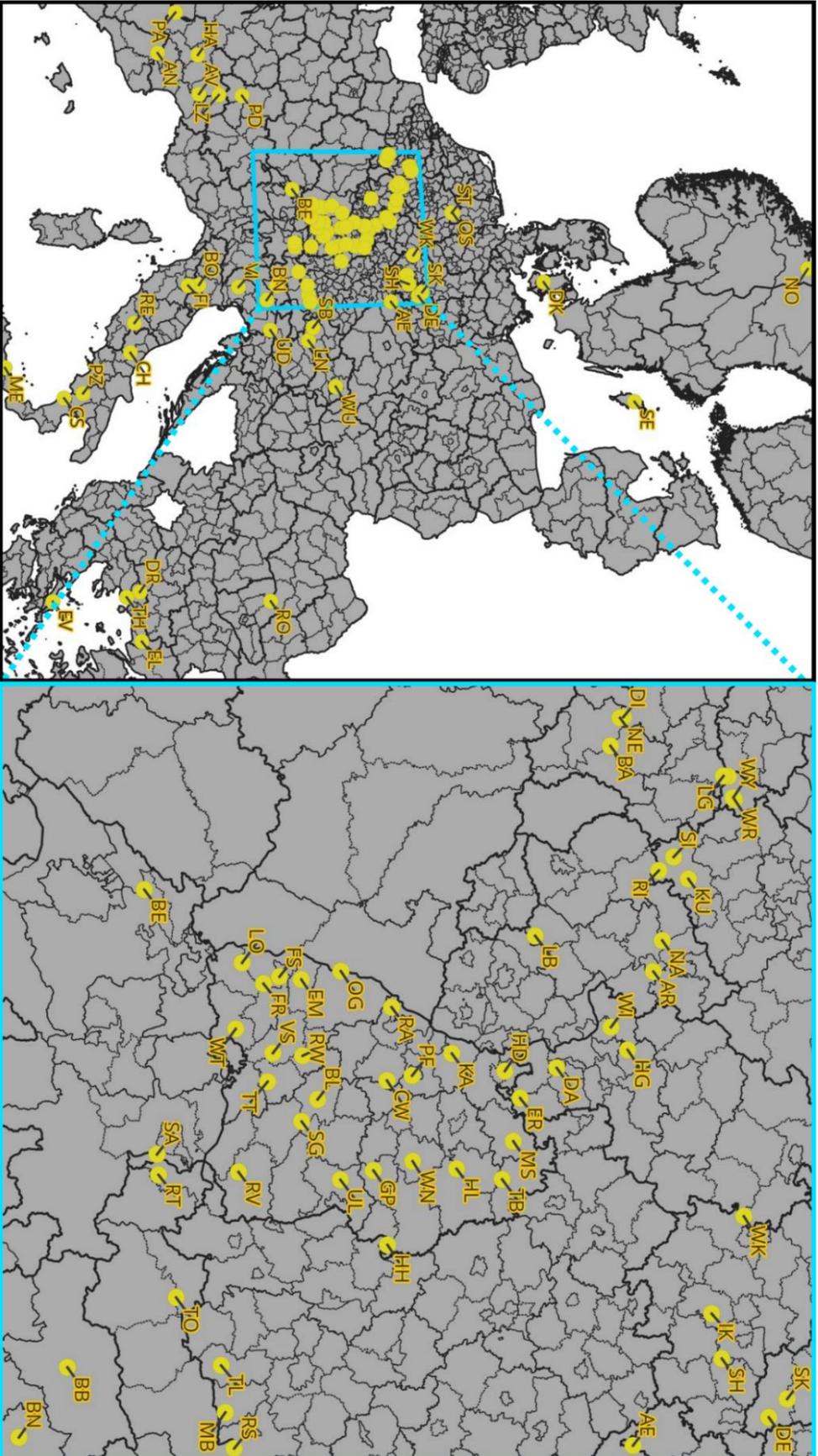


Abbildung 18 - Übersicht der Fundorte:
 Darstellung der Fundorte auf Basis von NUTS Level 3; Fundorte mit zweibuchstabigem Code ohne weiterführende spezifische Standortnummer; bei mehreren Fundorten in einem Gebiet wurden diese gemittelt; linke Karte: Übersicht des gesamten benutzerten Gebiets; rechte Karte: vergrößerter Ausschnitt für Südwestdeutschland; Hintergrundkarte basierend auf dem NUTS-System (Quelle: Eurostat, NUTS 2021).

3.3.2 Erhebung genetischer ddRAD Sequenzen

Die Erhebung der genetischen Daten wurde in drei Teilmengen durchgeführt. Die erste Teilmenge umfasste 86 Individuen, die zwei weiteren Teilmengen jeweils 599 und 561 unterschiedliche Individuen. Unter der Prämisse möglichst viele Standorte zu berücksichtigen, wurden die Individuen entsprechend ausgewählt. Wenn vorhanden wurden 6 Individuen pro Standort in die Analyse eingeschlossen. Insgesamt wurden Sequenzen für 1238 unterschiedliche Individuen aus 290 Standorten analysiert. Hierbei wurden nicht nur Individuen der *P. bifolia*, *P. chlorantha*, *P. pervia* und intermediärer Hybriden berücksichtigt, sondern auch Individuen weiterer Arten, der Gattung *Platanthera* aus Europa.

Bei allen drei Erhebungen wurde nach dem gleichen Protokoll vorgegangen. Zunächst wurde aus dem getrockneten Blattmaterial mit Hilfe des Stratec Spin Plant Mini Kit (Stratec Molecular, Birkenfeld, Berlin) DNS isoliert. Diese wurde als Ausgangsmaterial zur Generierung von ddRAD Daten verwendet. Hierfür wurde die DNS mit den Restriktionsenzymen EcoRI-HF und TaqI-v2 verdaut. Aus der verdauten DNS wurden barcodemarkierte Sequenzierbibliotheken mit einer bestimmten Insertgröße für die Sequenzierung mit Illuminotechnologie hergestellt (AG Widmer, Universität Zürich, Schweiz). Die Herstellung der Sequenzierbibliotheken fand in Pools zu jeweils 48 Individuen statt und es wurde darauf geachtet Replikate zwischen den einzelnen Pools mit einzuschließen, um später Fehlerraten zwischen den Replikaten bestimmen zu können. Es wurden Replikate zu dreizehn Individuen erhoben und ausgewertet, von denen drei Duplikate der *P. bifolia*, ein Triplikat der *P. bifolia*, vier Duplikate der *P. chlorantha*, drei Duplikate der *P. pervia*, ein Duplikat der Pseudo-Chlorantha Gruppe und ein Duplikat eines morphologischen Hybriden zwischen *P. bifolia* und *P. pervia* zugehörig sind. Die gepoolten DNS Sequenzierbibliotheken wurden von der Firma Novogene (Cambridge, UK) sequenziert. Pro Individuum wurden durchschnittlich über sechs mio Sequenzierreads generiert (Mittelwert = 6.093.575, SD = 4.254.426, max. = 37.541.203, min. = 33.452 Forward- und die gleiche Anzahl an Reverse-Reads pro Individuum).

Ein detailliertes Protokoll befindet sich in Anhang: Abschnitt 6.1.1: ddRAD Protokoll (Seite XXVI ff).

3.3.3 Auswertung der genetischen ddRAD Sequenzen

Die von Novogene (Cambridge, UK) erhaltenen Sequenzierdaten waren noch nicht anhand der Barcode Sequenzen auf die jeweils 48 Individuen pro Pool aufgeteilt. Daher wurden die Daten in einem ersten Schritt mit Hilfe des Programms STACKS PROCESS_RADTAGS (Catchen et al., 2011, 2013) auf die in einem Pool enthaltenen Individuen aufgeteilt (Dr. Christiane Kiefer). Die so entstandenen 48 fastq-Dateien aus jeder Platte wurden weiterführend einzeln, nach dem gleichen Schema bearbeitet. Zunächst wurden die ersten 11 des Forward- bzw. die ersten 4 Basenpaare der Reverse-Reads mit dem Programm fastp (Andrews, 2010) entfernt, da diese noch die Schnittstelle enthielten, welche in unserer Sequenzierung oft nicht lesbar war. Im Anschluss wurden die Sequenzier-Reads mit Trimmomatic getrimmt (s. ph. Anhang: Kapitel 6.1.2 Trimmomatic Einstellungen; Bolger et al., 2014) und mit dem Programm BWA (H. Li & Durbin, 2009) auf eine von Dr. Niklaus Zemp erstellte Referenzsequenz (s. ph. Anhang: Kapitel 6.1.3 Erstellung des Referenzgenom) gemappt (Sarina Jabbusch).

Die resultierenden SAM-Dateien wurden in BAM-Dateien umgewandelt und mit Samtools sortiert und indexiert (Danecek et al., 2021). Um trotz der großen Datenmenge ein gemeinsames Bearbeiten aller Proben zu ermöglichen, wurde zuerst ein SNP-Panel erstellt, d.h. es wurden Single-Nucleotide-Polymorphismen (SNPs) in einer kleineren Probenanzahl identifiziert und der Rest der Proben im Anschluss nur auf diese SNPs durchsucht, um Rechenleistung zu sparen. Für die Erstellung des SNP-Panels wurden insgesamt 130 Individuen ausgewählt, die gleichmäßig den Arten *P. bifolia*, *P. chlorantha* und *P. pervia* aus kontinental Europa angehören (s. Abschnitt 6.1.5, Seite XXVIII). Dadurch konnten spezifische SNPs dieser Gruppe beibehalten werden, welche im Datensatz mit allen Individuen über das nachfolgende Filtern verloren gehen würden. Für die ausgewählten Individuen wurden die BAM-Dateien mit Samtools in eine Datei zusammengeführt. Die Varianten wurden mit Freebayes (Version v1.3.1-dirty) identifiziert (s. ph. Anhang: 6.1.4 Freebayes Einstellungen; Garrison & Marth, 2012). Die so erhaltenen 45603 SNPs wurden mit geringer Abänderung den empfohlenen Schritten eines Filtering-Tutorials für ddRAD-Daten nach SNP Filtering Tutorial (aufgerufen 28.02.2023) gefiltert (s. ph. Anhang: 6.1.5 Filtern des SNP-Panel). Im Anschluss wurde zufällig pro Contig aus dem Referenzassembly nur ein SNP behalten, um die Wahrscheinlichkeit zu erhöhen, dass nur ungekoppelte SNPs für folgende Analysen verwendet werden. So konnten am Ende 18439 qualitativ zufriedenstellende SNPs erhalten werden, welche das SNP-Panel bildeten.

Diese SNPs wurden nun verwendet, um über alle 988 sequenzierten Individuen der Arten *P. bifolia*, *P. chlorantha* und *P. pervia* aus kontinental Europa, SNPs aufzufinden. Es wurde wieder ein Variant-Calling mit Freebayes durchgeführt, diesmal mit den bam Dateien der 988 Individuen

als Input, und die resultierenden Varianten wurden erneut über drei Schritte gefiltert (s. ph. Anhang: 6.1.6 SNP Filter). Von den ursprünglich 988 Individuen konnten 836 für weitere Analysen verwendet werden, während 137 aufgrund fehlender Daten oder schlechter Sequenzierung ausfielen. Die 836 übergebliebenen Individuen verteilen sich wie folgt auf die Taxa: 360 *P. bifolia*, 227 *P. chlorantha*, 97 *P. pervia*, 54 *P. pervia* Streuwiesensippe, 38 Pseudo-Chlorantha, 22 *Platanthera muelleri*, 21 *Platanthera bifolia* × *P. chlorantha*, 17 *P. bifolia* vs *P. pervia* Streuwiesensippe. 27164 der SNPs aus dem ursprünglichen SNP-Panel mussten ausgeschlossen werden, weil die Anzahl der Individuen, in welchen sie aufgefunden werden konnten, zu gering war.

Es wurde eine Admixture Analyse (Alexander et al., 2009) durchgeführt, um festzustellen, ob die gesammelten Individuen aufgrund ihrer genetischen Daten Gruppen bilden würden, die ihrer Morphologie entsprechen. Dazu wurde die VCF-Datei mit den gefilterten SNPs mit PLINK (v1.90b6.26 64-bit) umformatiert. Die Admixture-Analyse wurde mit Werten für K von 1-20 gestartet. Mit Hilfe der sogenannten Cross Validation (CV) Error Rate ist es möglich, den besten Wert für K für Admixture zu bestimmen. Diese sollte bei jeder Analyse so lange abnehmen, bis der beste Wert für K erreicht ist, und danach wieder ansteigen. Zu diesem Zweck wurden die CV-Werte für K = 1-20 aufgetragen und die besten Werte für K abgelesen. Die Ergebnisse der Admixture-Analyse wurden für die Werte K=2-6 gespeichert. (s. Anhang: Tabelle eS1). Da sich die CV-Fehlerrate ab K=3 stabilisiert, d.h. nur noch geringfügig abnimmt, wenn K erhöht wird, wurden die Ergebnisse der Admixture-Analyse für K=3 dargestellt und interpretiert. Zur Kontrolle der Admixture-Analyse wurden zum Nachweis einer konstanten Zuordnung der Individuen zunächst nur die Individuen geplottet, die bei der Duplikat-Auswahl berücksichtigt wurden. Dies geschah für alle dreizehn Individuen (s. Abbildung 10, Ergänzende Abbildung 1), die mit Duplikaten bzw. einem Triplikat in der Auswertung vorhanden waren. Für diese Duplikate wurden die Admixture-Ergebnisse von K = 2-6 geplottet. Dadurch erhält man einen Überblick über die unterschiedliche Gruppenzuordnung in Abhängigkeit von der Anzahl der zugelassenen Gruppen. Gleichzeitig wird dadurch der technische Fehler abgeschätzt, der durch die beschriebene Methodik verursacht wird. Von diesen dreizehn Duplikaten wurde jeweils nur die erste sequenzierte ddRAD-Sequenz weiter berücksichtigt. Des Weiteren wurden alle Individuen, die in die Admixture Analyse mit einbezogen wurden, für K = 3 in Form eines Balkendiagramms dargestellt. Um einen Überblick über die geographische Verteilung der genetischen Gruppen zu erhalten, wurde eine Übersichtskarte der Standorte erstellt, in der die genetischen Gruppen einzeln dargestellt sind. Dazu wurden die Standorte mit mindestens zwei Drittel der genetischen Zuordnung zur richtigen taxonomischen Gruppe dargestellt. Standorte mit Individuen, die mindestens zu einem Drittel auch einer anderen genetischen Gruppe zugeordnet wurden, wurden als Standorte mit Hybriden aufgetragen. Als Pseudo-Chlorantha-Gruppe wurden die Standorte dargestellt, die taxonomisch *P. chlorantha* entsprechen, genetisch aber ein Muster aus einer Kombination von

P. pervia und *P. bifolia* enthalten (s. Ergänzende Abbildung 2). Um die Fundorte auf einer Karte Mitteleuropas sichtbar zu machen, wurden Puffer um die Fundorte gelegt und diese miteinander verschnitten (s. Abbildung 12). Um eine genauere Karte separat für Südwestdeutschland zu erhalten, wurde zusätzlich eine separate Karte erstellt (s. Ergänzende Abbildung 4). Diese zeigt die genauen Standorte in diesem Gebiet mit dem gleichen Farbschema, ohne dass für jeden Standort ein Puffer erstellt werden musste. Schließlich wurde ein Teildatensatz mit den 45 Individuen (*P. bifolia* = 14, *P. chlorantha* = 11, *P. muelleri* = 20) aus der Studie von (Durka et al., 2017) erstellt, um einen direkten Vergleich zwischen Durkas AFLP-basierter Strukturanalyse und unserer ddRAD-basierten Admixture-Analyse zu ermöglichen (s. Abbildung 10).

3.3.4 Erhebung der morphometrischen Daten

Für die von mir durchgeführte morphometrische Untersuchung der Gattung *Platanthera* wurde eine umfassende Merkmalsanalyse durchgeführt (s. Abbildung 19). Um einen möglichst vollständigen Datensatz zu erhalten, ist es von Vorteil viele Merkmale der Pflanzen zu vermessen. Daher war eine Aufteilung der Messungen in drei Messgruppen notwendig: die der Feldmessung, der Blütenbilder und der Herbarbelege. Die Vermessung dieser drei Messgruppen wurde nach Möglichkeit immer an den gleichen Individuen durchgeführt. Dieser umfangreiche Datensatz bietet mehrere Vorteile, im Vergleich zu einem Datensatz, der beispielsweise nur die in unserem Bestimmungsschlüssel aufgeführten Merkmale beinhaltet (Haynold et al., 2021). Die Erfassung einer Vielzahl von Merkmalen ermöglicht eine präzisere Abgrenzung zwischen Arten und es erhöht die Wahrscheinlichkeit, bisher übersehene taxonomische Gruppen zu identifizieren. Dazu erlaubt die Berücksichtigung von Merkmalen, welche in früheren Studien als wichtig für eine Artzugehörigkeit beschrieben wurden, einen direkten Vergleich zu diesen Studien (Buttler, 2011; Wucherpfennig, 2021).

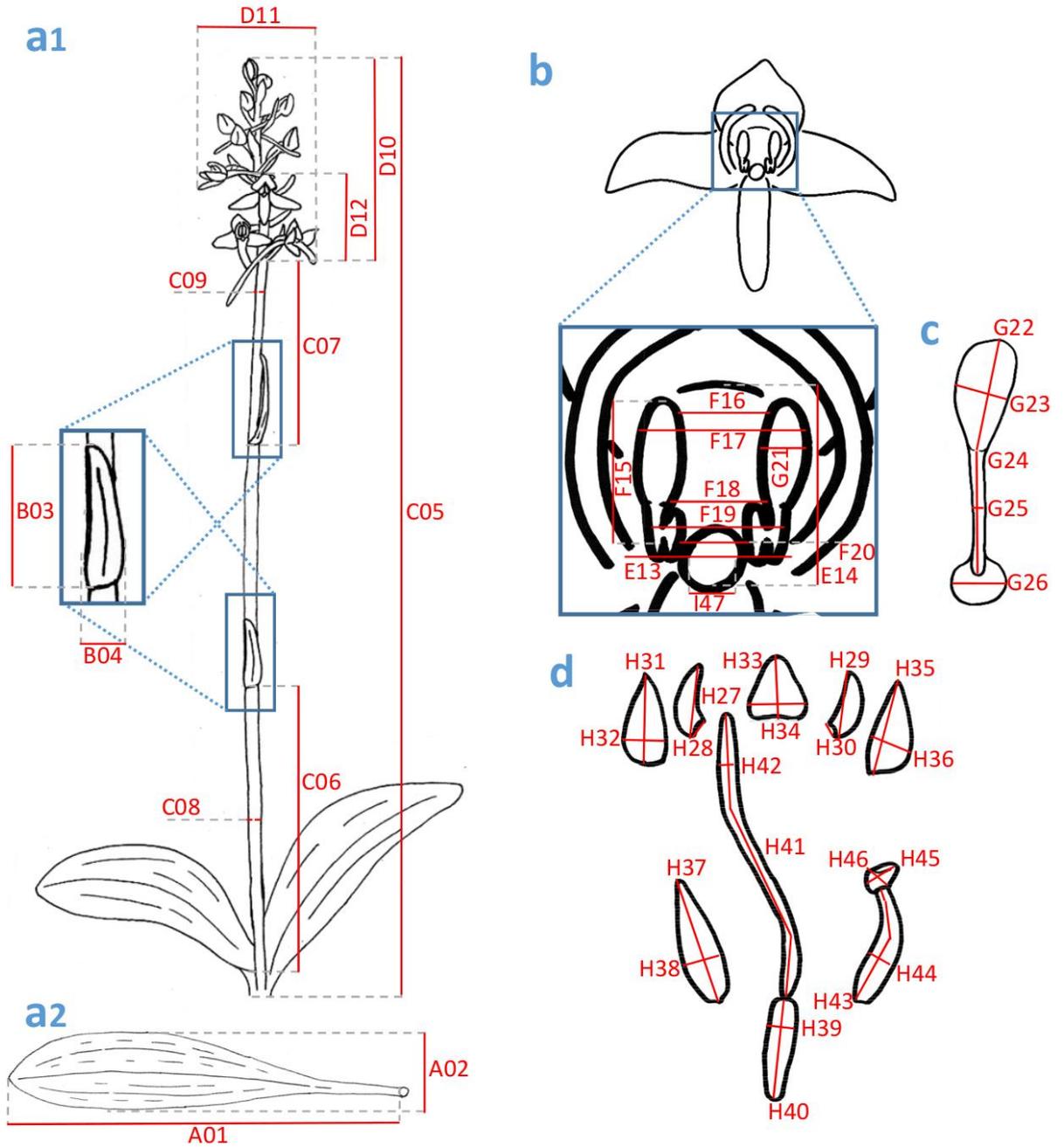


Abbildung 19 - Übersicht der vermessenen Merkmale:

Schematische Darstellung der vermessenen Merkmale mit Messlängen in Rot gekennzeichnet; (A1) gesamte Pflanze in der Feldmessung; (A2) grundständiges Blatt, wie in der Feldarbeit vermessen; (B) Blüte, basierend auf frischen Fotografien zur späteren Vermessung; (C) Pollinium, entnommen, fotografiert und vermessen; (D) vermessung planal getrocknete Blütenbelege; Messlängen und Abkürzungen gemäß Tabelle 4

Tabelle 4 - Übersicht der verwendeten morphologischen Messlängen: Zusammenstellung der verwendeten Messlängen mit Angaben zur jeweiligen Messgruppe, Abkürzung und Erläuterung. Die Messgruppe gibt an, ob die Messungen an der gesamten Pflanze während der Feldarbeit, an den Blütenbildern oder an den präparierten Blütenbelegen durchgeführt wurden (s. Abbildung 19). Die Abkürzung entspricht der Kennzeichnung der Messlänge in den Abbildungen, wobei die Zahl in Klammern auf die zugehörige Abbildung 19 verweist. In der Erläuterung wird die jeweilige Messlänge beschrieben.

Messgruppe	Abkürzung [ID]	Erläuterung
Feldmessung	Bl_Anz	Anzahl an ausgebildeten Blüten und Knospen
	LB_Anz	Anzahl der Laubblätter
	StB_Anz	Anzahl an Stängelblättern
	LB_1_L [A01a]	Länge des untersten Laubblattes gemessen vom Ansatz am Stängel zur Spitze
	LB_2_L [A01b]	Länge des zweiten Laubblattes von unten gemessen vom Ansatz am Stängel zur Spitze
	LB_1_B [A02a]	Breite des untersten Laubblattes an seiner breitesten Stelle
	LB_2_B [A02b]	Breite des zweiten Laubblattes von unten an seiner breitesten Stelle
	StB_1_L [B03a]	Länge des untersten Stängelblattes gemessen vom Ansatz am Stängel zur Spitze
	StB_Ober_L [B03b]	Länge des obersten Stängelblattes gemessen vom Ansatz am Stängel zur Spitze
	StB_1_B [B04a]	Breite des untersten Stängelblattes an seiner breitesten Stelle
	StB_Ober_W [B04b]	Breite des obersten Stängelblattes an seiner breitesten Stelle
	H_üb_Bo [C05]	Höhe der Pflanze gemessen vom Boden des austreibenden Stängels bis zum Ende des Blütenstandes
	Int_unt [C06]	Länge des untersten Internodiums vom obersten Laub- zum untersten Stängelblatt
	Int_ob [C07]	Länge des obersten Internodiums vom obersten Stängelblatt zum Blütenstand
	Stg_DM_unt [C08]	Stängel Durchmesser im unteren Internodium
	Stg_DM_ob [C09]	Stängel Durchmesser im oberen Internodium
	BIStd_L [D10]	Länge des Blütenstandes gemessen vom ersten Tragblatt bis zur Spitze
	BIStd_B [D11]	Breite des Blütenstandes orthogonal gemessen an seiner breitesten Stelle zum Stängel
	BIStd_1t5 [D12]	Länge des Blütenstandes am Stängel gemessen vom Tragblatt der untersten Blüte bis zum Tragblatt der fünften Blüte

Messgruppe	Ankürung [ID]	Erläuterung
Messung Blüten-Fotos	Gyn_B [E13]	Breites des Gynostemiums gemessen vom Ansatz der beiden äußeren Sepalen
	Gyn_H [E14]	Höhe des Gynostemiums gemessen vom Ansatz der Lippe zum Ansatz des mittleren Sepals
	Anth_H [F15]	Länge der Antherenfächer gemessen vom obersten Ansatz bis zum untersten Punkt
	Anth_D_ob [F16]	kürzeste Distanz zwischen den inneren Rändern der Antherenfächer gemessen im obersten Viertel
	Anth_B_top [F17]	Distanz zwischen dem obersten Viertel der Antherenfächern gemessen von den äußersten Enden
	Anth_D_unt [F18]	Distanz zwischen den inneren Rändern der Antherenfächer gemessen an deren unterem Ende
	Anth_B_unt [F19]	Distanz zwischen den unteren labelloskopen Antherenfächern gemessen von den äußersten Enden
	Scutel_D [F20]	Distanz zwischen den Zentren der Klebscheiben gemessen an den noch in den Antherenfächern sitzenden Pollinarien
	Anth_B_max [G21]	Maximale Breite eines der beiden Antherenfächern
	SpurEin_B [I47]	Durchmesser des freien Sporneingangs gemessen von den äußeren Rändern
Messung Pollinium-Fotos	Polli_L [G22]	Länge des Polliniums gemessen vom Ansatz der Caudicula zum obersten Ende
	Polli_B [G23]	Breite des Polliniums gemessen an der breitesten Stelle
	Caudi_L [G24]	Länge der Caudicula vom Ansatz an der Klebscheibe bis zum Pollinium
	Caudi_B [G25]	Breite der Caudicula an der schmalsten Stelle zwischen Klebscheibe und Pollinium
	Scutel_DM [G26]	Breite der Klebscheibe an seiner breitesten Stelle
Messung Blütenbeleg	Pep_Au_L [H27/29]	Mittelwert der Länge des rechten und linken Petals, jeweils gemessen vom Ansatz am Gynostemium zur Spitze des Blattes
	Pep_Au_B [H28/30]	Mittelwert der Breite des rechten und linken Petals, jeweils gemessen von den äußeren Ansätzen an das Gynostemium
	Sep_Au_L [H31/35]	Mittelwert der Länge des rechten und linken Sepals, jeweils gemessen vom Ansatz am Gynostemium zur Spitze des Blattes
	Sep_Au_B [H32/36]	Mittelwert der Breite des rechten und linken Sepals, jeweils gemessen an der breitesten Stelle
	Sep_in_L [H33]	Länge des mittleren Sepals gemessen vom Ansatz am Gynostemium zur Spitze
	Sep_in_B [H34]	Breite des mittleren Sepals gemessen an seiner breitesten Stelle
	Brakt_2_L [H37]	Länge des zweiten Brakteums gemessen vom Ansatz am Stängel zur Spitze des Blattes
	Brakt_2_B [H38]	Breite des zweiten Brakteums gemessen an seiner breitesten Stelle
	Lip_L [H39]	Länge der Lippe vom Ansatz am Gynostemium zur Spitze
	Lip_B [H40]	Breite der Lippe an der Breitesten Stelle im obersten Viertel
	Sprn_L [H41]	Länge des Sporns gemessen von der Spornöffnung zur Spitze
	Sprn_B_api [H42]	Breite des Sporns gemessen an der breitesten Stelle am apikalen Drittel

Erhebung der morphometrischen Feldmessungen

Die Feldarbeit (Dr. Richard Lorenz, Jonas Bleilevens) wurde immer zur Blüte der verschiedenen Arten aus der Gattung *Platanthera* durchgeführt. Für Standorte in Baden-Württemberg und Hessen umfasste der Zeitraum, in den Jahren 2019 bis 2023, Mitte Mai bis Anfang Juli. Zuvor wurde die Art jedes vermessenen Individuums bestimmt (Haynold et al., 2021). Es wurden nur Standorte bemustert, welche eine ausreichende Anzahl an blühenden Individuen aufwiesen, sodass vier bis zwölf Individuen bemustert werden konnten. Die Feldmessung wurde an insgesamt 1320 Individuen durchgeführt. Dazu wurden zuerst alle Messlängen, die an der ganzen Pflanze vorzunehmen waren, mit einem Gliedermaßstab und einem elektrischen Messschieber vermessen (s. el. Anhang Tabelle: eS1).

Anschließend wurde die zweite Blüte von unten aus dem Blütenstand am Stängel, inklusive des Tragblattes entfernt. Beim Bemustern der Individuen wurde darauf geachtet, dass diese zweite Blüte immer bereits voll aufgeblüht war. Wenn die Pollinien aus dieser zweiten Blüte bereits entfernt waren, wurde noch zusätzlich eine zweite erst kürzlich aufgeblühte Blüte entnommen. Dadurch wurde sichergestellt, dass von möglichst vielen Individuum ein Pollinium später im Labor vermessen werden konnte.

Bildmessungen: Vermessung der Blüten- und Pollinienbilder

Die entnommenen Blüten wurden noch am Tag der Feldarbeit oder am darauffolgenden Tag fotografiert und anschließend in einer Presse getrocknet (Dr. Richard Lorenz, Jonas Bleilevens). Die vermessenen Fotos wurden immer mit einer Nikon D750 oder Nikon D800 und einem AF-S MICRO NIKKOR 105mm 1:2,8 ED Objektiv aufgenommen (Dr. Richard Lorenz). Zuerst wurde die Blüte mit einer Nadel fixiert und mit einem nebenstehenden und sich auf gleicher Höhe befindenden Millimeterpapier frontal fotografiert. Die Pollinien wurden an einer Nadel, durch ein Anheften der Klebscheibe aus der Blüte entfernt und direkt vor einem Millimeterpapier fotografiert. Die Sepalen und Petalen wurden händisch am Gynostemium der Blüte abgezupft. Das verbleibende Gynostemium wurde mit der Lippe nach unten auf ein um 90° gefaltetes Millimeterpapier gelegt und fotografiert. Anschließend wurde das Gynostemium horizontal auf Höhe der Schlundöffnung durchtrennt. Dadurch bildete die Lippe mit dem Sporn eine verbundene Einheit. Der verbleibende obere Teil des Gynostemiums mit dem Fruchtknoten und dem Brakteum bildet eine zweite Einheit. Das Brakteum wurde vom Fruchtknoten am Ansatz abgezupft. Alle Blütenbestandteile wurden auf ein Millimeterpapier gelegt und erneut fotografiert. Von den frontalen Blütenbildern der ganzen Blüte und den Pollinienbildern wurden Messlängen zu 1147 Individuen erhoben (Dr. Richard Lorenz; s. el. Anhang Tabelle: eS1). Dabei wurde jeweils das sich im Hin-

tergrund befindende Millimeterpapier für eine Eichung der Messlängen verwendet. Diese Messlängen wurden händisch am Bildschirm mittels Lineals und Geodreieckes vermessen und die Messtrecken anschließend mittels Dreisatzes in die realen Messlängen überführt.

Vermessungen der Blütenbelege

Die einzelnen aufgeteilten Blütenbestandteile wurden flach zwischen saugfähigem Zellulosepapier und saugfähiger Pappe in einer DIN A6 großen, aus dicken Holzscheiben bestehenden Blütenpresse getrocknet. Durch das feste Umwickeln der Blütenpresse mit Gummischnüren wurde ein hoher Druck auf die Presse für mindestens zwei Monate ausgeübt. In früheren Studien konnte Dr. Lorenz bereits zeigen das ein Schrumpfen der Blütenbestandteile durch diese Technik auf 1% bis 2% minimiert werden kann (Lorenz et al., 2015). Anschließend wurden die getrockneten Blütenbestandteile jeder Blüte geordnet und zusammen auf selbstklebende Fotoblätter (Firma: HENZO) zusammen mit Millimeterpapierstreifen aufgeklebt. Diese Präparate wurden mit einer Auflösung von 600 dpi gescannt und in die Datenbank des Botanischen Gartens der Universität Heidelberg aufgenommen (Dr. Richard Lorenz, Jonas Bleilevens, s. el. Anhang Tabelle: eS1).

Die Vermessung dieser Scans wurde mit dem Programm ImageJ (Version 1.53t) für 1815 Individuen durchgeführt (Jonas Bleilevens). Hierfür wurde zuerst eine maximale Messlänge auf dem Millimeterpapier markiert, welche für das Skalieren des Beleges verwendet wurde. Anschließend wurde auf dem Millimeterpapier eine kürzere Messlänge von 2 cm vermessen, um die Abweichung der Skalierung zu bestimmen. Insofern diese Abweichung unter 1% (0.2 mm) ausfiel wurden die Messlängen der Blütenbestandteile erhoben. Andernfalls wurde die Skalierung erneut durchgeführt. Es wurden für jedes der 1815 Individuen, 20 Messlängen erhoben (s. el. Anhang Tabelle: eS1).

3.3.5 Auswertung der morphometrischen Daten

Für die statistische Analyse und Datenverarbeitung wurde R (Version 4.3.3, <https://cran.r-project.org/>), in Verbindung mit der integrierten Entwicklungsumgebung RStudio (<https://www.rstudio.com/>) genutzt. Die Messwerte aus der Feldmessung (Dr. Richard Lorenz, Jonas Bleilevens: 1320 Individuen á 16 Messlängen), der fotografierten Blüten (Dr. Richard Lorenz: 1147 Individuen á 24 Messlängen) und der Vermessenen Blütenbelege (Jonas Bleilevens: 1815 Individuen á 20 Messlängen) wurden zusammen in eine Tabelle überführt. In dieser Tabelle wurden die Messwerte für jedes Individuum in einer Zeile eingefügt. Alle diese Messwerte werden als Boxplot, aufgeteilt nach Art und Standort geplottet, um einen Überblick über die Variabilität der Arten und bemusterten Standorte zu erhalten (s. el. Anhang Abbildung: 1-75).

Vor der weiteren Auswertung wurde die Anzahl der erhobenen Messwerte überarbeitet um die Anzahl der Merkmale sowie die Anzahl an Fehlenden Daten zu verringern. Es wurden alle Messwerte, welche an chiralen Blütenteilen doppelt vermessen wurden, in einer Spalte zusammengefasst und gemittelt. Dies betraf die Messwerte der äußeren Sepalen sowie der Petalen. Messwerte, die nur bei einer geringen Anzahl an Individuen gemessen werden konnten, wurden ausgeschlossen. Dies betraf die Vermessenen Laub- und Stängelblätter, welche über die konservierte Anzahl von zwei Laub- und zwei Stängelblätter hinausging, so wie zwischenliegenden Internodien. Merkmale der vermessenen Ovarien und des Gynostemiums welche sowohl bei den Blütenbildern sowie den Blütenbelegen vermessen wurden, wurden nur aus den vermessenen Blütenbildern berücksichtigt. Da die reale dreidimensionale Struktur dieser Blütenbestandteile durch die planare Pressung verloren gegangen ist. Die bis hier hin übergebliebenen vermessenen Merkmale können in Tabelle 4 eingesehen werden, alle vermessenen Merkmale befinden sich im elektronischen Anhang (s. el. Anhang Tabelle: eS1) und in der zugehörigen ReadMe Datei. Weiter wurden alle Individuen welche nicht als *P. bifolia*, *P. chlorantha* und *P. pervia* identifiziert wurden und nicht aus kontinental Europa stammen, ausgeschlossen. Anschließend wurden Korrelationsmatrizen für die verbleibenden Messlängen erstellt. Dies geschah über den gesamten Datensatz sowie einzeln für die Daten jeder inkludierten Art. Für alle diese Datensätze, stark korrelierte Merkmale (Korrelationskoeffizienten $> 80\%$) wurden identifiziert und nur jeweils ein repräsentatives Merkmal aus jeder Gruppe korrelierter Variablen in die Analysen einbezogen (s. el. Anhang Abbildung: 76 - 79). Dadurch wurden die Messwerte des zweiten Laubblattes, der untere Stängeldurchmesser über den Laubblättern sowie die äußere gemittelte Sepallänge ausgeschlossen. Der bereinigte Datensatz enthielt noch Informationen zu 42 verschiedenen Messwerten der Individuen.

Für die weiteren Analysen, die Spektralclustering und Random-Forest umfassten, konnten keine fehlenden Werte berücksichtigt werden. Dies ist darauf zurückzuführen, dass beide Methoden in ihrer Standardimplementierung vollständige Datensätze erfordern. Aufgrund der großen Anzahl an vermessenen Individuen habe ich entschieden keine Imputation des Datensatzes durchzuführen. Stattdessen wurden alle Individuen weiterführend ausgeschlossen, welche für einen oder mehrere der 42 Messlängen fehlende Daten aufwiesen. Dadurch wurden Verzerrungen die künstlich durch eine Imputation eingebracht werden können und dadurch künstliche Muster auslösen, ausgeschlossen. Es blieben 477 der 1815 Individuen im Datensatz enthalten (Individuenzahl: *P. bifolia* = 243, *P. chlorantha* = 114, *P. pervia* = 120). Die zu untersuchenden Merkmale wiesen erhebliche Unterschiede in ihren Größenordnungen auf. Um eine Verzerrung in den Analysen durch die Skalenunterschiede der Merkmale zu vermeiden, wurde eine separate Skalierung aller 42 Variablen vorgenommen. Dadurch ist eine höhere Vergleichbarkeit der Merkmale in den Analysen gewährleistet.

Für die Analyse der morphologischen Daten wurde sowohl ein Clustering-Algorithmus wie auch ein Klassifizierungs-Algorithmus verwendet. Diese Algorithmen unterscheiden sich grundlegend in ihrer Anwendung und Aussage. Clustering-Algorithmen werden verwendet ohne die Angaben von Klassen, in diesem Fall der Taxa. Die Gruppierung in Klassen wird dabei möglichst so vorgenommen, dass natürliche Gruppierungen und Strukturen aus den Daten ermittelt werden können. Damit dient der Clustering-Algorithmus der Kontrolle ob die Taxa in den Daten so vorzufinden sind, wie sie auch beobachtet wurden. Ebenso lässt sich überprüfen ob weitere Gruppen in den Daten vorliegen, welche zuvor nicht aufgefallen sind. Der Klassifizierungs-Algorithmus arbeitet hingegen mit den vorgegebenen Klassen und dient der neuen Zuordnung unbekannter Datenpunkte. Hierzu werden mit bekannten Trainingsdaten Modelle erstellt, welche auf weitere unbekannte Datensätze angewendet werden. Aus diesen Modellen lassen sich bei richtiger Anwendung auch wertvolle Einblicke in die Struktur der Daten und die Bedeutung einzelner Variablen schließen (Han et al., 2011; Jain et al., 2000). Im Falle des Clustering-Algorithmus wurde das Spectral-Clustering gewählt, da dieses gegenüber vielen herkömmlichen Methoden, wie dem K-Mean Clustering, einige Vorteile bietet. Zum einen kann Spectral-Clustering komplexe, nicht-konvexe Formen in den Daten erkennen, da es die Ähnlichkeitsbeziehung zwischen Datenpunkten analysiert. Zum anderen ist es nicht anfällig für Ausreißer und macht keine Annahmen über die Größe oder Dichte von Gruppen (Evertz & Büge, 2022). Als Klassifizierungs-Algorithmus wurde Random-Forest verwendet (Version: 4.7-1.1), da dieser mehrere Vorteile bietet, welche in der Taxonomie von Bedeutung sind. Random-Forest kann mit komplexen Datensätzen auch nicht-lineare Beziehungen aufdecken und ist in der richtigen Anwendung robust gegenüber Überanpassungen der Modelle. Dazu ist Random-Forest sehr variabel in der Anwendung, wodurch unter anderem Merkmalswichtigkeiten der Variablen direkt aus den Modellen beurteilt werden können. Die Random-Forest Analysen dienen der Identifikation der taxonomisch relevanten Merkmale zur Artunterscheidung und weiterführend der Kontrolle des von uns veröffentlichten Bestimmungsschlüssels zur Unterscheidung der *Platanthera* Arten in Mitteleuropa (Haynold et al., 2021).

Alle Spectral-Clustering Analysen wurden äquivalent zu dem Tutorial (<https://rpubs.com/gargeejagtap/SpectralClustering>) durchgeführt. In allen Aufgeführten Spectral-Clustering Analysen wurde zur Bestimmung der optimalen Clusteranzahl eine systematische Evaluation des WSS-Wertes (Within-Cluster Sum of Squares) vorgenommen. Dazu wurde der WSS-Wert für die Clusteranzahl von Eins bis Zehn ermittelt und als Elbow-Diagramm aufgetragen (s. Ergänzende Abbildung 5). Aus diesem Diagramm wurde die Clusteranzahl abgelesen, bei der ein deutlicher Abfall des WSS-Wertes beobachtet wurde und diese Clusteranzahl wurde als optimale Anzahl weiterverwendet. Für die erste Analysen wurde ein Teildatensatz mit den genetisch eindeutigen Individuen aus dem morphologischen Datensatz ohne fehlende Daten, erstellt. Hierzu wurden

zuerst nur Individuen ausgewählt, die in der Admixture-Analyse eine Zugehörigkeit von mindestens 95% zu ihrer korrekten artspezifischen Gruppe aufweisen (s. Abschnitt 3.3.3 Auswertung der genetischen ddRAD Sequenzen). Ein Fehler von 5% wurde als akzeptabel betrachtet, da die maximale Abweichung zwischen Duplikaten 5% nicht überschritt und dadurch eine hochselektive Auswahl der Individuen durchgeführt wurde. Aus dem Datensatz mit 477 Individuen, die keine fehlenden Daten für die 42 Messlängen aufwiesen, blieben zuerst 103 Individuen übrig. Mit diesem ersten Teildatensatz wurde eine Spectral-Clustering Analyse gerechnet. Zuerst für den gesamten Datensatz mit allen 42 Messlängen. Anschließend wurden die Messlängen nach Ihren erhobenen Messgruppen unterteilt, um einen Überblick über die Aussagekraft der einzelnen methodischen Gruppen zu erhalten. Spectral-Clustering konnte mit diesem strikten Schwellenwert von 5% und dem daraus resultierenden Datensatz, mit Informationen zu 103 Individuen, die genetischen Gruppen nicht morphologisch einordnen (s. Ergänzende Tabelle 1). Da der Schwellenwert von 5% lediglich eine technische Variabilität berücksichtigte, eine biologische Variabilität zwischen den Taxa aber nicht berücksichtigt wurde, wurde entschieden den Schwellenwert auf 15% anzuheben. Also wurden im zweiten Schritt alle Individuen als genetisch eindeutig angesehen welche zu 85% in der Admixture-Analyse in ihre korrekte Gruppe zugeordnet wurden. Dadurch konnte der Datensatz auf 155 Individuen angehoben werden. Durch die Erhöhung der Anzahl berücksichtigter Individuen, wurde auch die Aussagekraft des Spectral-Clustering verbessert. Dies ist der Fall da die Repräsentation der Datenstruktur, die Robustheit gegenüber Rauschen, die Stabilität der Eigenvektoren und das Erfassen komplexer Strukturen mit der Anzahl an Messreihen steigt (Evertz & Büge, 2022). Mit diesem zweiten Datensatz mit Informationen zu 155 Individuen wurde ebenfalls ein Spectral-Clustering für alle 42 Messlängen und alle Messlängen einer Messgruppe durchgeführt (s. Tabelle 1). Aufgrund der oben aufgeführten Gründe wurde zusätzlich ein weiteres Spektral-Clustering für den gesamten vollständigen Datensatz der 477 Individuen zu allen 42 Messlängen durchgeführt. Dies geschah unabhängig von Ihren genetischen Mustern und dient der Kontrolle der kategorisierten Taxa (s. Tabelle 2).

Alle Random-Forest Analysen wurden nach dem gleichen Schema durchgeführt. Es wurden immer nur die Datenreihen zu den 477 Individuen berücksichtigt, welche für die 42 berücksichtigten Messlängen keine fehlenden Daten aufwiesen. Da ich Random-Forest dazu verwendet habe aussagen über die 42 Messlängen zu treffen, wurden immer alle 42 Messlängen in den Modellen verwendet. Die Daten wurden zunächst in zwei Hauptgruppen unterteilt: einen primären Datensatz für die Random-Forest-Analyse und einen separaten Sekundär-Datensatz von Individuen, die initial aus der Modellierung ausgeschlossen wurden. Letztere Daten wurden nur auf die jeweiligen erstellten Random-Forest Modelle angewendet, nicht aber bei ihrer Erstellung berück-

sichtigt. Um auch Aussagen über die von uns morphologisch bestimmten Hybriden, sowie aufgeführten Unterarten und auch über die Pseudo-Chlorantha Sippe zu treffen, wurden diese bei vollem Datensatz, immer dem Sekundär-Datensatz hinzugefügt. Der primäre Datensatz diente als Grundlage für die Entwicklung und Optimierung der Random-Forest-Modelle. Für diese wurde der primäre Datensatz in einen Test- und Trainingsdatensätze (30% | 70%), mit dem Paket `rsample` (Version: 1.2.0) unterteilt. Diese Aufteilung diente dazu, das Modell auf einem Teil der Daten zu trainieren und seine Leistung auf dem verbleibenden Testdatensatz zu evaluieren. Im Rahmen dessen wurde ein Subsampling-Verfahren implementiert, das 1000-fach durchgeführt wurde. Für jedes Subsample wurde ein separates Random-Forest-Modell berechnet, was insgesamt zur Erstellung von 1000 individuellen Modellen führte. Die Ergebnisse dieser 1000 Modelle wurden anschließend aggregiert, indem die Mittelwerte der Modellvorhersagen berechnet wurden. Diese Mittelwerte wurden verwendet, um die endgültigen Ergebnisse darzustellen. Die Mittelwerte, der zugeordneten Individuen aus den Random-Forest Modellen wurden lediglich aus den Ergebnissen des Test-Datensatzes aufgetragen und beurteilt. Durch diesen Ansatz konnte die Stabilität und Zuverlässigkeit der Modellvorhersagen erhöht werden, indem die Variabilität zwischen den einzelnen Modellen reduziert wurde. Diese Methodik gewährleistet, dass die präsentierten Ergebnisse nicht von zufälligen Schwankungen einzelner Modelle beeinflusst werden, sondern eine robuste Schätzung der Modellleistung darstellen. Bei der Implementierung aller berechneten Random Forest-Modelle wurden die Parameter „importance“ und „proximity“ auf „TRUE“ gesetzt. Dies ermöglichte die Berechnung der Variablenwichtigkeit und der Näherungsmatrix, was eine detailliertere Analyse der Modellstruktur und der Beziehungen zwischen den Datenpunkten erlaubte. Vor dem Berechnen der 1000 individuellen Modellen wurde eine Optimierung der wichtigsten Hyperparameter für die Modelle durchgeführt. Dies geschah mittels einer umfassenden Raster-Suche welche nach dem Tutorial (https://rebeccabarter.com/blog/2017-11-17-caret_tutorial), mit den Paketen `ranger` (Version: 0.16.0) und `caret` (Version: 6.0-94) durchgeführt wurde. Dabei wurden die Parameter `mtry` (Anzahl der zufällig ausgewählten Variablen pro Split), `node size` (minimale Knotengröße) und `sample size` (Stichprobengröße) systematisch variiert. Die Anzahl der Bäume (`num.trees`) wurde für alle Modelle konstant auf 1500 gesetzt. Um die Robustheit der Ergebnisse zu gewährleisten, wurde das gesamte Parameterraster zehnmal unabhängig voneinander durchlaufen. Anschließend wurden die Ergebnisse der 10 Durchläufe gemittelt, um die optimale Parameterkombination zu ermitteln. Diese Vorgehensweise ermöglichte eine zuverlässige Bewertung der Modellperformance über verschiedene Initialisierungen hinweg. Durch diesen systematischen Ansatz konnte die bestmögliche Konfiguration der Hyperparameter für die nachfolgenden Random-Forest-Modelle identifiziert werden, was zu einer Verbesserung der Vorhersagegüte führt.

Die erste Random-Forest Analyse (RF2) wurde mit dem Primär-Datensatz zu den 155 genetisch eindeutigen Individuen durchgeführt (Schwellenwert: 85% richtige Gruppenzuordnung in Admixture-Analyse). Die verbleibenden 374 Individuen wurden als Sekundär-Datensatz verwendet, welcher bei der Erstellung aller 1000 Modelle nicht berücksichtigt wurden. Die Raster-Suche für diese Analyse wurde mit den Hyperparametern: *mtry* (2 bis 42 in Schritten von 2), *node_size* (3 bis 19 in Schritten von 2) und *sample_size* (0,55, 0,632, 0,70, 0,80) systematisch variiert durchgeführt, um die optimale Konfiguration zu ermitteln, die den geringsten Out-of-Bag-Fehler (OOB_ErrorRate) besitzt. Mit einem Mittelwert von 1,87% lag der OOB für die Kombination: *mtry* = 42, *node_size* = 3 und *sample_size* = 0,70 am geringsten. Diese Konfiguration wurde für die 1000 Random-Forest Modelle berücksichtigt. Dass, die Anzahl der zufällig ausgewählten Features pro Split (*mtry*) gleich der maximalen Anzahl der zur Verfügung stehenden Messlängen ist, impliziert eine maximale Messlängenauswahl bei der Modellbildung, was zu einer reduzierten Zufälligkeit in den generierten Entscheidungsbäumen führt. Diese Konfiguration kann die Generalisierbarkeit des Modells auf neue Daten erheblich einschränken, da die Diversität der Bäume, die normalerweise durch die zufällige Auswahl von Features entsteht, reduziert wird (Hatz et al., 2018). Dies scheint in den 1000 berechneten Modelle aus dem oben benannten Primär-Datensatz der Fall zu sein, da alle 374 Individuen die nachträglich aus den Modellen zugeordnet wurden in die gleiche Gruppe, die Gruppe der *P. chlorantha* eingeordnet wurden (Mittelwert 75,8 %, Standardabweichung 11,2%). Infolgedessen wurde diese erste Analyse als nicht zielführend erachtet, um etwas über die Morphologie und Taxonomie der untersuchten *Platanthera* Arten auszusagen.

Die Erweiterung des Datensatzes in einer Random-Forest Analyse (RF1) bringt einige Vorteile mit sich: das Risiko des Overfittings wird reduziert, die Fähigkeit zur Erkennung komplexer Muster verbessert und die Vorhersagegenauigkeit auch in komplexen Datensätzen gesteigert (Biau & Scornet, 2016; Breiman, 2001; Cutler et al., 2007). Aufgrund dessen wurde entschieden eine zweite Random-Forest Analyse durchzuführen. In dieser wurden alle 477 Individuen mit einem vollen Datensatz für die berücksichtigten 42 Messlängen, in den Primär-Datensatz aufgenommen. Folglich wurden die Ergebnisse aus der Admixture-Analyse nicht für die Erstellung des Primär-Datensatzes berücksichtigt. Stattdessen lässt sich aus dieser Random-Forest Analyse ein direkter Vergleich zu den Admixture-Analysen durchführen, da 193 Individuen (Individuenzahl: *P. bifolia* = 91, *P. chlorantha* = 50, *P. pervia* = 52) in beiden Analysen vorhanden sind. Diese Erweiterung des Primär-Datensatzes zielte darauf ab, die Generalisierbarkeit der Ergebnisse zu verbessern und zuverlässige Aussagen über die Taxonomie der untersuchten *Platanthera* Arten zu erhalten. Im Sekundär-Datensatz waren in dieser zweiten Random-Forest Analysen nur morphologisch bestimmte Hybriden, sowie aufgeführte Unterarten und Individuen der zugeordneten Pseudo-Chlorantha Sippe vorhanden. Die Raster-Suche für diese Analyse umfasste die Hyperparameter *mtry* (2 bis 40 in Schritten von 2), *node_size* (3 bis 19 in Schritten von 2) und *sample_size* (0,55, 0,632, 0,70, 0,80). Dabei wurde festgestellt, dass die Konfiguration mit *mtry* = 30, *node_size* = 11 und *sample_size* = 0,80 mit einem durchschnittlichen OOB-Fehler von 3,16 % den niedrigsten Wert aufwies. Diese Konfiguration wurde anschließend für die Erstellung der 1000 Random-Forest-Modelle verwendet.

Da die Verwendung der 477 Individuen aus den Gruppen der *P. bifolia* (n = 243), *P. chlorantha* (n = 114) und *P. pervia* (n = 120) zu einer verwertbaren Random-Forest Analyse geführt hat, wurde in einer dritten Random-Forest Analyse (RF3) noch die Gruppe der Pseudo-Chlorantha (n = 31) hinzugefügt. Ziel war es zu überprüfen, ob es übersehene Merkmale der Pseudo-Chlorantha Gruppe gibt, die eine Abgrenzung von der *P. Chlorantha* ermöglicht. Obwohl Random-Forest-Algorithmen robust gegenüber kleineren Stichprobengrößen sind (Breiman, 2001), führte das Hinzufügen der Pseudo-Chlorantha Gruppe, die nur wenige Individuen umfasste, zu einer signifikanten Verschlechterung der Modellleistung. Die erweiterte Analyse resultierte in einer unzureichenden Zuordnung aller Gruppen und einem Out-of-Bag (OOB) Fehler von über 52%. Dies deutet darauf hin, dass die begrenzte Stichprobengröße der Pseudo-Chlorantha Gruppe in diesem Fall die Klassifikationsgenauigkeit der Gesamtmodelle beeinträchtigte. Dies unterstreicht die Bedeutung einer ausgewogenen Datenrepräsentation in Random-Forest-Modellen, selbst wenn der Algorithmus grundsätzlich mit ungleichen Gruppengrößen umgehen kann. Aufgrund der nicht aussagekräftigen Ergebnisse bei der Erweiterung des Random Forest-Modells um eine Pseudo-Chlorantha Gruppe wurden diese erweiterten Modelle als nicht zielführend für die weitere Analyse und Interpretation erachtet.

Um die Individuen, welche sowohl bei der genetischen Admixture-Analyse und der morphologischen Random-Forest Analyse berücksichtigt wurden, miteinander zu vergleichen, wurden diese Daten zusammengeführt und visualisiert. Dabei blieben 193 Individuen übrig, welche bei beiden Analysen berücksichtigt wurden (*P. bifolia* = 91, *P. chlorantha* = 50, *P. pervia* = 52). Über beide Analysen hinweg wurde dieselbe Reihenfolge eingehalten, um visuelle Vergleiche durchführen zu können (s. Ergänzende Abbildung 3).

Um die breit angelegten morphologischen Daten der Gattung *Platanthera* in Mitteleuropa mit der Historischen Literatur über weitere Taxa, bzw. andere Abgrenzungen von Taxa vergleichen zu können (s. Abschnitt 2, Seite 21 ff) und den Bestimmungsschlüssel zu überarbeiten (Haynold et al., 2021) wurden wichtige Merkmale nochmal separat betrachtet. Hierfür wurde der theoretische Winkel der Antherenfächer zueinander mit der Formel:

$$\text{Winkel der Antheren} = 2 * \left(\arcsin \left(\frac{\left(\frac{\text{Antherenabstand unten} - \text{oben}}{2} \right)}{\text{Antherenlänge}} \right) \right)$$

berechnet und mit weiteren wichtigen Merkmalen visualisiert. Für die fünf wichtigsten Merkmale für die Überarbeitung des Bestimmungsschlüssels wurden jeweils die Quartile 5%, 25%, 50% 75% und 95% für die Merkmale berechnet und in einer Tabelle abgebildet (s. Tabelle 3).

4 GEOGRAPHISCH-ÖKOLOGISCHE UNTERSUCHUNG IN MITTELEUROPA, MIT SCHWERPUNKT IN BADEN-WÜRTTEMBERG

Das Bundesland Baden-Württemberg (Deutschland; BW) ist für ökologische und naturschutzfachliche Untersuchungen der Orchideenarten besonders geeignet, da zum einen mit der Landesanstalt für Umwelt Baden-Württemberg (LUBW) eine einheitlich strukturierte zentrale Fachbehörde der Naturschutzverwaltung existiert und zum anderen sowohl die Schwäbische Alb als auch der südliche Oberrheingraben (neben dem bayerischen Alpenvorland, dem Thüringer Becken und weiteren kleinräumigen Regionen) Hotspots der Orchideenvielfalt in Deutschland darstellen (Kretzschmar & Blatt, 2005). Dass BW - für europäische Verhältnisse - auch eine hohe Diversität der Gattung *Platanthera* aufweist, lässt sich aus den Ergebnissen des Kapitels (II) ableiten: Sowohl die beiden bekannten Arten *Platanthera bifolia* und *Platanthera chlorantha* konnten eindeutig und mehr oder weniger großflächig nachgewiesen werden, *Platanthera pervia* wurde in BW im Oberrheingraben sowie vereinzelt an weiteren Fundorten nachgewiesen und die neu identifizierte Pseudo-Chlorantha-Gruppe, bei der es sich vermutlich um eine kryptische Art handelt, wurde im Schwarzwald (West-BW) nachgewiesen (s. Abschnitt 3, Seite 56 ff). Das reale Verbreitungsgebiet der letzten beiden erwähnten Gruppen ist aktuell noch nicht bekannt.

Dass in BW die Gebiete der Schwäbischen Alb und des südlichen Oberrheingrabens Regionen mit einer hohen Orchideenartenvielfalt darstellen, konnte bereits durch die bis 2018 durchgeführten AHO-Kartierungen (Arbeitskreis Heimische Orchideen) belegt werden (Haynold et al., 2019). Darüber hinaus finden sich in BW viele der geschützten FFH-Lebensraumtypen (NATURA 2000: Fauna-Flora-Habitate), die sich durch einen besonderen Reichtum an Orchideenarten auszeichnen (Dierssen, 2005)(vgl. Ministerium für Umwelt, 2014).

Bedeutung der Populationsgröße für die Überlebenswahrscheinlichkeit europäischer Orchideen

Die Populationsgröße spielt eine wichtige Rolle für die Überlebenswahrscheinlichkeit von europäischen Orchideenarten und die Individuenzahlen stehen in engem Zusammenhang mit der Stabilität der Vorkommen (Geppert et al., 2020; Gijbels et al., 2015; Hens et al., 2017; Kull et al., 2016; Söderquist et al., 2025). Untersuchungen zeigen, dass kleine Populationen nicht nur einem erhöhten Risiko des lokalen Aussterbens unterliegen, sondern dass auch die Fundorte mit geringen Individuenzahlen als weniger robust und dauerhaft gelten. Als Grund dafür werden unter anderem demografische, genetische und ökologische Risiken in der Literatur aufgeführt. Insgesamt wurden Arten mit kleinen, lokal begrenzten Populationen - insbesondere in Mitteleuropa –

als stärker gefährdet identifiziert, da kleine Populationen unter ungünstigen Bedingungen häufiger lokal aussterben können (Hens et al., 2017; Kull et al., 2016). Dies gilt insbesondere an den Rändern des Verbreitungsgebietes oder nach Habitatveränderungen (Geppert et al., 2020). Darüber hinaus wirkt sich eine geringe Populationsgröße negativ auf die Reproduktion und die genetische Vielfalt aus (Gijbels et al., 2015). In kleinen Populationen wurde - in einer Metaanalyse - nachgewiesen, dass solche häufiger geringere Fruchtbarkeiten und höhere genetische Verluste aufweisen, was zu einer abnehmenden Fitness führen kann. Eine aktuelle demographische Modellierung an 18 Populationen der *Gymnadenia conopsea* zeigt weiterführend, dass die Überlebenswahrscheinlichkeit dieser Populationen stark mit ihrer Größe korreliert - unabhängig von der genetischen Vielfalt (Söderquist et al., 2025). Dies konnte in den vorherigen, zitierten Studien nicht nachgewiesen werden. Söderquist et al. (2025) geht selbst darauf ein, dass in anderen Studien nicht immer ein klarer Zusammenhang zwischen genetischer Diversität und der langfristigen Überlebensfähigkeit von Populationen dokumentiert wurde und sich eine Variation in den Ergebnissen früherer Studien ergibt. Daraus lässt sich insgesamt ableiten, dass die Populationsgröße und Individuendichte entscheidend sind, um die langfristige Etablierung einer Subpopulation an einem Fundort bewerten zu können.

Die untersuchten Orchideenarten

Die im Folgenden aufgeführten neun Orchideenarten aus Baden-Württemberg zeigen Unterschiede in ihren Habitatpräferenzen, ihrer Verbreitung, ihren Bestäubungsstrategien und ihrem Schutzstatus (s. Tabelle 5). Um einen Überblick über die berücksichtigten Arten zu geben, wurden Informationen von der Internetseite des Arbeitskreises Heimischer Orchideen Baden-Württemberg (AHO) zusammengefasst (*Arbeitskreis Heimische Orchideen Baden-Württemberg - Artensteckbriefe Der Orchideen in Baden-Württemberg*, 2025; Baumann et al., 2005; Bergfeld et al., 2019; Breunig & Demuth, 2023). Alle aufgeführten Arten sind in naturnahen, oft extensiv genutzten oder gesetzlich geschützten Lebensräumen vorzufinden und sind unterschiedlich auf spezifische Standortbedingungen wie, Bodenbeschaffenheit oder Feuchtigkeit angewiesen. Während einige Arten wie *Dactylorhiza fuchsii* und *Neottia ovata* weit verbreitet und ungefährdet sind, gelten andere, wie *Anacamptis morio* als stark gefährdet. Die Bestäubungsstrategien reichen von Selbstbestäubung (z. B. *Cephalanthera damasonium*, *Ophrys apifera*) bis zu spezialisierten Formen der Fremdbestäubung durch Insekten. Die ausgewählten Arten spiegeln eine diverse Gruppe der heimischen Orchideen über acht Gattungen dar.

Tabelle 5 –Steckbriefe der berücksichtigten Arten: Informationen abgerufen von der Internetseite des AHO (Arbeitskreis Heimische Orchideen Baden-Württemberg - Artensteckbriefe Der Orchideen in Baden-Württemberg, 2025) und aus (Baumann et al., 2005; Bergfeld et al., 2019). Informationen zur Gefährdung aus (Breunig & Demuth, 2023), NB = Naturschutzfachliche Bedeutung (5 = mittel, 6 = mittel bis hoch, 7 = hoch).

Art	Vegetations- und Blütezeit	Standorte	Verbreitung	Gefährdung
<i>Anacamptis morio</i>	Blütezeit Ende März bis Ende Mai, Hauptblüte Ende April bis Anfang Mai.	Kalkreiche und kalkfreie Magerrasen.	Europa: England bis Ukraine. In BW alle Naturräume, aber starke Rückgänge.	Stark gefährdet (2) in vielen Regionen BW, gesetzlich streng geschützt. NB: 7
<i>Cephalanthera damasonium</i>	Blüte Mitte Mai bis Mitte Juli. Frucht-reife ab Mitte Oktober. Selbstbestäubung.	Kalkreiche Buchen- und Buchen-Tannen-Wälder, schattig bis halbschattig.	BW: überall in Kalkgebieten.	Nicht gefährdet (*) in allen aufgeführten Regionen. NB: 5
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	Blüte Ende Mai bis Ende Juli. Frucht-reife ab Oktober.	Moore, Wälder, ungedüngte Wiesen, Straßenränder. (Nicht kalkgebunden.)	In BW sehr häufig in vielen natur-nahen Landschaften.	Nicht gefährdet (*), teils Vorwarnstufe (V). NB: 6
<i>Gymnadenia conopsea</i>	Zwei Blühschübe: ab Mitte Mai und ca. 3–4 Wochen später.	Feuchte, basenreiche bis nährstoffarme Böden. Feuchtwiesen, Halbtrockenrasen.	Flachland bis Alpen. BW: verbreitet in Kalkgebieten.	Vorwarnstufe (V) in einigen Regionen, gefährdet (3) in anderen. NB: 7
<i>Neottia ovata</i>	Blüte Mitte Mai bis Anfang August. Hauptblüte Ende Mai bis Mitte Juni. Selbstbestäubung.	Breites Spektrum von Feuchtwiesen bis Trockenrasen, Wälder, Gebüsch.	In fast ganz Deutschland flächendeckend, auch in BW.	Nicht gefährdet (*), klimabedingte Rückgänge möglich. NB: 5
<i>Ophrys apifera</i>	Blüte Mitte Mai bis Mitte Juli. Hauptblüte Ende Mai bis Ende Juni. Autogamie.	Kalkmagerrasen, lichte Wälder, Löß- und Kalksteinböden.	BW: verbreitet, v.a. Oberrhein, Gäulandschaften.	Ungefährdet (*), Vorwarnstufe (V) oder Daten unzureichend (D) in Teilen BW. NB: 7
<i>Orchis mascula</i>	Blüte Ende April bis Ende Mai. Fruchtreife im August.	Wiesen, Halbtrockenrasen, Wälder auf kalkarmen, humosen Lehmböden.	Mittelgebirge und Alpenraum, v.a. Schwarzwald, Schwäbische Alb.	Vorwarnstufe (V), teils gefährdet (3). NB: 6
<i>Platanthera bifolia</i>	Blüte Mai–Juli. Fruchtreife ab Ende Sept. – Okt. Allogamie mit Nachtfaltern.	Halbtrockenrasen, Magerwiesen, lichte Wälder, Feuchtwiesen.	Europa bis Mittelsibirien. BW: verbreitet in vielen Regionen.	Vorwarnstufe (V), stark gefährdet (2) im Odenwald. NB: 7
<i>Platanthera chlorantha</i>	Blüte Mai–Juli. Fruchtreife Sept.–Okt. Allogamie mit Nachtfaltern.	Lichte Wälder, waldnahe Grünländer frischer Böden.	Europa und Vorderasien. BW: verbreitet, aber regional selten.	Vorwarnstufe (V), gefährdet (3), stark gefährdet (2) je Region. NB: 7

Forschungsfragen

Das vorliegende Kapitel (III) untersucht die geographischen und populationsökologischen Unterschiede der *Platanthera*-Gruppen aus Kapitel (II) im Westen Mitteleuropas sowie die Unterschiede der

Platanthera-Arten zu weiteren Orchideenarten in Baden-Württemberg. Daher gliedert sich das Kapitel in die Untersuchung von zwei eigenständigen Datensätzen:

(III-I) Im ersten Teil erfolgt die Untersuchung geographischer Parameter der in Kapitel (II) dokumentierten Fundorte der vier *Platanthera*-Gruppen in Mitteleuropa (*P. bifolia*, *P. chlorantha*, *P. pervia* und die Pseudo-Chlorantha Gruppe). Ziel ist die Identifikation standortspezifischer Präferenzen sowie die Ableitung naturschutzrelevanter Schlussfolgerungen zur ökologischen Differenzierung und die Erhaltungsplanung der Gruppen.

(III-II) Der zweite Teil präsentiert eine Auswertung der Fundmeldedaten des Arbeitskreises Heimische Orchideen Baden-Württemberg (AHO) für neun Orchideenarten, einschließlich der beiden bekannten *Platanthera*-Arten. Diese Untersuchung beschäftigt sich mit einer Einschätzung der naturschutzfachlichen Relevanz der Arten und Ihrer Gefährdung unter Berücksichtigung der Individuenanzahl und ihren Lebensräumen.

Beide Ansätze liefern gemeinsam grundlegende Erkenntnisse zu den ökologischen Rahmenbedingungen der *Platanthera* in Baden-Württemberg und Mitteleuropa und ermöglicht eine datengestützte Einschätzung des Gefährdungsstatus verschiedener Orchideenarten auf Basis der AHO-Daten.

Für das vorliegende Kapitel (III) wurden zusätzlich zu den Fundortdaten aus Kapitel (II) weitere Daten vom Arbeitskreis Heimische Orchideen Baden-Württemberg (AHO) und der Landesanstalt für Umwelt Baden-Württemberg (LUBW) angefordert und nach Übermittlung von mir ausgewertet. Die in diesem Kapitel dargestellten Inhalte wurden von mir eigenständig und ohne gemeinschaftliche Zusammenarbeit erarbeitet.

4.1 Material und Methoden

Für diese quantitative Untersuchung wurden umfangreiche Datensätze der LUBW (Landesanstalt für Umwelt Baden-Württemberg), FVA (Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg) und des AHO (Arbeitskreis Heimische Orchideen Baden-Württemberg) sowie die Fundorte aus dem Kapitel (II) verwendet, um die geographischen sowie ökologischen Unterschiede und den Schutzbedarf der *Platanthera* in Baden-Württemberg abzubilden. Ziel der Untersuchung war es, die Unterschiede zwischen den *Platanthera*-Gruppen zu untersuchen, geographische und naturschutzfachliche Unterschiede zu identifizieren und die Schutzbedürftigkeit dieser Arten und Gruppen zu bewerten. Aufgrund dessen, dass die weiteren Gruppen der *Platanthera* in BW erst erarbeitet wurden (s. Kapitel II: Abschnitt 2, Seite 21 ff), beinhaltet der AHO-Datensatz nur Informationen zu den Arten: *P. bifolia* und *P. chlorantha*. Eine Einschätzung der *P. pervia* konnte daher nur über die Fundorte aus Kapitel (II) sicher nachvollzogen werden. Aufgrund der für Baden-Württemberg eindeutigen Zuordnung der Pseudo-Chlorantha Gruppe zum Schwarzwald, in welchem keine genetisch zu *P. chlorantha* gehörende Exemplare nachgewiesen wurden (s. Ergänzende Abbildung 4), konnte eine geographische Annäherung dieser Gruppe zu ihren Habitaten erarbeitet werden. Um einen Vergleich des AHO-Datensatzes der *Platanthera*-Arten durchführen zu können, wurden sieben weitere Orchideenarten ausgesucht und zusammen untersucht. Die Kombination aus großen Datensätzen und geographischen Untersuchungen ermöglicht einen anfänglichen Einblick in den naturschutzfachlichen Nutzen und den Schutzstatus dieser Orchideenarten.

Datengrundlage der LUBW und FVA

Die nachfolgenden geologischen Daten lagen alle als Shape-Dateien vor, beinhalteten also geographische (bzw. flächenhafte) Informationen und beinhalten Informationen zu Flächen des ganzen Bundeslandes Baden-Württemberg (Deutschland). Die LUBW (Landesanstalt für Umwelt Baden-Württemberg) hat mir für die geographische Untersuchung sensible Daten zur Verfügung gestellt (Herr Dümas). Diese beinhalteten einen Datensatz mit Informationen der Lebensraumkartierung (LRK) und einen Datensatz mit Informationen der Offenland-Biotopkartierung (OFL). Der Abruf der Datenbank der LUBW ist für beide Datensätze im April 2022 durchgeführt wurden. Diese sensiblen Daten der LUBW wurden mit öffentlich zugänglichen Daten der LUBW sowie der FVA (Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg) ergänzt. Von der FVA wurden die Daten der Waldbiotopkartierung (WLD) heruntergeladen (<https://www.fva-bw.de/daten-tools/geodaten/wbk-waldbiotopkartierung/daten-und-downloads> Aufgerufen am 05.02.2024); von der LUBW wurden die öffentlichen Daten aus Ihrem zentralen Online-Portal (UDO: <https://udo.lubw.baden-wuerttemberg.de/public>, Aufgerufen am 27.09.2021) zu den

Schutzgebieten der Kategorien: Naturschutzgebiete (NSG), Fauna-Flora-Habitate (FFH), Landschaftsschutzgebiete (LSG) und Waldschutzgebiete (WSG) heruntergeladen. Zusätzlich wurden die Daten zur naturräumlichen Gliederung von Baden-Württemberg (RG-BW), nach Meynen et al. (1962) heruntergeladen. Diese Daten beinhalten flächenhafte Informationen zu den großräumlichen Landschaften, wie dem Schwarzwald oder der Schwäbischen Alb. Die Datensätze umfassten unbearbeitet LRK = 64498 Polygone, OFL = 165747, WLD = 66444, NSG = 1062, FFH = 212, LSG = 1452, WSG = 487. Die Polygone der LRK, OFL- und WLD-Kartierung, welche aus mehreren abgeschlossenen Teilflächen bestanden, wurden jeweils in ihre einzelnen Flächen aufgeteilt, um eine präzise Untersuchung der Flächen zu ermöglichen.

Biotopkartierung und FFH-Lebensraumkartierung

Sowohl die Biotopkartierung als auch die FFH-Lebensraumkartierung dienen zur Erfassung von schutzwürdigen Lebensräumen für den Naturschutz und für die Landschaftsplanung (Biewald et al., 2014; Demuth et al., 2016; Kerner & Geisel, 2017). Beide Kartierungen können sich überschneiden und bestimmte gesetzlich geschützte FFH-Lebensraumtypen werden in beiden Kartierungen erfasst. Ziel der Biotopkartierung ist es alle - nach Bundesnaturschutzgesetz und Naturschutzgesetz des Landes Baden-Württemberg - gesetzlich geschützten Biotope über eine flächendeckende Kartierung auf Basis von Luftbildern und Geländeaufnahmen zu erfassen. Diese wird unterteilt in die Offenland- und Waldbiotopkartierung und konzentriert sich auf die gesamte Landesfläche Baden-Württembergs. Die Offenlandbiotopkartierung ist dabei zuständig für größere Offenlandflächen (> 0,5 ha) sowie FFH-Typen wie Mähwiesen und befasst sich generell mit Flächen wie Wiesen, Weiden, Moore und Gewässer. Sie wird von der LUBW beauftragt. Die Waldbiotopkartierung hingegen wird von der FVA beauftragt und beinhaltet alle Waldgebiete in Baden-Württemberg inklusive kleinen Lichtungen, Waldgewässer, etc. sowie alle Offenlandflächen unter 0,5 ha. Die FFH-Lebensraumkartierung beruht auf der Umsetzung der FFH-Richtlinien der Europäischen Union (Richtlinie 92/43/EWG) zur Kartierung von Lebensräumen mit gemeinschaftlichem Interesse und deren Erhaltung. Dabei wird die Kartierung der Lebensraumtypen nur innerhalb von FFH-Schutzgebieten durchgeführt und diese werden nach Anhang I der FFH-Richtlinie abgegrenzt und bewertet. Dabei müssen nur die FFH-Lebensraumtypen des Anhang I der FFH-Richtlinie erfasst werden, wie Wacholderheiden oder Borstgrasrasen. Damit liefert die FFH-Kartierung einen Beitrag zum Schutz der FFH-Gebiete - welchen Teil der europäischen Natura-2000-Schutzgebiete darstellen - welche ein zusammenhängendes Netzwerk darstellt. Generell ist die Biotopkartierung umfassender und dient dem allgemeinen Biotopschutz, während die FFH-Kartierung spezialisiert auf europäisch bedeutende Lebensräume ist.

Schutzgebietskategorien

Die berücksichtigten Schutzgebietskategorien unterscheiden sich hinsichtlich des Zwecks, wieso diese eingerichtet wurden, dem Zeitraum wann diese eingerichtet wurden und der Fläche, welche sie in Baden-Württemberg einnehmen (<https://www.lubw.baden-wuerttemberg.de/natur-und-landschaft/schutzgebietskategorien>, Aufgerufen am 27.09.2021, LUBW-Schutzgebietsstatistik). Naturschutzgebiete (NSG) werden in Baden-Württemberg (BW) seit den 1930er-Jahren ausgeschrieben. Zum Zeitpunkt April 2025 gibt es 1049 Naturschutzgebiete in Baden-Württemberg (13 Schutzgebiete erstreckten sich über 2 Regierungsbezirke und werden daher naturschutzfachlich unterteilt), ihre Fläche beträgt insgesamt 89.200 ha, was 2,5 % der Fläche in BW ausmacht. Ihr Zweck ist der Schutz von Natur und Landschaft aus wissenschaftlichen, naturgeschichtlichen oder landeskundlichen Gründen sowie der Erhaltung von Lebensstätten und Biotopen gefährdeter Arten, mit dem Ziel, die langfristige Bewahrung wertvoller Biotope und Rückzugsräume für bedrohte Tier- und Pflanzenarten sicherzustellen. Fauna-Flora-Habitate (FFH) sollen die „RICHTLINIE 92/43/EWG DES RATES vom 21. Mai 1992 zur Erhaltung der natürlichen Lebensräume sowie der wildlebenden Tiere und Pflanzen“ der Europäischen Union umsetzen, zur Erhaltung der biologischen Vielfalt in Europa durch ein Netz von Schutzgebieten. In BW wurden diese 212 Schutzgebiete erst in den 2010er-Jahren ausgeschrieben und machen mit 94.680 ha ca. 12% der Fläche aus. Landschaftsschutzgebiete (LSG) dienen der Erhaltung der Vielfalt, der Eigenart und der Schönheit der Landschaft, sowie zur Erhaltung der Leistungsfähigkeit des Naturhaushalts und zur Sicherung von Erholungsgebieten. In BW gibt es 1.454 LSG welche mit ca. 800.777 ha, rund 22% der Fläche ausmachen. Die Waldschutzgebiete werden in Bann- und Schonwälder unterteilt. Bannwälder stellen Flächen ohne forstliche Bewirtschaftung dar, welche zur Erforschung der Waldentwicklung ohne menschlichen Einfluss dienen und mit ca. 7.813 ha über 124 Flächen, lediglich 0,2% der Fläche BW ausmachen. Schonwälder hingegen machen mit 17.511 ha über 365 Flächen, ca. 0,5% aus. Sie dienen als Waldreservate zum Schutz von landschaftstypischen Waldbeständen, seltener Waldgesellschaften oder zum Schutz von Biotopkomplexen und erlauben eine Bewirtschaftung und Pflege je Schutzziel. Viele dieser ausgeschrieben Schutzgebiets-Flächen überschneiden sich größtenteils, sodass beispielsweise viele NSG ganz von FFH oder LSG überdeckt werden.

Zuordnung von Fundpunkten zu Flächen

Alle weiteren Untersuchungen und Visualisierungen wurden im Programm R (Version 4.3.3, <https://cran.r-project.org/>), in Verbindung mit der integrierten Entwicklungsumgebung RStudio (<https://www.rstudio.com/>) durchgeführt. Die Zuordnung aller Fundpunkte zu Flächen/Polygonen wurde nach dem gleichen Schema durchgeführt: Mit der Funktion „SpatialPoints“ (Paket „sp“, Version 2.0.0; Pebesma et al., 2025) wurden die UTM-Koordinaten zu SpatialPoints-Ob-

jekten, mit der Projektion WGS84 (EPSG:4326) formatiert. Mit der Funktion „readOGR“ (Paket „rgdal“, Version 1.6-7; Bivand et al., 2023) wurden alle Shape-Dateien eingelesen: OFL, WLD, LRT, NSG, FFH, LSG, WSG, NUTS-Level3 & RG-BW (s.o.). Über die Funktion „spTransform“ aus dem Paket „sp“ (Version: 2.0.0) wurden alle räumlichen Daten in das UTM-Koordinatensystem (EPSG:32632) transformiert. Mit der Funktion „gDistance“ (Paket „sp“) wurde für jede Koordinate das nächstgelegene Polygon aus den einzelnen Shape-Dateien ermittelt, die Distanz in Metern aufgenommen und wichtige Informationen aus der Attributtabelle der nächstgelegenen Fläche übernommen. Alle Abbildungen aus diesem Kapitel (III), abgesehen der Sankey-plots, wurden mit dem Paket „ggplot2“ erstellt (Wickham, 2016).

Aus den Daten, welche von der LUBW und FVA zur Verfügung gestellt wurden, wurde für die Abbildungen jeweils mit den zugehörigen Biototyp /-untertyp-Nummern und dem FFH-Lebensraum-Code gearbeitet, da Bezeichnungen teilweise über zehn Wörter umfassen. Diese Abkürzungen ermöglicht trotzdem eine eindeutige Zuordnung der Biotop- und Lebensraumtypen und sind in der Fachwelt bekannt. Zur besseren Übersicht wird eine Tabelle eingefügt, in der alle nachfolgenden Abkürzungen der Biotop- und Lebensraumtypen zu ihren Bezeichnungen zugeordnet werden können (s. Tabelle 6). Diese Zuordnung beruht auf den Veröffentlichungen von Biewald et al. (2014) und Breunig et al. (2018).

4.1.1 Untersuchung der AHO-Daten aus Baden-Württemberg

Die Daten des Arbeitskreis Heimische Orchideen Baden-Württemberg (AHO)

Die Daten zur Untersuchung verschiedener Orchideenarten, zwei aus der Gattung *Platanthera* sowie zum Vergleich mit weiteren sieben Orchideenarten - aus sieben Gattungen - wurden mir vom AHO zur Verfügung gestellt und beinhalten die Arten: *Anacamptis morio*, *Cephalanthera damasonium*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Gymnadenia conopsea*, *Neottia ovata*, *Ophrys apifera*, *Orchis mascula*, *P. bifolia* und *P. chlorantha* (Übergabe der Daten: *Platanthera*: 2022; weitere Arten: 2023). Die weiterführenden Arten wurden aus verschiedenen Gründen ausgewählt: *A. morio* aufgrund ihrer starken Gefährdung (Breunig & Demuth, 2023: Rote-Liste-Kategorie 2 – stark gefährdet), dem seltenen Vorkommen in Baden-Württemberg (BW) und dem ähnlichen Verbreitungsmuster zu den beiden *Platanthera*-Arten (Bergfeld et al., 2019). *C. damasonium*, *D. fuchsii* und *G. conopsea* aufgrund ihrer weiten Verbreitung in BW, der ähnlichen Verbreitung zu beiden *Platanthera*-Arten und dem häufigen gemeinsamen Auffinden während meiner Feldarbeit 2021. Dazu stellen diese drei Arten, Vertreter von drei mehr oder weniger diversen Gattungen in BW da (*Cephalanthera* = 3, *Dactylorhiza* = 5, *Gymnadenia* = 3; Bergfeld et al., 2019). *N. ovata* aufgrund ihres sehr ausgedehnten Verbreitungsgebietes in BW, dem geringen Gefährdungsgrad

Kapitel [III] Geogr.-Ökol. Untersuchung – Material und Methoden [4.1]

Tabelle 6 - Zuordnung der Biotop- und Lebensraumtypen: Abkürzungen zu ihrer Bezeichnungen nach Biewald et al., (2014) und Breunig et al., (2018).

Biotoptypen					
Code	Bezeichnung	Code	Bezeichnung	Code	Bezeichnung
1111	Sickerquelle	1210	Naturnaher Bachabschnitt	1331	Altarm
1380	Naturnaher Bereich eines Sees, Weihers oder Teichs	1382	Verlandungsbereich eines naturnahen Sees, Weihers oder Teichs	2100	Offene Felsbildungen, Steilwände, Block- und Geröllhalden, Abbauflächen und Aufschüttungen
2110	Offene Felsbildung	2111	Natürliche offene Felsbildung	2120	Steilwand aus Lockergestein
2240	Kar (Geomorphologische Sonderformen)	2260	Schlucht, Tobel oder Klinge	2310	Hohlweg
2320	Steinriegel	2340	Trockenmauer	3120	Natürliches Übergangs- oder Zwischenmoor
3220	Kleinseggen-Ried basenreicher Standorte	3310	Pfeifengras-Streuwiese	3320	Nasswiese
3321	Nasswiese basenreicher Standorte der Tieflagen	3323	Nasswiese basenarmer Standorte	3340	Wirtschaftswiese mittlerer Standorte
3343	Magerwiese mittlerer Standorte	3344	Montane Magerwiese mittlerer Standorte	3452	Land-Schilfröhricht
3460	Großseggen-Ried	3520	Saumvegetation trocken-warmer Standorte	3540	Hochstaudenflur
3620	Zwergstrauch- und Ginsterheide	3630	Wacholderheiden	3640	Magerrasen bodensaurer Standorte
3641	Borstgrasrasen	3642	Flügelginsterweide	3650	Magerrasen basenreicher Standorte
3670	Saumvegetation trocken-warmer Stand	4110	Feldgehölz	4120	Feldhecke
4121	Feldhecke trockenwarmer Standorte	4122	Feldhecke mittlerer Standorte	4210	Gebüsch trockenwarmer Standorte
4212	Saumvegetation trockenwarmer	4550	Strukturreiche Waldränder	5120	Rauschbeeren-Fichten-Wald
5230	Auwald der Bäche und kleinen Flüsse	5310	Eichen- oder Hainbuchen-Eichen-Wald trockenwarmer Standorte	5313	Waldlabkraut-Hainbuchen-Traubeneichen-Wald
5320	Buchen-Wald trocken-warmer Standorte	5321	Seggen-Buchen-Wald	5340	Kiefern-Wald trocken-warmer Standorte
5410	Schlucht-, Blockhalden- und Hangschuttwald frischer bis feuchter Standorte	5612	Hainbuchen-Stieleichen-Wald	5640	Eichen-Sekundärwald
5720	Geißelmoos-Fichten-Wald, z. T. mit Kiefer	5800	Torfstichwald	5910	Laubbaum-Bestand (Naturfern)
5920	Mischbestand aus Laub- und Nadelbäumen (Naturfern)	5921	Mischbestand mit überwiegendem Laubbaumanteil (Naturfern)	5922	Mischbestand mit überwiegendem Nadelbaumanteil (Naturfern)
5940	Nadelbaum-Bestand (Naturfern)				
Lebensraumtyp (LRT)					
5130	Wacholderheiden	6510	Magere Flachland-Mähwiesen	9130	Waldmeister-Buchenwald

(Breunig & Demuth, 2023: Rote-Liste-Kategorie * – nicht gefährdet) und meiner häufigen Beobachtung zusammen mit *Platanthera* im Jahr 2021. *Ophrys apifera* aufgrund der relativen Seltenheit in BW und den trotzdem häufigen Beobachtungen zusammen mit *Platanthera*-Arten. *Orchis mascula* aufgrund des ähnlichen Verbreitungsmusters zu den *Platanthera*-Arten und der gleichzeitig seltenen gemeinsamen Beobachtungen in meiner Feldarbeit 2021.

Der Datensatz des AHO umfasst eine Vielzahl verschiedener Informationen zu den Fundmeldungen der Orchideen aus Baden-Württemberg, darunter auch Informationen zu: den Arten, dem Funddatum, der Anzahl beobachteter Individuen, dem Fundort sowie der Genauigkeit der Fundortangabe, dem Finder und dem Melder, welcher die Daten dem AHO übermittelt hat. Die einzelnen Fundmeldungen können alle diese Angaben berücksichtigen, bei einem Teil der Fundmeldungen können Angaben zu einzelnen Datenkategorien auch fehlen. Der Fundort wird über verschiedene geographische Koordinaten aufgeführt: darunter Längen- und Breitengrad (Dezimalgrad WGS84), das Gauß-Krüger-System (GK-Rechtswert und Hochwert, Potsdam) mit Quadranten zur Einteilung des kartesischen Koordinatensystems, sowie UTM-Koordinaten mit Zone und Raster (WGS84). Die geographischen Koordinaten sind nicht vollzählig für jede Fundmeldung aufgeführt, die Genauigkeit der geographischen Angabe wird aber insgesamt durch eine Genauigkeitangabe gegeben. Diese beinhaltet eine kategorische Angabe in: mehr oder weniger metergenaue Fundorte, Fundorte welche auf 10x10 m, 100x100 m, 125x125 m, 250x250 m, 1x1km oder auf den Quadranten genau sind. Für die Finder und Melder werden im Datensatz 1580 bzw. 159 unterschiedliche Angaben gemacht. Die älteste Angabe stammt aus dem Jahre 1814 und die jüngsten von 2018, wobei 90% der Fundmeldungen nach 1905, 80% nach 1980 und 40% nach 2000 erhoben wurden. Insgesamt beinhaltet der Datensatz 93.657 angegebene Fundmeldungen über alle Arten (*A. morio* n = 3.579, *C. damasonium* = 20.197, *D. fuchsii* n = 8.546, *G. conopsea* = 13.130, *N. ovata* = 16.273, *Ophrys apifera* = 5.557, *Orchis mascula* = 6.596, *P. bifolia* = 14.667, *P. chlorantha* = 5.053).

Viele der Fundmeldungen ab dem Jahr 2000, welche mit einer Genauigkeit von mehr oder weniger Meter genau angegeben werden, wurden mit einem GNSS-Gerät (Global Navigation Satellite System) ermittelt. Diese Technologie hat sich in den letzten Jahren weiterentwickelt und ermöglicht unter guten Bedingungen eine horizontale Genauigkeit von unter 5 m (Osborne & Mossman, 2025). Osborne & Mossman (2025) geben in älteren Studien eine horizontale Genauigkeit von 1,4 bis 26 Metern an. Daher gehe ich im Weiteren von einer maximalen horizontalen Genauigkeit der Fundmeldungen von 10 Metern, für meine Untersuchung aus.

Aufarbeitung der AHO-Daten

Die AHO-Daten wurden für die weitere Untersuchung überarbeitet, um nur mit möglichst relevanten und vertrauenswürdigen Fundmeldungen zu arbeiten. Es wurden alle Fundmeldungen, welche vor 1950 oder nach 2022 erhoben wurden, ausgeschlossen, da erstere nur wenige Datenpunkte ausmachen deren aktueller Bezug nicht mehr vorhanden ist und zweitere Fehleinträge darstellen. Die in verschiedenen Koordinatensystemen vorliegenden Angaben wurden alle in Dezimalgrad für Längen- und Breitengrad entsprechend dem geodätischen Modell WGS84-System umgerechnet und jeweils auf die fünfte Nachkommastelle gerundet. Alle Meldungen, welche nicht mit einer Genauigkeit von 10x10 m oder weniger angegeben wurden, wurden ausgeschlossen. Weiter wurden alle Meldungen, welche nicht eindeutig einem Finder und Melder zugeordnet werden konnten, ausgeschlossen. Hierfür hatte Dr. R. Lorenz (langjähriges Vorstandmitglied des AHO) in Abstimmung mit der AHO-Kartierungsstelle eine Liste mit den angegebenen Findern und Meldern und der Plausibilität Ihrer Meldungen, für mich erarbeitet. Dies war nötig da viele dieser Angaben auf Abkürzungen beruhen. Alle Koordinaten wurden für eine zusätzliche Überprüfung der NUTS-Level 3 Fläche für Baden-Württemberg zugeordnet (Eurostat., 2021) und alle Fundmeldungen, welche nicht in Baden-Württemberg lagen (Abstand über 10 m), ausgeschlossen. Insgesamt wurde diese Aufarbeitung von mir nach einem strikten, konservativen Vorgehen durchgeführt, um die Zuverlässigkeit der Daten sicherzustellen. Dies war möglich, da der Datensatz eine große Anzahl an Fundmeldungen beinhaltetete.

Der Datensatz wurde für die Untersuchung weiter überarbeitet, ohne dass weitere Fundmeldungen direkt aus der Untersuchung ausgeschlossen wurden. Hierfür wurde zuerst eine eindeutige weiterführende ID vergeben. Die Anzahl der gezählten Individuen wurde entweder als konkrete Anzahl mit Schätzungen (Beispiel: ~10) oder als Mengengruppe (1, unter 10, 10-49, 50-99, 100-249, 250-499, 500-999, über 1000) in den Originaldaten angegeben. Die Schätzungen von gezählten Individuen wurden als exakte Anzahlen angesehen (~10 zu 10) und zusammen mit den Mengengruppen in eine weitere kategorische Variable zur Individuenanzahl umgeschrieben: 1-10 Individuen, 11-100, über 100. Diese Vorgehensweise dient der Vereinheitlichung und ermöglicht eine vereinfachte kategorische Untersuchung der Individuenanzahl aus welchen Meldungen ohne Individuenanzahl ausgeschlossen wurden.

Um die Integrität der Datenaufarbeitung sicherzustellen, wurden anschließend duplizierte Meldungen aus dem Datensatz identifiziert und entfernt, wobei jeweils eine Meldung beibehalten wurde. Zuerst wurden alle Meldungen entfernt, in welchen alle Einträge gleich waren. Anschließend wurde eine eindeutige Bezeichnung aus den Angaben: Art, Koordinaten, Jahr, Monat, Tag, Anzahl und Zustand gebildet, um weitere duplizierte Einträge identifizieren zu können. Finder und Melder konnten hier nicht berücksichtigt werden da diese Angaben teilweise mit anderen

Angaben dupliziert sind, so wurde häufig die Angabe einmal als voller Namen und einmal als Abkürzung angegeben. Alle Fundmeldungen mit gleicher eindeutiger Bezeichnung wurden entfernt, bzw. nur eine Meldung beibehalten.

Nach diesen Schritten waren noch 29461 Meldungen im Datensatz vorhanden (*A. morio* n = 814, *C. damasonium* = 7.073, *D. fuchsii* n= 1.762, *G. conopsea* = 4963, *N. ovata* = 5.767, *Ophrys apifera* = 2.085, *Orchis mascula* = 2.141, *P. bifolia* = 3.759, *P. chlorantha* = 1.080). Mit diesem Datensatz wurden alle weiterführenden Untersuchungen der AHO-Daten durchgeführt. Diese wurden dafür zunächst den Flächen der Shape-Dateien: OFL, WLD, LRT, NSG, FFH, LSG, WSG & RG-BW zugeordnet.

Zuordnung der Fundmeldungen zu eindeutigen Flächen

Um die weiterführenden Untersuchungen auf Flächen beziehen zu können und nicht auf die Fundmeldungen, welche mehrfach in einer Fläche über den Zeitraum von mehreren Jahren oder über verschiedene Finder aufgeführt werden könnten, wurden die Koordinaten eindeutigen Flächen zugeordnet. Weiterführende Untersuchungen beziehen sich daher immer auf Flächen/Fundorte und nicht die originalen Fundmeldungen des AHO. Dadurch lassen sich auch Unterschiede in den Individuenzahlen in einer Fläche über einen Zeitraum untersuchen.

Für die Zuordnung der Koordinaten des AHO-Datensatzes wurde zunächst eine Liste mit den einzigartigen Koordinaten (n = 17.051) erstellt und diese mit den zu einteiligen Flächen aufgeteilten Shape-Dateien der OFL-, WLD- und LRT-Kartierung zugeordnet. Jeder dieser Flächen wurde zuvor eine einzigartige Flächen-ID vergeben. Wenn der Abstand einer Koordinate zur nächstgelegenen Fläche über 10 m betraf, wurden diese, als nicht übereinstimmend angesehen und die Flächeninformationen nicht den Koordinaten übertragen. Bei einem Abstand von unter 10 m wurden die Koordinaten als übereinstimmend mit den Flächen angesehen, da von einer Abweichung von ca. 10 m beim Ermitteln der Koordinaten auszugehen ist.

Weiter wurde den Koordinaten, einer eindeutigen Fläche über die Flächen-ID, aus den drei Kartierungen zugeordnet. Diese Zuordnung wurde hierarchisch durchgeführt, wobei bei einer Übereinstimmung bis auf 10 m, der Koordinaten zu einer Fläche der OFL-Kartierung zuerst diese Flächen-ID übernommen wurde. Bei nicht Übereinstimmung mit einer OFL-Fläche wurde bei Übereinstimmung die Flächen-ID der WLD-Kartierung übernommen und bei keiner Übereinstimmung der OFL- oder WLD-Flächen wurde bei Übereinstimmung die Flächen-ID der LRT-Kartierung übernommen. Diese Einstufung wurde durchgeführt da die Biotopkartierung über die Offenland- und Wald-Biotopkartierung einem einheitlichen Kartierungs-Schema folgt und die

Offenlandkartierung die größte Übereinstimmung mit den einzigartigen AHO-Fundpunkten aufweist. 9.323 der einzigartigen Koordinaten konnte darüber bereits einer eindeutigen Fläche, als direkte Einheit aus dem Naturschutz, zugeordnet werden (OFL: $n = 5.393$, WLD: 2.396, OFL: 1.534). Über die eindeutige Flächenzuordnung konnte diesen 3.552 unterschiedlichen Flächen ihr eindeutiger Biotop- oder Lebensraumtyp zugewiesen werden. Diese Flächen hatten eine mediane Flächengröße von 5.929 qm (Quartile: 10% = 637 qm, 25% = 1.850 qm, 75% = 18.948 qm, 90% = 64.542 qm), wobei die Verteilung der unterschiedlichen zugewiesenen Flächen rechtsschief ist und mit logarithmischer Darstellung eine Normalverteilung wiedergibt (s. Ergänzende Abbildung 9), also die meisten Punkte in kleinen Flächen gefunden wurden und immer weniger in größer werdenden Flächen. Bei dieser Untersuchung konnte keine zusätzliche manuelle Zuordnung weitere Flächen zu Biotoptypen durchgeführt werden, da diese nicht von mir begangen wurden und eine sehr große Anzahl an Fundorten betrifft. Dahingehend unterscheidet sich die Untersuchung der Biotoptypen der Fundorte aus Kapitel (II) und denen der AHO-Daten.

Für die 7.728 nicht zuordenbaren Koordinaten wurden hypothetische Flächen definiert um die zugehörigen Fundmeldungen mit den übrigen Vergleichen zu können. Diese Vergleiche betreffen das Kartieren neuer Fundorte über die Jahre, die Zuordnung von Flächen zu den Schutzgebieten, dem Vergleich der Individuenzahlen auf den Flächen sowie das gemeinsame Auffinden der Arten auf Flächen. Für die Vergleiche der Flächen, welche die Biotop- und Lebensraumtypen beinhalten, wurden diese hypothetischen Flächen nicht berücksichtigt. Für die Zuordnung der Koordinaten in die hypothetischen Flächen wurde zunächst eine Liste mit allen Flächen-ID erstellt welchen Koordinaten zugeordnet wurden und die Anzahl der unterschiedlichen einzigartigen Koordinaten gezählt. Wenn in einer Fläche mehr als eine Koordinate aufgeführt wurde ($n = 1.333$ Flächen) wurde der mittlere Abstand dieser Koordinaten zueinander ermittelt. Dies geschah über die Funktion „dism“ (Paket „geosphere“, Version: 1.5.18; Hijmans, 2024) welche mit der Vincenty-Methode für Ellipsoide (fun=“distVincentyEllipsoid“) angewendet wurde, um die Distanzen mit hoher Genauigkeit zu berechnen. Die Entfernungen der Koordinaten wurden als Matrix ausgegeben und diese für jede Fläche gemittelt ($n = 1333$ Flächen; Mittelwert = 145 m, SD = 219 m; Quartile: 25% = 39 m, 50% = 79 m, 75% = 162 m). Die einzigartigen Koordinaten, welche keiner Fläche zugeordnet werden konnten ($n = 10.797$ AHO-Meldungen, 7.728 unterschiedliche Koordinaten), wurden über ein Clustering in theoretischen Flächen eingeteilt. Es wurde der DBSCAN-Algorithmus mit der Funktion „dbscan“ (Paket: „dbscan“, Versio: 1.1.11; Hahsler et al., 2019) verwendet. Als geographischer Abstand, bis zu welchen Koordinaten einer Fläche zugewiesen werden, wurde das dritte Quartil (162 m) angegeben und die Mindestanzahl an Koordinaten pro Fläche wurde als eins angegeben. Das dritte Quartil wurde verwendet da davon auszugehen ist das die Fundpunkte welche Flächen zugeordnet wurden sich nicht direkt

am Rand dieser Flächen befinden und um eine nachvollziehbare Einteilung in theoretische Flächen zu gewährleisten. Dadurch wurden die 7.728 Koordinaten ohne eindeutige Flächenzuordnung zu 4.054 theoretischen Flächen zugeordnet. Diesen theoretischen Flächen konnte aber kein Biotop- oder Lebensraumtyp zugeiwesen werden, weswegen diese in den Auswertungen und Abbildungen, welche sich mit diesen beschäftigen nicht berücksichtigt wurden. Sie konnten aber für die Auswertung des zeitlichen Verlaufs der AHO-Meldungen, die Individuenzahlen auf Flächen und ihre Veränderung über die Zeit, dem Abstand der Flächen zu Schutzgebieten und zur Auswertung der gemeinsamen Vorkommen der berücksichtigten Orchideen-Arten einbezogen werden. Insgesamt ergab sich nun eine Gesamtanzahl von 7.606 unterschiedlichen Flächen: reale Flächen aus den Kartierungen des Naturschutz 3.552 (OFL=1822, WLD = 1173, LRT = 577) und 4.054 theoretische Flächen, welche sich unterschiedlich über die Arten verteilen (s. Tabelle 7).

Die Koordinaten aus dem AHO-Datensatz wurden zusätzlich den verschiedenen Shape-Dateien der Schutzgebietskategorien: NSG, FFH, LSG und WSG, sowie der naturräumlichen Gliederung (RG-BW) zugeordnet (s.o.). Die 7.606 unterschiedlichen Flächen wurden Distanzen zu den Schutzgebieten, als Abstand der nächsten Koordinate aus der Fläche zum nächstgelegenen Schutzgebiet, zugeordnet. Zudem wurden die Flächen ihrer RG-BW (Level: GROSSLAN00) zugeordnet, welche in allen Fällen über eine eindeutige Zuordnung aller Koordinaten in den Flächen möglich war. Für die Zuordnung der Flächen in die Schutzgebietskategorien wurde zusätzlich, neben der numerischen Distanz in Metern, jeweils eine kategorische Einteilung durchgeführt. Hier wurden die Flächen als innerhalb des Schutzgebietes betrachtet, wenn ihre nächstgelegene Koordinate nicht mehr als 10 m zum nächstgelegenen Schutzgebiet entfernt ist (s. Abbildung 24). Um eine Einschätzung der Schutzverhältnisse der kartierten Flächen der einzelnen Arten zu erhalten, wurde eine hierarchisch-kategorische Zuordnung der Flächen nach Schutzgebietskategorien vorgenommen. Dabei wurden die Flächen zunächst den Naturschutzgebieten (NSG) zugeordnet, sofern sie innerhalb dieser lagen. War dies nicht der Fall, erfolgte die Zuordnung zu den FFH-Schutzgebieten und schließlich zu den Landschaftsschutzgebieten (LSG). Flächen, die keiner dieser Schutzgebietskategorien zugeordnet werden können, wurden als außerhalb liegend, also ohne Schutzstatus klassifiziert (s. Ergänzende Abbildung 10).

Tabelle 7 – Anzahl der Fundorte zu den Arten: gibt die Anzahl der Fundorte, als eindeutige zugeordnete Flächen der neun Arten an unterteilt in die Herkunft der Flächen; die Flächen der Biotopkartierung sind weiter unterteilt in die Offenland- und Waldbiotopkartierung; die Zusätzlichen Fundorte stellen die theoretischen Flächen dar; welche durch ein geographisches Clustering erzeugt wurden; diese sind nochmal unterteilt in die Anzahl der Flächen welche nur auf einer Meldung und somit auch nur einer Koordinate beruhen.

Anzahl Fundorte (nach ID) Art\	Alle	Biotopkartierung			LRT	Zusätzliche Fundorte	
		Insgesamt	Wald	Offenland		Insgesamt	Mit nur einer Meldung
<i>Anacamptis morio</i>	259	134	19	115	49	76	59
<i>Cephalanthera damasonium</i>	3498	1015	513	502	242	2241	1548
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	960	414	176	238	69	477	336
<i>Gymnadenia conopsea</i>	1680	1052	283	769	152	476	326
<i>Neottia ovata</i>	2253	1122	398	724	200	931	662
<i>Ophrys apifera</i>	950	608	93	515	80	262	182
<i>Orchis mascula</i>	812	379	158	221	100	333	239
<i>Platanthera bifolia</i>	1672	696	265	431	155	821	545
<i>Platanthera chlorantha</i>	663	282	156	126	25	356	263

Visualisierung der Fundorte nach eindeutigen Flächen

Anhand der Einteilung der Fundortmeldungen der überarbeiteten AHO-Daten in eindeutige Flächen konnte für alle neun Arten verschiedene Informationen aus den Daten berechnet und visualisiert werden. Darunter: der zeitliche Verlauf der Fundmeldungen, allgemein bei Fläche und bei neu kariierter Fläche; der Verlauf der gezählten Individuen in einer Fläche, welche mehrfach kartiert wurden; den Abstand zu den einzelnen Schutzgebieten der Flächen, die Biotop- und Lebensraumtypen der Flächen und deren gesetzlicher Schutzstatus sowie die Koexistenz der Arten auf den gleichen Flächen.

Alle Angaben wurden einzeln für jede inkludierte Art der Untersuchung durchgeführt: Um die zeitliche Entwicklung der aufgenommenen Fundmeldungen zu betrachten, wurde die Anzahl der

verschiedenen Fundmeldungen nach unterschiedlichen Flächen pro Jahr für jeder Jahr ermittelt. Gleichzeitig wurde die Anzahl der neu kartierten Flächen, also der Flächen, welche in den Vorjahren noch nicht kartiert wurden, ermittelt (s. Abbildung 23, s. el. Anhang Abbildung: 80-86). Weiter wurden Flächen ermittelt, in welchen eine Art über einen Zeitraum von mindestens 20 Jahren mehrfach kartiert wurde und mit unterschiedlichen Individuenzahlen aufgenommen wurde. Die Veränderungen der Individuenzahlen nach Flächen wurde zusätzlich nach den Biotop-/Lebensraumtypen unterteilt, um Unterschiede auf den Flächen nach Habitaten feststellen zu können (s. Abbildung 27). Um die Anzahl der Individuen auf den kartierten Flächen insgesamt betrachten zu können wurden diese zeitunabhängig dargestellt (s. Abbildung 26) und ebenfalls nach Biotop-/Lebensraumtypen unterteilt (s. Ergänzende Abbildung 12).

Abschließend wurden die Arten in direkten Bezug zueinander gestellt. Dies war möglich, da die erhobene Datengrundlage für alle Arten auf dem gleichen methodischen Datensatz des AHO beruht, welche zusammen aufgearbeitet wurde. Zuerst wurde die Arten zu den Häufigkeiten, mit welchen sie in den unterschiedlichen Biotoptypen kartiert wurden als Sankey-Diagramm aufgetragen. Diese wurden nach dem Tutorial <https://www.data-to-viz.com/graph/sankey.html> erstellt (s. **Fehler! Verweisquelle konnte nicht gefunden werden.**) und es wurde nur mit den Biotoptypen gearbeitet, da die Lebensraumtypen viel seltener Flächen zugeordnet wurden (s. el. Anhang eS1). Dafür wurden zuerst alle Arten untersucht und nur die Biotoptypen aufgetragen, in welchen die Arten jeweils häufig (≥ 15 -mal) gefunden wurden. Für diesen ersten Plot wurden die Biotoptypen zum einmalig, nicht als Biotoptypuntergruppen, sondern auf Biotoptypniveau betrachtet (Bsp. 36.61 als 36.60; Demuth et al., 2016). Um Unterschiede zwischen den aufgeführten Platanthera-Arten aus dem AHO-Datensatz zu untersuchen, wurden diese separat in einem zweiten Sankey-Diagramm, mit einer Zuordnung ab drei Flächen, abgebildet. Da sich in Kapitel (II) gezeigt hat, dass *P. chlorantha* in Baden-Württemberg in zwei genetische Gruppen unterteilt werden kann - *P. chlorantha* s.str. und die Pseudo-Chlorantha, die nur im Schwarzwald ohne erstere vorkommt - wurden die Fundorte der AHO-Daten für *P. chlorantha* nochmals unterteilt. Anhand der RG-BW (Level: GROSSLAN00) Zuordnung wurden die Fundorte in zwei Gruppen, innerhalb und außerhalb des Schwarzwaldes, eingeteilt und diese Aufteilung nach Biotoptypen der *P. chlorantha* als drittes Sankey-Diagramm aufgetragen. Hierbei wurden alle zugewiesenen Flächen berücksichtigt, welche einem Biotoptypen zugewiesen werden konnten. Da den Biotoptypen jeweils einen gesetzlichen Schutzstatus zugewiesen werden konnte (Breunig et al., 2018; Demuth et al., 2016), konnte dieser in den Sankey-Diagrammen als Farbe der Biotopboxen zugewiesen werden. Weiter konnte die Anzahl der unterschiedlichen Biotoptypen, in welchem jede Art nachgewiesen wurde, zu ihrem gesetzlichen Schutzstatus untersucht werden (s. Ergänzende Abbildung 13). Auch die Häufigkeit, mit welcher die neun Arten auf derselben zugeordneten Fläche nachgewiesen wurde, konnte untersucht werden (s. Ergänzende Abbildung 14) um

einen Überblick zu bekommen wie häufig diese, unabhängig der Biotypen, zusammen beobachtet werden.

4.1.2 Standorte der Untersuchten *Platanthera* Taxa (Kapitel II)

Für die Untersuchung der Fundorte der Gattung *Platanthera* in Mitteleuropa wurde ebenfalls mit den erhobenen Fundort-Daten aus dem Kapitel (II) gearbeitet (s. el. Anhang Tabelle: eS1), da diese eine genauere Einteilung der *Platanthera* in die vier Gruppen: *P. bifolia*, *P. chlorantha*, *P. pervia* und Pseudo-Chlorantha erlauben. Diese wurden zuvor, auf Grundlage der NUTS-Level 3 Regionen, in verschiedene Fundorte unterteilt, benannt und nummeriert. Der Datensatz beinhaltet 174 Fundorte, wobei die meisten Fundorte im Westen von Mitteleuropa (Baden-Württemberg, Deutschland) liegen. Die Gruppe der Pseudo-Chlorantha stellt eine kryptische Art da, welche morphologisch der *P. chlorantha* entspricht, genetisch, aber signifikante Unterschiede zu dieser aufweist und nur in den deutschen Mittelgebirgen (Schwarzwald, Hochtaunus und Nord-Eifel) nachgewiesen wurde. Weitere angegebene Taxa des Datensatzes wurden für die Untersuchung nicht berücksichtigt. Für die Analyse, welche im Kapitel (II) durchgeführt wurde, wurde Material aus der Studie von Durka et al. (2017) berücksichtigt. Die Fundorte aus dieser Studie, welche im Kapitel (II) mitberücksichtigt wurden, wurden auch hier mit einbezogen. Der Datensatz beruht insgesamt auf 32 unterschiedlichen Sammlern, welche häufig in unterschiedlichen Kombinationen bei gemeinsamer Feldarbeit angegeben sind. Die Koordinaten werden als Dezimalgrad des WGS84 angegeben und wurden mit verschiedenen GNSS-Geräten (Global Navigation Satellite System) erhoben. Die geographische Untersuchung dieser Funddaten wurde nicht auf Individuen-level sondern Fundortlevel durchgeführt, auch wenn der Datensatz selbst sich auf Individuen bezieht.

Für die Untersuchung der Höhenlagen, in welchen die Fundorte der vier Gruppen liegen, wurde zuerst die geographische Höhe - in Metern über dem Meeresspiegel – für jede Koordinate abgerufen (s. el. Anhang Tabelle: eS1). Dies wurde über die „GNsrmt3“ Funktion des R Pakets „geonames“ (Version 0.999) durchgeführt (Rowlingson, 2019). Die Funktion greift auf ein digitales Geländemodell der Erdoberfläche mit Höheninformationen aus den Shuttle-Radar-Topography-Mission-Daten zurück und bietet mit dieser Funktion eine Auflösung von 90 m. Diese Methode wurde bereits in anderen Studien, wie in Picornell et al. (2025) verwendet. Die geographische Höhe wurde anschließend für alle Koordinaten eines Fundortes gemittelt und als einzelner Punkt in der Untersuchung aufgenommen (s. Abbildung 20). Insgesamt wurden die vier Gruppen 151 unterschiedlichen Fundorten zugewiesen, wobei mehrere Gruppen an einem Fundort aufgeführt sein können.

Für die Untersuchung der historischen klimatischen Bedingungen der Fundorte der vier Gruppen wurden Klimadaten der WorldClim Version 2.1 (Fick & Hijmans, 2017; <https://www.worldclim.org/data/bioclim.html>) heruntergeladen, welche verschiedene Durchschnittsdaten der Jahre 1970 bis 2000, mit einer räumlichen Auflösung von 2,5 Bogenminuten darstellen. Diese Daten wurden direkt über die Funktion „getData“ (R Paket: raster, Version 3.6.23) in R heruntergeladen (var = „bio“) und anschließend wurde für alle Koordinaten aus meinem Datensatz die entsprechenden 19 Klimadaten abgerufen (s. el. Anhang Tabelle: eS1). Da die Koordinaten der Fundorte teilweise auf verschiedenen Rasterflächen der Klimadaten liegen können, wurde alle doppelten Einträge aus dem Datensatz - bestehend aus den Klimadaten, dem Fundort und der Art - gelöscht. Es bleiben 196 verschiedene Einträge über (*P. bifolia*: 90; *P. chlorantha*: 65, *P. pervia*: 34, Pseudo-Chlorantha: 7; s. Abbildung 21).

Für die Untersuchung der Habitate der Flächen aus dem Datensatz des Kapitels (II) wurden nur die Fundorte übernommen, welche in Baden-Württemberg (Deutschland) liegen. Die Koordinaten dieser Fundorte wurden den Flächen der Offen- und Waldbiotopkartierung, sowie der FFH-Lebensraumkartierung zugeordnet und bei einer Distanz von unter 10 m, die Informationen zu Flächen-ID und Biotop-/Lebensraumtyp übernommen. Koordinaten, welche keiner Fläche zugewiesen werden konnten, wurden über ein Clustering mit dem DBSCAN-Algorithmus (Paket: „dbscan“, Version: 1.1.11; Hahsler et al., 2019) mit einem geographischen Abstand von bis zu 162 m (Begründung: s.o.) theoretischen Flächen zugewiesen. Die 66 Fundorte aus Baden-Württemberg wurden dadurch 95 Flächen zugewiesen, wobei mehrere Gruppen auf einer Fläche vorkommen können (*P. bifolia*: 54; *P. chlorantha*: 29, *P. pervia*: 18, Pseudo-Chlorantha: 13). Für eine einheitliche Angabe der Biotoptypen wurde eine hierarchische Zuordnung durchgeführt, in der zuerst die Biotoptypangabe der Offenland- und dann der Waldbiotopkartierung übernommen wurde. Flächen, welche nur einem Lebensraumtyp zugewiesen wurden, konnten durch eine manuelle Zuordnung über die Tabelle in Demuth et al. (2016) ebenfalls einem eindeutigen Biotoptyp zugewiesen werden (Anzahl: 3 Flächen). Die theoretischen Flächen wurden von mir durch eine nachträgliche Zuordnung der begangenen Lebensräume, nach der Kartieranleitung (Demuth et al., 2016) einem Biotoptypen zugeordnet (Anzahl: 4 Flächen, zugeordneter Biotoptyp: 2 × 3310, 3650, 3670; s. Abbildung 22). Die zugewiesenen Flächen wurden weiter zu ihrer Distanz zu den nächstgelegenen Naturschutzgebieten überprüft. Dabei wurden Flächen, deren am nächsten gelegene Koordinate maximal 10 m von einem Naturschutzgebiet entfernt sind, als innerhalb und sonst als außerhalb gewertet (s. Ergänzende Abbildung 13).

4.2 Ergebnisse

Ziel dieser Studie war es, die geographischen und ökologischen Unterschiede zwischen den vier Gruppen der Gattung *Platanthera* in Mitteleuropa zu untersuchen, um Standortpräferenzen aufzudecken und daraus mögliche naturschutzfachlich relevante Aussagen abzuleiten. Dazu wurden die Fundorte der in Kapitel (II) analysierten Individuen der vier herausgearbeiteten Gruppen hinsichtlich ihrer geographischen Höhenverbreitung sowie ihrer Klima- und Biotoppräferenzen untersucht. Dabei konnten keine Unterschiede zwischen *Platanthera bifolia* und *Platanthera chlorantha* festgestellt werden. *Platanthera pervia* hingegen kommt im Mittel in tieferen Lagen vor, unterscheidet sich aber in den meisten Klimavariablen nicht von den beiden anderen Arten. Die Gruppe der Pseudo-Chlorantha wurde dagegen nur in den sub-/ montanen Höhenlagen der deutschen Mittelgebirge nachgewiesen und unterscheidet sich auch in ihren Klimapräferenzen. Darüber hinaus wurden bei dieser Gruppe im Vergleich zu *P. chlorantha* deutliche Unterschiede zwischen den Standorten und den Biotoptypen festgestellt.

Darüber hinaus wurden die Fundmeldungen des "Arbeitskreis Heimische Orchideen Baden-Württemberg" von neun Orchideenarten, darunter die beiden *Platanthera*-Arten, untersucht, um Rückschlüsse auf den Gefährdungsgrad dieser Arten und ihre Bedeutung für den Arten- und Naturschutz ziehen zu können. Dazu wurden die Bestandsentwicklung, die Zugehörigkeit der Fundorte zu Schutzgebieten und die Biotopzugehörigkeit untersucht. Generell sind alle neun Arten häufig in Schutzgebieten anzutreffen, wobei es Unterschiede in der relativen und absoluten Häufigkeit gibt. Während die meisten Fundorte der neun Arten außerhalb von Schutzgebieten häufiger sind, sind sechs Arten in FFH-Schutzgebieten häufiger als außerhalb nachgewiesen. Während die in Kapitel (II) genannten *Platanthera*-Gruppen insgesamt häufig auch in Waldbiotopen nachgewiesen wurden, sind die neun Orchideenarten nur sehr selten in Waldschutzgebieten zu finden. Für alle neun Arten wurden für die meisten Fundorte Individuenzahlen unter zehn angegeben und Fundorte mit Individuenzahlen über hundert beschränken sich für alle Arten auf eine Teilmenge der nachgewiesenen Biotoptypen. Dabei wurden alle neun Arten häufig in den gleichen Biotoptypen gefunden. Unterteilt man die Fundorte des AHO von *P. chlorantha* in Fundorte außerhalb und innerhalb des Schwarzwaldes, so zeigen sich große Unterschiede in den zugeordneten Biotopen, was die Annahme einer eigenständigen Pseudo-Chlorantha-Gruppe im westlichen Mittelgebirge unterstützt. Die Ergebnisse liefern wertvolle Hinweise auf die ökologischen Ansprüche der untersuchten Arten und Gruppen und deren naturschutzfachliche Bedeutung.

4.2.1 Standorte der untersuchten *Platanthera* Gruppen aus Kapitel (II)

Höhenverteilung der Fundorte

Die vergleichende Untersuchung der Höhenlagen der Fundorte der vier Gruppen aus Kapitel (II) zeigt gruppenspezifische Unterschiede (s. Abbildung 20): *P. bifolia* und *P. chlorantha* weisen eine hohe Übereinstimmung in ihren Höhenpräferenzen auf: Beide Arten besiedeln vergleichbare mittlere Höhenlagen und sind bis auf Meeresspiegelhöhe verbreitet. *P. pervia* konnte hingegen in Höhenlagen ab 54 m nachgewiesen werden, hat aber mit 265 m eine geringere mittlere Höhe als die anderen Gruppen. Trotzdem wurden auch für *P. pervia* einzelne Fundorte in Höhenlagen bis zu 1.610 m nachgewiesen. Die Anzahl der Fundorte ist für *P. pervia* mit $n=33$ aber deutlich geringer als für *P. bifolia* ($n=85$) und *P. chlorantha* ($n=63$). Für die Pseudo-Chlorantha Gruppe konnten nur $n=7$ Fundorte nachgewiesen werden, wobei fünf dieser Fundorte im Schwarzwald (Baden-Württemberg, Deutschland) nachgewiesen wurden. Diese sieben Fundorte weisen mit einem Mittelwert von über 1.000 m deutlich höher gelegene Fundorte auf, als die anderen drei Gruppen und selbst der tiefste Fundort (Sistig) ist mit 607 m in montanen Höhenlagen der deutschen Mittelgebirgen nachgewiesen.

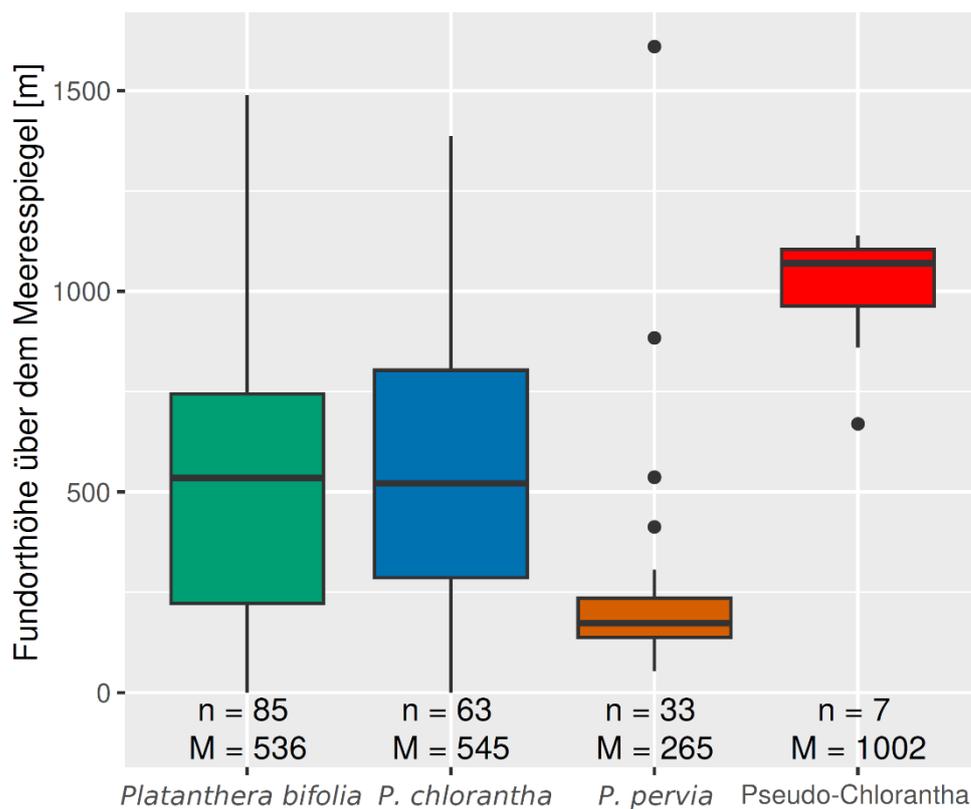


Abbildung 20 - Höhenlage der Fundpunkte aus Kapitel (II): Boxplot der Höhenverteilung (Meter über Meeresspiegel) für die vier in Kapitel (II) definierten Gruppen; Farbgebung der Boxen entsprechend der Gruppenzuordnung aus Kapitel (II); Fundpunkte basieren auf den gemittelten geographischen Koordinaten pro FundortID; auf der Abbildung sind für jede Gruppe die Anzahl der Fundorte (n) sowie der gerundete Mittelwert der Höhenlage (M in Metern) angegeben.

Klimatische Unterschiede der vier Gruppen

Die Betrachtung der klimatischen Parameter der vier Gruppen aus Kapitel (II), basieren auf den 19 Klimavariablen der WorldClim-Klimadaten Version 2.1 der Jahre 1970-2000, wobei Unterschiede zwischen den Arten in bestimmten Parametern erkennbar sind (s. Abbildung 21): Die Pseudo-Chlorantha-Gruppe weist besonders bei den Niederschlags-Variablen BIO12 (jährlicher Niederschlag), BIO13 (Niederschlag des nassesten Monats), BIO14 (Niederschlag des trockensten Monats), BIO16 (Niederschlag des nassesten Quartals), BIO17 (Niederschlag des trockensten Quartals), BIO18 (Niederschlag des wärmsten Quartals) und BIO19 (Niederschlag des kältesten Quartals) im Durchschnitt höhere Werte auf als die drei anderen Gruppen. Diese drei Gruppen unterscheiden sich nur marginal in diesen Variablen. Nur in der BIO15 (Niederschlagssaisonalität) weist die Pseudo-Chlorantha Gruppe einen niedrigeren Mittelwert auf als die drei anderen Gruppen, welche sich auch für diese Variable nur gering unterscheiden. Bei den Temperaturvariablen BIO1 (mittlere Jahrestemperatur), BIO2 (Mittlere Tagesspanne), BIO4 (Temperatur-Saisonalität), BIO5 (Maximaltemperatur des wärmsten Monats), BIO6 (minimale Temperatur des kältesten Monats), BIO7 (Temperatur-Jahresspanne), BIO8 (Mittlere Temperatur des nassesten Quartals), BIO10 (mittlere Temperatur des wärmsten Quartals) und BIO11 (mittlere Temperatur des kältesten Quartals) zeigen sich ebenfalls nur geringe Unterschiede zwischen den drei Arten *P. bifolia*, *P. chlorantha* und *P. pervia*, während die Pseudo-Chlorantha Gruppe dort die geringsten Mittelwerte aufweist. Für die übrigen Variablen BIO3 (Isothermie) und BIO9 (Mittlere Temperatur des trockensten Quartals) zeigen sich keine Unterschiede in den Mittelwerten der vier Gruppen.

Verteilung der Biotoptypen

Die Untersuchung der Fundorte der vier Gruppen aus Kapitel (II) aus Baden-Württemberg, zur Zugehörigkeit ihrer Biotoptypen, inklusive der Biotopuntertypen zeigt unterschiedliche Verteilungsmuster der Gruppen (s. Abbildung 22): *P. bifolia* wurde über ihre 54 Fundorte auf 18 unterschiedlichen Biotoptypen, verteilt auf acht Biotopgruppen nachgewiesen, wobei sie eine stärkere Präferenz für die Biotopgruppen - Magerrasen & Co. und Naturferne Wälder - aufweist. In den übrigen Biotoptypen, wie Feldgehölze und Eichenwälder wurde diese Art nur vereinzelt von uns beobachtet. *P. chlorantha* zeigt eine ähnliche Verteilung wie *P. bifolia*, wurde aber von den 29 Fundorten auf weniger unterschiedlichen Biotoptypen nachgewiesen (9 Biotoptypen, 5 Biotopgruppen). Dabei wurde Sie besonders häufig in den Biotopgruppen - Magerrasen und Naturferne Wälder – beobachtet. Insgesamt wurden 21 der Fundorte auf mehr oder weniger offenen Habitaten, wie Gebüschlandschaften bis Wäldern, nachgewiesen. *P. pervia* ist trotz ihrer geringeren Fundorte (n=18) in einer Vielzahl von Biotoptypen nachgewiesen wurden (9 Biotoptypen, 6 Biotopgruppen), wobei nur die Biotoptypen 3650 (Magerrasen basenreicher Standorte, n=7) und 3310 (Pfeifengras-Streuweise, n=4) mehr als Einzelfunde darstellen. Die Pseudo-

Chlorantha-Gruppe zeigt über ihre 13 Fundorte nur eine sehr begrenzte Verbreitung in unterschiedlichen Biotoptypen (6 Biotoptypen, 2 Biotopgruppen), die auf die Biotopgruppen Wiesen & Weiden und Magerrasen konzentriert sind. Daher wurde die Pseudo-Gruppe nur auf offenen Habitaten nachgewiesen. In den Biotoptypen 3344 (Montane Magerwiese mittlerer Standorte, n=2), 3620 (Zwergstrauch- und Ginsterheide, n=1), 3640 (Magerrasen bodensaurer Standorte, n=6) und 3642 (Flügelginsterweide, n=1) wurde nur die Pseudo-Chlorantha Gruppe nachgewiesen und in keinem der Biotoptypen der Pseudo-Chlorantha wurde ebenfalls *P. chlorantha* aufgefunden.

Verhältnis der Fundorte zu Naturschutzgebieten

Über die Fundorte der vier Gruppen aus Kapitel (II) zeigt sich, dass insgesamt die meisten Fundorte in Naturschutzgebieten (NSG) liegen (53 innerhalb, 42 außerhalb, s. Ergänzende Abbildung 8). Dabei zeigt sich für die Fundorte der *P. bifolia*, *P. chlorantha* und *P. pervia* ein ähnliches Verhältnis, von mindestens 59% (*P. chlorantha*) bis maximal 83% (*P. pervia*) der Fundorte in NSG. Von den 13 Fundorten der Pseudo-Chlorantha Gruppe wurde nur ein Fundort begangen, welcher innerhalb eines NSG liegt.

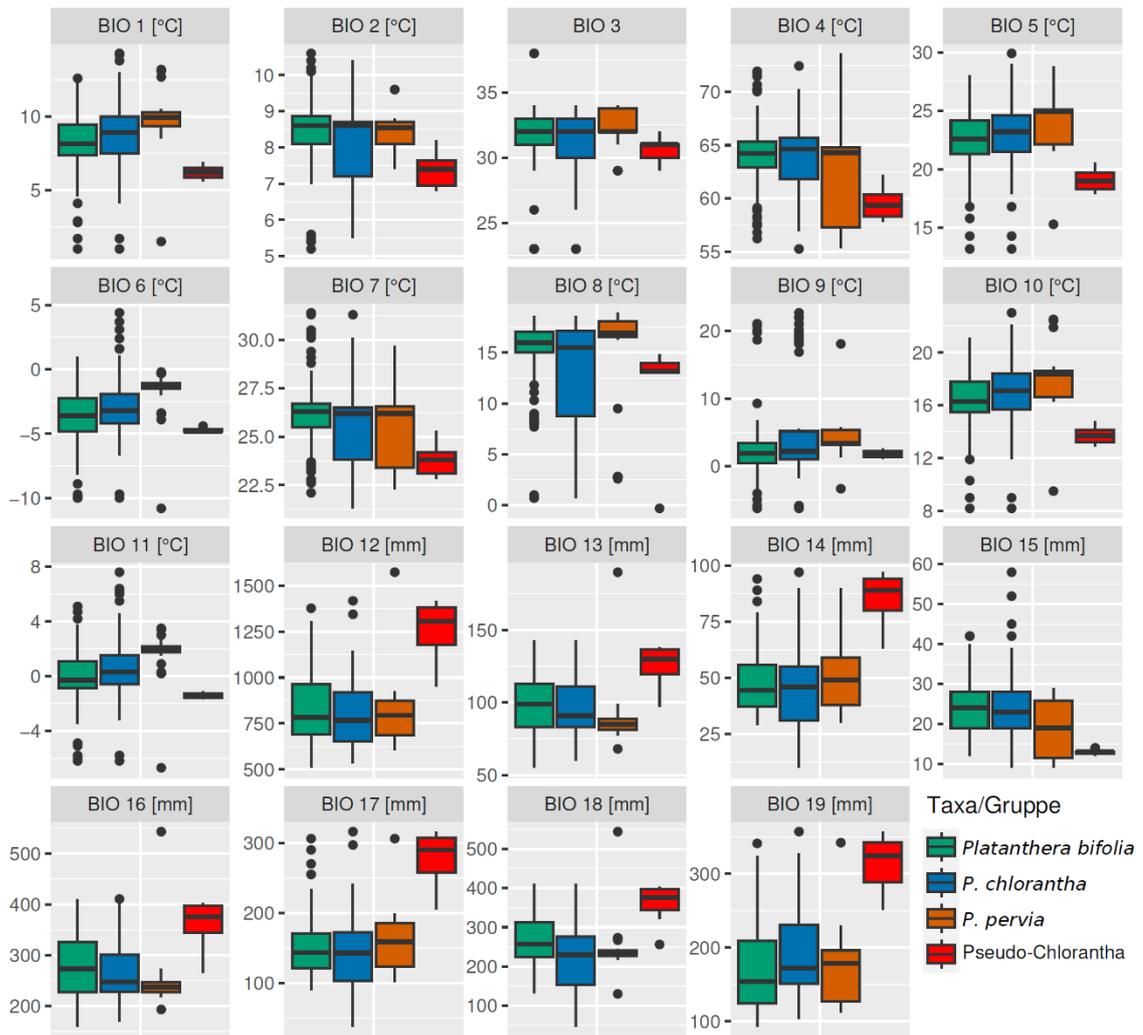


Abbildung 21 - Klimatische Unterschiede der inkludierten Fundpunkte: Darstellung klimatischer Parameter für die vier Gruppen aus Kapitel (II), Fundpunkte basieren auf den gemittelten geographischen Koordinaten pro FundortID (*Platanthera bifolia* = 90 Fundorte, *P. chlorantha* = 65, *P. pervia* = 34, *Pseudo-chlorantha* = 7); Farben der Boxplots entsprechen den Gruppenzuordnungen aus Kapitel (II). Aufgetragen sind 19 Klimavariablen auf Grundlage von WorldClim 2.1 (Fick & Hijmans, 2017; Auflösung: 2.5 Bogenminuten); BIO-Variablen: BIO1) = Mittlere Jahrestemperatur; BIO2 = Mittlere Tagesspanne; BIO3 = Isothermie; BIO4 = Temperatur-Saisonalität; BIO5 = Maximaltemperatur des wärmsten Monats; BIO6 = Minimaltemperatur des kältesten Monats; BIO7 = Temperatur-Jahresspanne; BIO8 = Mittlere Temperatur des nassesten Quartals; BIO9 = Mittlere Temperatur des trockensten Quartals; BIO10 = Mittlere Temperatur des wärmsten Quartals; BIO11 = Mittlere Temperatur des kältesten Quartals; BIO12 = Jährlicher Niederschlag; BIO13 = Niederschlag des nassesten Monats; BIO14 = Niederschlag des trockensten Monats; BIO15 = Niederschlagssaisonalität; BIO16 = Niederschlag des nassesten Quartals; BIO17 = Niederschlag des trockensten Quartals; BIO18 = Niederschlag des wärmsten Quartals; BIO19 = Niederschlag des kältesten Quartals.

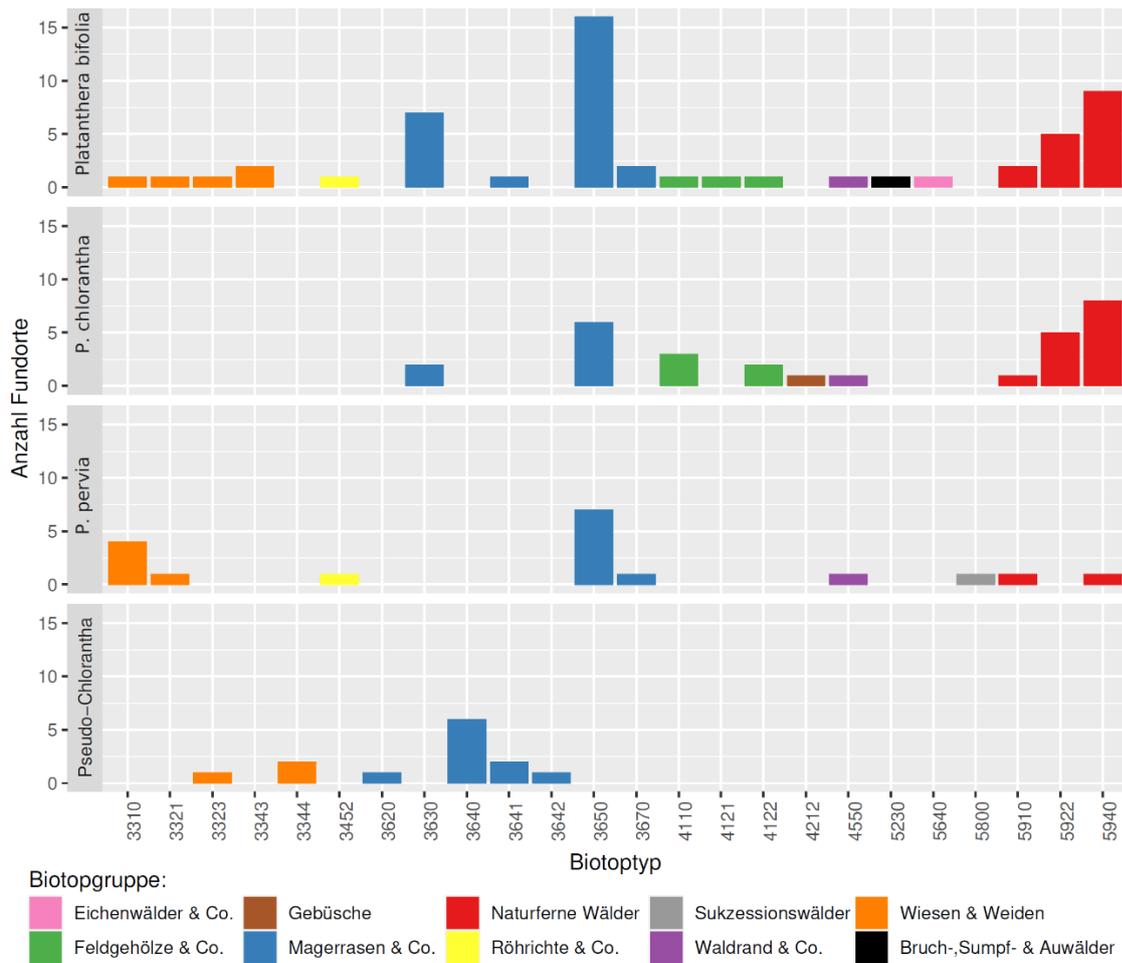


Abbildung 22 - Verteilung der Biotoptypen der Gruppen aus Kapitel (II): Histogramm der Biotoptypen-Zuordnung für die vier Gruppen aus Kapitel (II); nur Fundorte/Koordinaten aus Baden-Württemberg berücksichtigt; Zuordnung der Fundpunkte erfolgte über eine Zuordnung mit den Biotopkartierungskarten der LUBW, wobei jeder Punkt einer kartierten Fläche zugewiesen wurde; die Biotoptypen werden inklusive der Biotopuntertypen angegeben und sind nach übergeordneten Biotopgruppen farblich codiert; Balken zeigen die Häufigkeit pro Biotoptyp innerhalb jeder Gruppe; Zuordnung der Biotoptypen über die Biotoptypnummer mit Tabelle 6; Anzahl insgesamt: *Platanthera bifolia*: 54; *P. chlorantha*: 29, *P. pervia*: 18, *Pseudo-Chlorantha*: 13.

4.2.2 Untersuchung der AHO-Daten aus Baden-Württemberg

Die Datenerhebung des AHO

Bei der Untersuchung des Datensatzes des AHO, welcher zuvor überarbeitet wurde - damit mit Flächen und nicht einzelnen Fundmeldungen diese untersucht durchgeführt werden konnte – zeigt für die meisten der neun untersuchten Arten ein ähnliches Muster (s. Abbildung 23, el. Anhang Abbildung 80-86): erst ab Mitte- bis Ende der 1960er Jahren wurden vermehrt Meldungen mit einer geographischen Genauigkeit von ca. 10 m, aufgenommen. Ab den 1980er ist ein kontinuierlicher Anstieg zu beobachten und ab den 1990er Jahren sind deutlich mehr Fundorte gemeldet. Eine deutliche kurzzeitige Zunahme wird dazu Mitte der 1990 Jahren aufgeführt. Grundsätzlich ist die Anzahl neuer aufgeführter Flächen, welche über alle Jahre ermittelt wurde, mit der allgemeinen Anzahl der kartierten Flächen pro Jahr gestiegen.

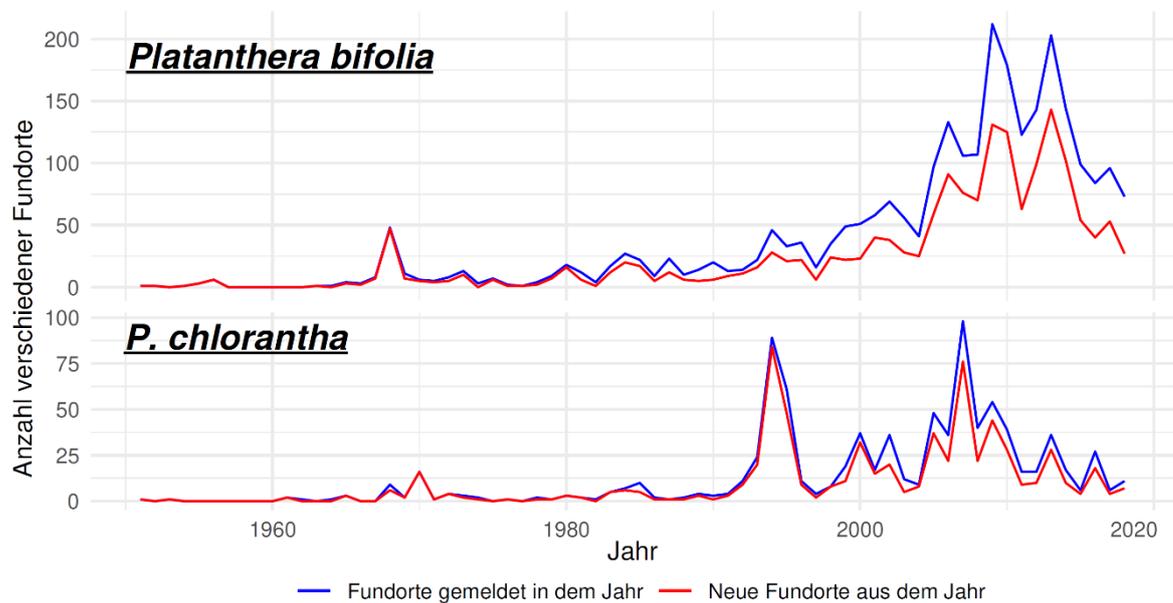


Abbildung 23 - Zeitliche Entwicklung der AHO-Kartierung der Platanthera-Arten: Zeitliche Verteilung der gemeldeten Fundorte aus den AHO-Daten für *Platanthera bifolia* (oben) und *P. chlorantha* (unten); berücksichtigt wurden nur Fundpunkte mit einer Ortsgenauigkeit von < 10 m, nur Daten aus Baden-Württembergs berücksichtigt; Koordinaten der Fundpunkte wurden mit den Flächen der Biotopkartierung der LUBW verschnitten und eindeutig einer Fläche zugeordnet; in Blau ist die Gesamtanzahl unterschiedlicher kartierter Flächen dargestellt, auf denen die jeweilige Art im jeweiligen Jahr gemeldet wurde; in Rot die Anzahl neuer Flächen, auf denen die Art zuvor noch nicht erfasst wurde; Für die weiteren Arten s. el. Anhang Abbildung: 80-86.

Schutzstatus der kartierten Flächen

Die Zuordnung der Flächen – welche vom AHO in Baden-Württemberg kartierten wurden - zeigt nach Schutzgebietskategorien unterschiedliche Verhältnisse zu ihrem Schutzstatus. Über die neun untersuchten Arten hinweg sind die Verhältnisse zu den einzelnen Schutzgebietskategorien weitestgehend gleich, wenn sich auch die absoluten Zahlen der Fundorte zwischen den Arten deutlich unterscheiden (s. Abbildung 24). Die Flächen aller Arten sind häufiger außerhalb von Naturschutzgebieten (NSG) oder Landschaftsschutzgebieten (LSG) zu finden als innerhalb. Die Fundorte der *Cephalanthera damasonium*, *Dactylorhiza fuchsii* und *P. chlorantha* sind ebenfalls häufiger außerhalb von FFH-Schutzgebieten zu finden, während für die anderen sechs Arten die Fundorte häufiger innerhalb von FFH-Schutzgebieten liegen. Die Zuordnung der Fundpunkte zu Waldschutzgebieten (WSG) fällt für alle Arten sehr gering aus. Bei der Betrachtung der relativen Zahlen der Fundorte zu ihrem höchsten Schutzstatus (NSG > FFH > LSG) zeigen sich weitere Unterschiede zwischen den Arten (s. Ergänzende Abbildung 10). *Anacamptis morio* und *Gymnadenia conopsea* sind im Verhältnis am häufigsten in NSG zu finden, *C. damasonium* ist am seltensten in NSG kartiert worden. Die anderen Arten weisen für die relative Zuordnung zu NSG mittlere Werte auf. Insgesamt sind alle Arten zu über 50% der Fundorte einer geschützten Fläche zugeordnet worden. *C. damasonium* und *P. chlorantha* haben dabei die größten Anteile an Flächen, welche nicht in einem der Schutzkategorien zu finden sind, gefolgt von *D. fuchsii*, *P. bifolia*, *Neottia ovata*, *A. morio* und *G. conopsea*. Am seltensten wurden Flächen außerhalb der berücksichtigten Schutzkategorien bei den Arten *Orchis mascula* und *Ophrys apifera* kartiert. Betrachtet man den Abstand der Fundorte, welche außerhalb der NSG liegen, zum nächsten NSG (welche insgesamt 2,5 % der Fläche von Baden-Württemberg ausmachen), wird für alle Arten ein ähnliches Muster erkannt (s. Ergänzende Abbildung 11). Die Anzahl dieser kartierten Flächen fällt leicht mit zunehmendem Abstand zu den NSG in den ersten Kilometern ab. Lediglich für *P. chlorantha* konnte dieser Trend nicht eindeutig nachgewiesen werden.

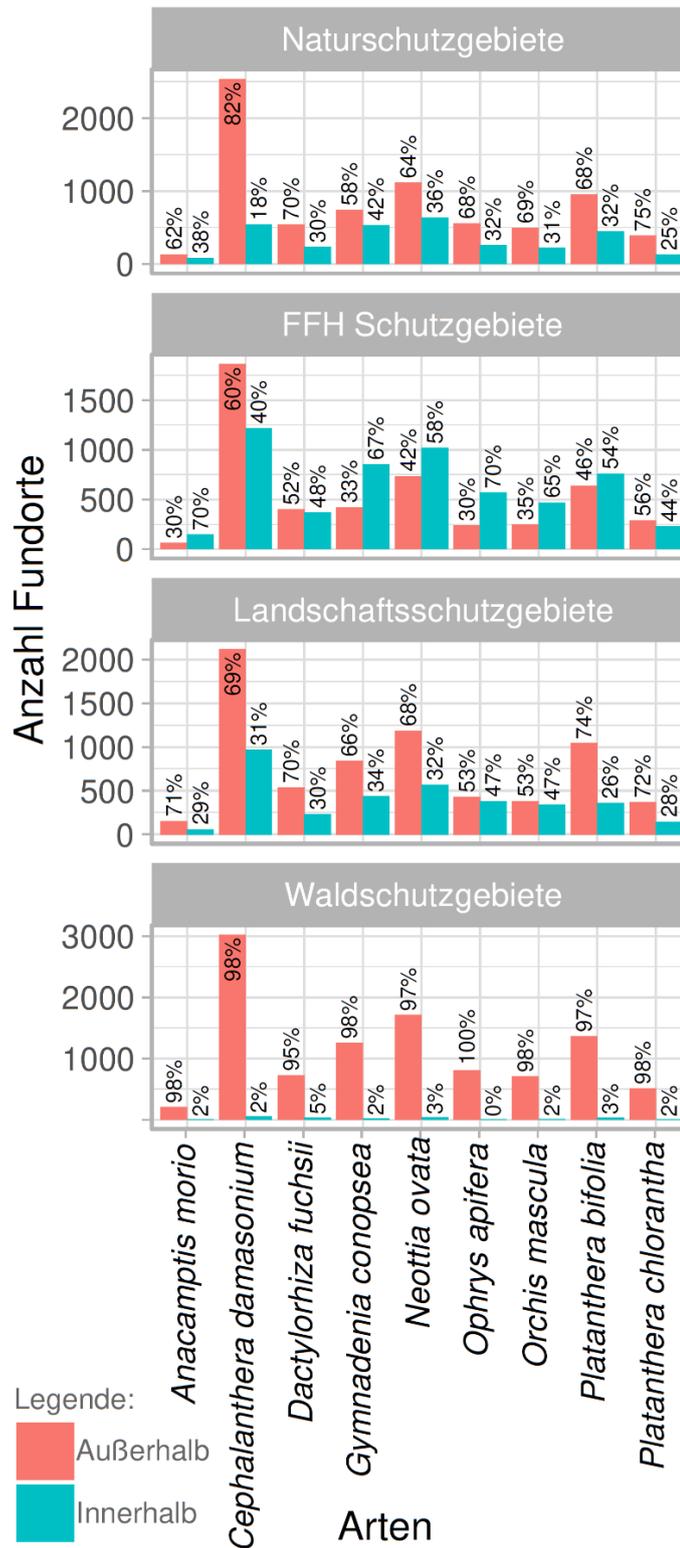


Abbildung 24 - Zuordnung der kartierten Fundorte zu Schutzgebietskategorien: Histogramm der Fundorte aller neun einbezogenen Arten aus den AHO-Daten, aufgeteilt nach Schutzgebietskategorien; die Zuordnung basiert auf dem Verschnitt der Fundortflächen mit den entsprechenden Schutzgebieten; in Blau dargestellt sind Fundorte, die innerhalb eines Schutzgebiets liegen oder sich bis auf 10 m an dessen Grenze befinden; in Rot jene, die außerhalb der betrachteten Schutzgebiete liegenden Flächen; Darstellung erfolgt als absolute Häufigkeit je Schutzgebietskategorie.

Zuordnung der Arten zu Biotoptypen

Bei der Zuordnung der Flächen - welche vom AHO kartiert worden sind – zu ihren aufgeführten Biotoptypen zeigt sich, dass die neun Arten unterschiedliche Muster aufweisen (s. Abbildung 25), dies betrifft sowohl die Häufigkeit, mit der die Arten auf Flächen der Biotoptypen nachgewiesen wurden als auch die Anzahl der verschiedenen Biotoptypen für jede Art (s. Anhang Anzahl der unterschiedlichen Biotoptypen). Dabei wurde *A. morio* nur in zwei verschiedenen Biotoptypen auf mehr als 15 Flächen (insgesamt drei Biotoptypen mit mehr als fünf unterschiedliche Flächen) nachgewiesen; diese stellen gleichzeitig die Biotoptypen dar, in welchen die meisten unterschiedlichen Arten vorkommen und die Arten am häufigsten kartiert wurden (3630 Wacholderheiden: n = 9 Arten, 3650 Magerrasen basenreicher Standorte: n=9). Diese beiden Biotoptypen zählen dazu zu den gesetzlich geschützten Biotoptypen. Bei den gesetzlich nicht geschützten Biotoptypen sind die beiden Biotoptypen 5920 (Mischbestand aus Laub- und Nadelbäumen: n=6) und 5940 (Nadelbaum-Bestand: n=6) die mit den meisten unterschiedlichen Arten sowie den meisten Kartierungen. Für die Biotoptypen, welche nur zum Teil gesetzlich geschützt sind, sind es die Biotoptypen 4110 (Feldgehölz: n=6), 4120 (Feldhecken: n=5). Insgesamt wurde *A. morio* nur auf Flächen kartiert, welche drei verschiedenen Biotoptypen zugeordnet werden, *P. chlorantha* nur auf vier unterschiedlichen Biotoptypen, *C. damasonium* hingegen auf 16 und *N. ovata* auf 15 (s. Ergänzende Abbildung 13). Dabei gilt, dass die Anzahl der gesetzlich nicht geschützten Biotoptypen mit der Anzahl der unterschiedlichen Biotoptypen pro Art ansteigt (*A. morio*: n=0, *C. damasonium*: n=5). Bei alleiniger Betrachtung der inkludierten *Platanthera*-Arten zu ihren Biotoptypen, inklusive der Biotopuntertypen wird deutlich, dass *P. bifolia* häufiger auf Flächen kartiert wurde, welche mehr unterschiedlichen Biotoptypen und -untertypen zugeordnet werden konnten (*P. bifolia*: n=32 Biotopuntertypen; *P. chlorantha*: n=21) und dass *P. bifolia* insgesamt häufiger kartiert wurde.

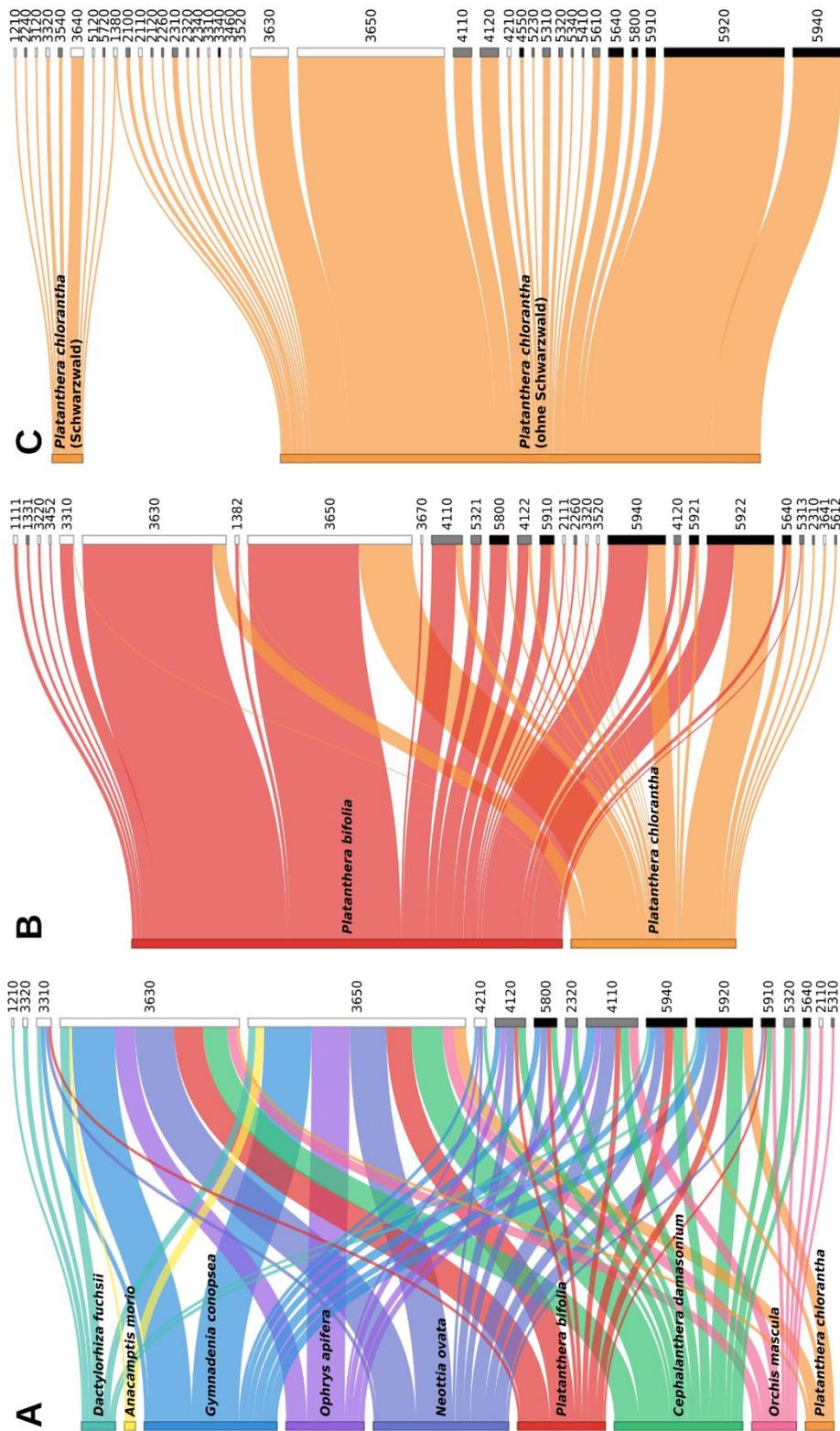


Abbildung 25 - Sankey-Plots zur Biototyp-Zuordnung der Arten: Sankey-Diagramme zur Darstellung der Zuordnung karrierter Fundorte (AHO-Daten) zu Biototypen (LUBW-Daten) anhand der Biototypnummern; Farben der Arten sind über alle drei Plots (A, B, C) konsistent; nur zuzuordnende Flächen in Baden-Württemberg berücksichtigt; A) Sankey-Plot aller neun Arten, dargestellt ab einer Mindestanzahl von 15 zugeordneten Flächen pro Biototyp, Angaben auf Biototyplevel; B) Sankey-Plot für Arten der Gattung *Platanthera* ab drei zugeordneten Flächen pro Biototyp, Angabe auf Biototyplevel; C) Biototyp-Zuordnung von *P. chlorantha* innerhalb und außerhalb des Schwarzwalds, getrennt nach dem theoretischen Verbreitungsgebiet von *P. chlorantha* und der *Pseudo-chlorantha*-Gruppe in Baden-Württemberg, alle zugeordneten Flächen ohne Mindestanzahl einbezogen, Angaben auf Biototyplevel; Boxen der Biotypen (links der Zahlen) mit Einteilung nach gesetzlichem Schutzstatus: weiß = gesetzlich geschützt, grau = teilweise geschützt, schwarz = nicht geschützt. Hinweis: Eine Überschneidung in Biotypen bedeutet nicht zwingend eine Koexistenz der Arten auf denselben Flächen; Zuordnung der Biotypnummern zu den entsprechenden Typen erfolgt über Tabelle 6.

Trägt man alle Biotoptypen, inklusive der Biotopuntertypen für *P. chlorantha* auf, unterteilt in die Fundorte, welche im Schwarzwald (da diese Pseudo-Chlorantha darstellen) und außerhalb des Schwarzwaldes liegen (s. Abbildung 25 C), erkennt man, dass nur wenige Fundorte aus dem Schwarzwald einem Biotoptypen zugewiesen werden konnten (n=17, außerhalb des Schwarzwaldes: n=264) und diese nur in neun unterschiedlichen Biotoptypen liegen. Dabei macht der Biotoptyp 3640 (Magerrasen bodensaurer Standorte) mit sieben Flächen den größten Anteil aus, während *P. chlorantha* außerhalb des Schwarzwaldes nicht in diesen Biotoptypen nachgewiesen wurde. Dabei sind sechs der Biotoptypen der *P. chlorantha* aus dem Schwarzwald gesetzlich geschützt, während die anderen drei teilweise gesetzlich geschützt sind. *P. chlorantha* wurde dazu nur in einem Biotoptypen sowohl im Schwarzwald als auch außerhalb des Schwarzwaldes, mit jeweils einer Fläche nachgewiesen (1380: Naturnaher Bereich eines Sees, Weihers oder Teichs). Alle weiteren Biotoptypen und -untertypen der Fundorte der *P. chlorantha* wurden entweder nur im Schwarzwald oder nur außerhalb des Schwarzwaldes nachgewiesen.

Individuenzahlen pro kartierter Fläche

Für die Untersuchung der Individuenzahlen auf den Flächen wurden die angegebenen Werte in drei Gruppen unterteilt (1-10, 11-100, >100), da die Zählungen aufgrund der vielen Kartierer methodisch abweichen können und für alle Arten ähnlich wie für die *Platanthera*-Arten viele Umweltfaktoren wie das Wetter das Austreiben der Individuen in den Jahren beeinflussen kann (Bateman et al., 2023; Kirillova & Kirillov, 2023). Bei mehrfach kartierten Flächen wurde immer die höchste gezählte Individuenanzahl übernommen.

Über alle Arten hinweg sind die meisten Flächen nur mit geringen Individuenzahlen von zehn oder weniger Individuen angegeben worden und nur wenige Fundorte wurden mit über 100 gezählten Individuen angegeben (s. Abbildung 26). *P. chlorantha* besitzt dabei mit 82% den größten relativen Anteil an Flächen mit wenigen Individuen (≤ 10 Individuen) und mit 17% den kleinsten Anteil der mittleren Individuenzahlen (11-100 Individuen). *C. damasonium* (75%), *Ophrys apifera* (77%) und *P. bifolia* (75%) folgen mit ebenfalls hohen Anteilen an Flächen mit niedrigen Individuenzahlen (≤ 10 Individuen), während *G. conopsea* und *N. ovata* eine etwas größere Häufigkeit in den mittleren Kategorien (11-100 Individuen) aufweisen. *A. morio* weist mit 65% in der Gruppe mit niedrigen Individuenzahlen, 26% in der Mittleren Gruppe und 9% in der Gruppe mit Individuenzahlen von über 100 Individuen, mittlere Verhältnisse in den ersten beiden Gruppen und zusammen mit *G. conopsea* das größte Verhältnis in der individuenreichen Gruppe auf. *C. damasonium*, *Ophrys apifera*, und *P. chlorantha* weisen nur 1% in dieser Gruppe (> 100 Individuen) auf, gefolgt von *P. bifolia* mit 2%.

Unterteilt man Flächen mit angegebenen Individuenzahlen der Arten weiter in die Biotoptypen (s. Ergänzende Abbildung 12) wird deutlich, dass es in jedem Biotoptyp zu jeder Art Flächen gibt, auf welchen nur wenige Individuen erfasst wurden (≤ 10 Individuen). Die Flächen auf welchen mehr als 100 Individuen gezählt wurden, sind hingegen nicht über alle Biotoptypen verteilt. *A. morio* weist nur in einem Biotoptyp (3650: Magerrasen basenreicher Standorte) Fundorte auf, welche dieser Gruppe entsprechen, während es bei den anderen Arten mehrere Biotoptypen sind (*C. damasonium* n=4 Biotoptypen, *D. fuchsii* n=10, *G. conopsea* n=8, *N. ovata* n=9, *Ophrys apifera* n=3, *Orchis mascula* n=8, *P. bifolia* n=6, *P. chlorantha* n=2).

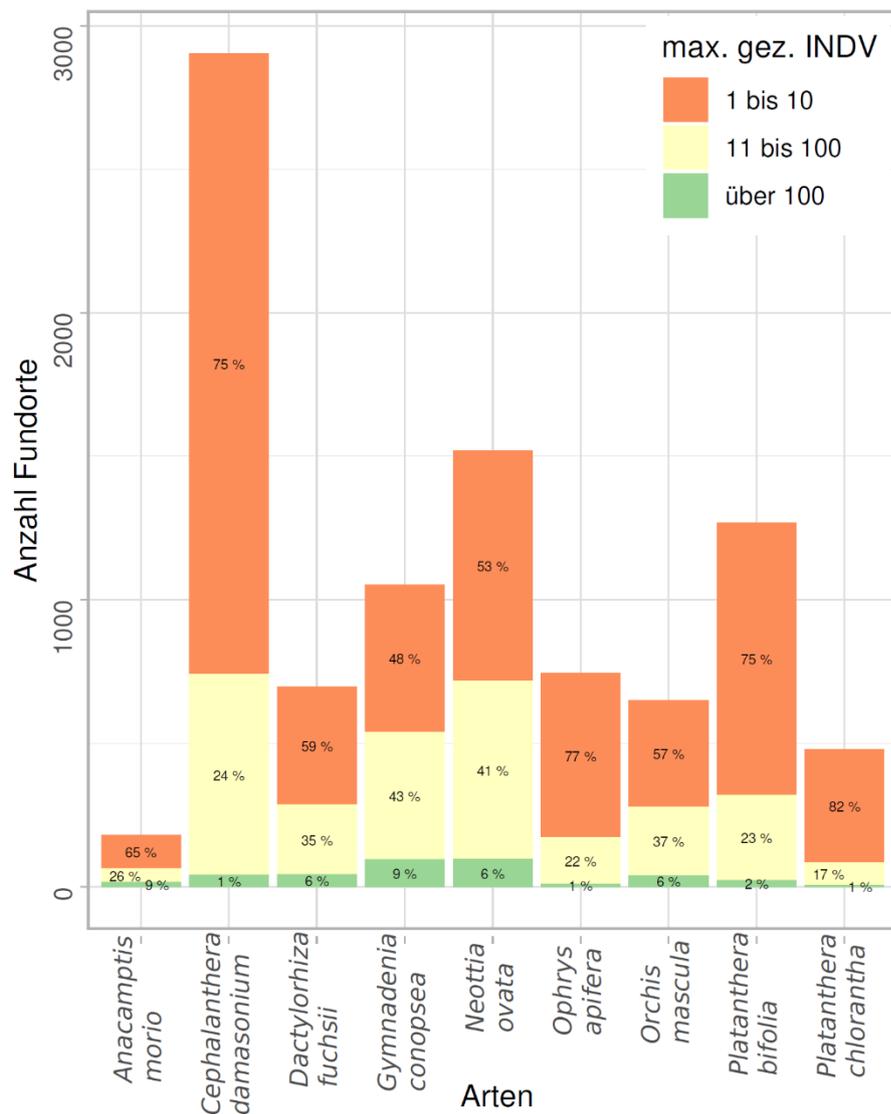


Abbildung 26 - Verteilung der Anzahl an kartierten Individuen pro Fundort: Histogramm der Anzahl der gezählten Individuen pro Fundort (AHO-Daten) für die neun berücksichtigten Arten; jeweils basierend auf der höchsten gemeldeten Individuenzahl pro Fläche; die Fundorte sind in drei Kategorien unterteilt: bis zu 10 Individuen (kleine Vorkommen), bis zu 100 Individuen (mittelgroße Vorkommen) und über 100 Individuen (große Vorkommen).

Weiter wurden die Flächen welche über einen Zeitraum, von mindestens 20 Jahren mehrfach kartiert wurden und bei denen sich die Gruppe der gezählten Individuen verändert hat, für jede Art abgebildet (s. Abbildung 27, el. Anhang Abbildung 80-86). Für die Arten: *P. chlorantha* (n=1 Fundorte), *A. morio* (n=5) und *D. fuchsii* (n=5) war dies bei nur wenigen Fundorten der Fall. Für die anderen Arten konnte kein eindeutiger Trend nachgewiesen werden. *P. bifolia* weist an 8 Fundorten eine abnehmende Veränderung der Individuenzahlen und in 9 Fundorten eine zunehmende Veränderung auf. *Ophrys apifera* weist mit 4 zunehmenden und 6 abnehmenden Fundorten ein ähnliches Muster auf. *C. damasonium*, *G. conopsea* und *N. ovata* weisen hingegen mehr Flächen auf mit zunehmenden als abnehmenden Individuenzahlen auf. *Orchis mascula* weist mehr Flächen mit abnehmenden als zunehmenden Individuenzahlen auf.

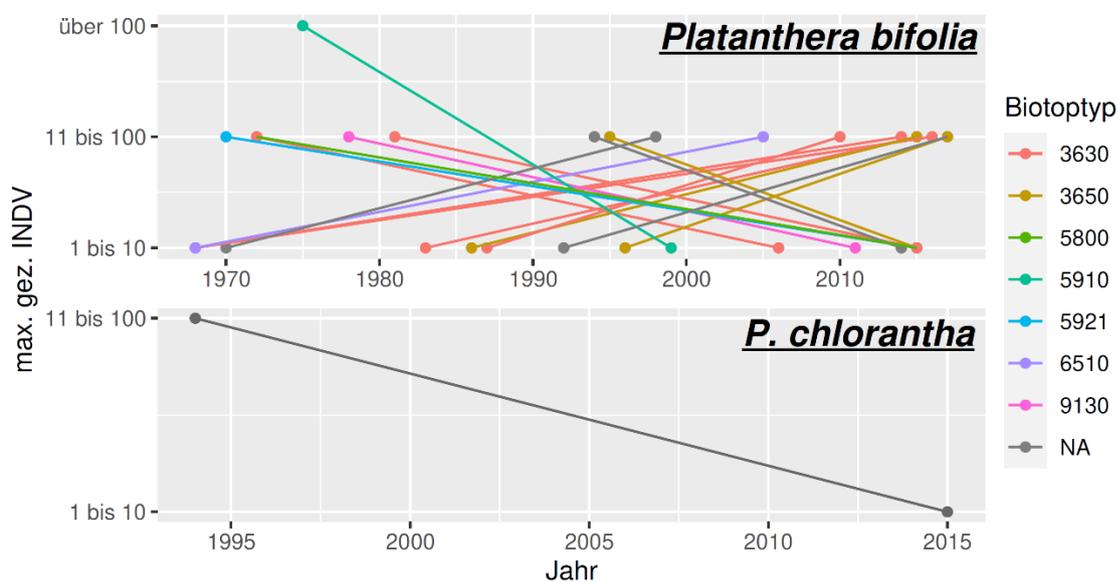


Abbildung 27 - Entwicklung der Individuenzahlen auf kartierten Flächen: Entwicklung der gezählten Individuenzahlen auf Fundorten (AHO-Daten), die über einen Zeitraum von mindestens 20 Jahren mehrfach kartiert wurden; berücksichtigt wurde jeweils die höchste gemeldete Individuenzahl pro Fläche und Jahr; Die Werte sind in drei Kategorien eingeteilt (bis 10, 11 bis 100, über 100 Individuen) und farblich nach Biotoptyp- und Biotopuntertyplevel der Fläche codiert (Zuordnung Biotoptypnummer nach Tabelle 6); Weitere Arten sind im elektronischen Anhang dargestellt (s. el. Anhang Abbildung: 80-86).

Häufigkeit von Artkombinationen auf den untersuchten Flächen

Über die eindeutig vergebene Flächen-ID konnte zusätzlich untersucht werden, wie häufig bestimmte Artkombinationen auf den Flächen vorkommen (s. Ergänzende Abbildung 14). Hierbei wurden Arten nur berücksichtigt, wenn diese mit mehr als zehn Individuen auf einer Fläche ab dem Jahr 2000 angegeben wurden. Dabei zeigt sich, dass *N. ovata* in den zwei häufigsten Kombinationen mit *G. conopsea* bzw. *C. damasonium*, sowie in sechs der weiteren neun häufigsten Kombinationen vorkommt. Also mit Abstand die häufigste Übereinstimmung mit den anderen Arten aufweist. *P. bifolia* kommt in drei der fünf häufigsten sowie in sechs der zehn häufigsten Kombinationen vor. *D. fuchsii* kommt nur in der 11-häufigsten Kombination zusammen mit *N. ovata* vor. *A. morio*, *Ophrys apifera*, *Orchis mascula* und *P. chlorantha* werden nicht in den 11 häufigsten Kombinationen aufgeführt. *A. morio* wurde dabei insgesamt auf 31 Flächen mit einer der anderen Arten kartiert, *Ophrys apifera* auf 103, *Orchis mascula* auf 80 und *P. chlorantha* auf 92 (*C. damasonium* n= 426 gemeinsame Flächen insgesamt, *D. fuchsii* n=148, *G. conopsea* n=527, *N. ovata* n=661, *P. bifolia* = 402). *P. bifolia* und *P. chlorantha* wurden insgesamt auf 31 Flächen gemeinsam vorgefunden, was ca. 34% der Flächen der *P. chlorantha* und ca. 8% der Flächen der *P. bifolia* ausmacht, auf welchen diese Arten mit einer anderen Art zusammen beobachtet wurden.

4.3 Diskussion

4.3.1 Beantwortung der Forschungsfragen

Im ersten Teil dieser Untersuchung (III-I) wurden geographische Faktoren der Fundorte der vier *Platanthera*-Gruppen (*Platanthera bifolia*, *Platanthera chlorantha*, *Platanthera pervia* und die Pseudo-Chlorantha Gruppe) aus Kapitel (II) untersucht, um standortspezifische Präferenzen zu identifizieren und naturschutzrelevante Schlussfolgerungen zu ziehen. Im zweiten Teil (III-II) wurden die Fundmeldungen des AHO für neun Orchideenarten, einschließlich der beiden *Platanthera*-Arten, ausgewertet, um ihre naturschutzfachliche Relevanz und Gefährdung zu bewerten.

(III-I) Die Fundortunterschiede der vier *Platanthera*-Gruppen

Bei der Untersuchung der Fundorte der vier *Platanthera*-Gruppen wurden Unterschiede in der Höhenverteilung und den klimatischen Bedingungen, zwischen der Pseudo-Chlorantha Gruppe und den drei Taxa *P. bifolia*, *P. chlorantha* und *P. pervia* nachgewiesen. Die Pseudo-Chlorantha wurde dabei in höher gelegenen Fundorten, mit durchschnittlich mehr Niederschlägen und geringeren Temperaturen kartiert. *P. pervia* kommt im Durchschnitt in tieferen Höhenlagen vor als *P. bifolia* und *P. chlorantha*, welche letztere sich hierin nicht unterscheiden. Die klimatischen Bedingungen der Fundorte dieser drei Taxa unterscheiden sich nur marginal. Die kartierten Fundorte der drei Taxa wurden in Baden-Württemberg häufiger in Naturschutzgebieten (NSG) kartiert, wobei *P. pervia* mit über 80% am häufigsten in NSG kartiert wurde. Die Pseudo-Chlorantha hingegen wurde mit über 80% häufiger außerhalb von NSG kartiert. Hierbei sind alle Fundorte der Pseudo-Chlorantha in Baden-Württemberg (BW) auf den Schwarzwald beschränkt. In BW unterscheidet sich die Pseudo-Chlorantha weiter zur *P. chlorantha* durch ihre Habitatpräferenzen, während erste in offenen Habitaten nachgewiesen wurde, ist die zweite primär in Waldbiotopen kartiert worden.

Aus diesen Ergebnissen lassen sich unterschiedliche standortspezifische Präferenzen der Pseudo-Chlorantha Gruppe ableiten, welche auf ihre geographische Verbreitung in Teilen der Deutschen Mittelgebirge zurückgeführt werden können. Diese Unterschiede der Fundorte deutet auf eine Spezialisierung dieser Gruppe zu montanen Offenlandbiotopen hin und könnte einen potenziell engeren ökologischen Toleranzbereich anzeigen. Aus diesen Beobachtungen lässt sich ein starkes Indiz dazu ableiten, dass sich die Pseudo-Chlorantha Gruppe von der morphologisch nicht unterscheidbaren *P. chlorantha* sowohl genetisch als auch ökologisch unterscheidet.

P. pervia hingegen weist eine größere Vielfalt in ihren kartierten Biotoptypen auf als vorher erwartet. Aufgrund ihres geringeren Verbreitungsgebietes, welches sich in Baden-Württemberg auf den Oberrheingraben und wenige weitere Fundorte beschränkt, hätte von einer geringeren ökologischen Breite, hinsichtlich ihrer Biotopbindung ausgegangen werden können. Dennoch konnte *P. pervia* in gleich vielen unterschiedlichen Biotoptypen kartiert werden, wie *P. chlorantha*, darunter vereinzelt auch in naturfernen Wäldern und Sukzessionswäldern. Auch hinsichtlich der klimatischen Bedingungen und ihres Höhenprofils unterscheidet sich *P. pervia* nur gering von *P. bifolia* und *P. chlorantha*. Dies stellt ein Indiz zu einer breiten ökologischen Nische dar, ähnlich den anderen beiden Taxa.

Dass die meisten der kartierten Fundorte der *P. pervia* in Naturschutzgebieten (NSG) liegen, welche einen historisch langen Schutzstatus aufweisen, könnte darauf hinweisen, dass dieses Taxon besonders an die Bedingungen der NSG im Oberrheingraben angewiesen ist. Da NSG den Zweck haben, Lebensstätten und Biotope gefährdeter Arten langfristig zu bewahren, kann dies als Indiz dafür betrachtet werden, dass *P. pervia* von diesem Schutz profitiert hat, auch als sie noch nicht als eigenständiges Taxon erkannt wurde. Dies spricht allerdings gegen eine relativ breite ökologische Nische, wie sie aus den Biotoptypzuordnungen abgeleitet wurde.

Insgesamt weist *P. bifolia* das größte Verbreitungsgebiet der vier *Platanthera*-Gruppen in BW auf und konnte in fast allen Biotoptypen kartiert werden, in welchen *P. pervia* oder *P. chlorantha* kartiert wurden. Dies deutet darauf hin das *P. bifolia* eine vergleichsweise hohe ökologische Plastizität und Anpassungsfähigkeit aufweist und somit vielleicht weniger spezifische Präferenzen an ihre Umwelt stellt.

(III-II) Die häufigsten Biotoptypen der untersuchten Arten

Die Untersuchung der AHO-Daten liefert Einblicke in die aktuelle Verbreitung und den Zustand der neun untersuchten Orchideenarten, basierend auf einer Vielzahl von Kartierungsdaten, die überwiegend in den letzten 30 Jahren (ca. 1995 bis 2018) gesammelt wurden. Die Daten sind somit aktuell und bieten eine gute Grundlage, um die Verbreitung der Arten in Bezug auf Schutzgebiete, Biotope und Individuenzahlen auf den Flächen zu untersuchen.

Die untersuchten neun Orchideenarten zeigen alle ähnliche Habitatpräferenzen, welche sich in der Biotoptypzuordnung ihrer kartierten Flächen widerspiegelt. Dies kann primär auf die Auswahl der Arten zurückgeführt werden, da viele dieser Arten aufgrund von ähnlichen Verbreitungsgebieten zur Gattung *Platanthera* ausgesucht wurden oder aufgrund von häufigen gemeinsamen Beobachtungen während meiner Feldarbeit 2021. Eine Ausnahme hierbei stellt die *Anacamptis morio* dar, welche aufgrund ihres hohen Schutzstatus ausgewählt wurde. Da auch

diese Art primär in denselben Biotoptypen kartiert wurde wie die anderen Arten, lässt sich daraus ableiten dass die gesetzlich geschützten Biotoptypen Wacholderheiden (3630) und Magerrasen basenreicher Standorte (3650) eine wichtige Rolle im Verbreitungsgebiet und beim Schutz der untersuchten Arten spielen. Beim Vergleich der *Platanthera*-Arten zeigt sich, dass *P. bifolia* häufiger kartiert wurde, jedoch in sehr ähnlichen Biotopen wie *P. chlorantha* vorkommt, was auf eine hohe sympatrische Verbreitung in Baden-Württemberg hindeutet. Gleichzeitig wurden beide Arten nicht sehr häufig auf den gleichen Flächen kartiert, was einer allgemeinen hohen sympatrischen Verbreitung widerspricht. Diese seltenen gemeinsamen Kartierungen beider *Platanthera*-Arten auf gemeinsamen Flächen steht auch im Widerspruch zu den Fundorten aus Kapitel (II) in welchen sympatrische Populationen der *P. bifolia* und *P. chlorantha* vermehrt, nachgewiesen wurden.

Bei der Aufteilung der Fundorte von *P. chlorantha* nach Vorkommen außerhalb oder innerhalb des Schwarzwaldes, zeigen sich Unterschiede in den Biotop-Typen. *P. chlorantha* - welche im Verhältnis häufiger in Waldbiotopen nachgewiesen wurde als *P. bifolia* - wurde im Schwarzwald nur auf zwei Flächen in Waldbiotopen nachgewiesen und wurde sonst in offenen Biotopen kartiert. Ebenfalls wurde nur ein Biotoptyp nachgewiesen, auf welchem *P. chlorantha* sowohl im Schwarzwald als auch außerhalb des Schwarzwaldes nachgewiesen wurde. Diese Befunde bestärken das *P. chlorantha* im Schwarzwald andere Biotope besiedelt und andere ökologische Präferenzen aufweist als außerhalb des Schwarzwaldes, zumindest für die Fundorte in Baden-Württemberg. Damit zeigen die AHO-Daten das gleiche Muster wie die Fundorte aus Kapitel (II). Da im Kapitel (II) für den Schwarzwald keine *P. chlorantha*, sondern ausschließlich eine kryptische Gruppe - welche als Pseudo-Chlorantha bezeichnet wurde - nachgewiesen ist, geben die AHO-Daten ebenfalls eine Indiz dafür, dass diese Gruppe ökologische Unterschiede zur genetisch eindeutigen *P. chlorantha* aufweist. Aufgrund der Tatsache, dass *P. chlorantha* im Schwarzwald am häufigsten auf Magerrasen bodensaurer Standorte (3640) kartiert wurde, welche gesetzlich geschützt sind, während *P. chlorantha* außerhalb des Schwarzwaldes auch häufig in gesetzlich nicht geschützten Biotopen kartiert wurde, kann geschlossen werden, dass die Pseudo-Chlorantha-Gruppe einen weiterführenden naturschutzfachlichen Nutzen hat, um schützenswerte Habitate zu erkennen.

Bedeutung der Schutzgebietskategorien für die Schutzbedürftigkeit der Arten

Die Auswertung der Verteilung der Fundorte auf die verschiedenen Schutzgebietskategorien erlaubt Rückschlüsse auf die Bedeutung der Schutzgebietskategorien für den Erhalt der untersuchten Orchideenarten. Die Unterschiede in der Fläche, der Ausweisungshistorie und den naturschutzfachlichen Zielsetzungen der Kategorien spiegeln sich in der Schutzwirksamkeit für die neun untersuchten Arten wider.

Die in Baden-Württemberg (BW) als Waldschutzgebiete (WSG) klassifizierten Schutzgebiete, die in Bann- und Schonwälder unterteilt werden, nehmen zusammen lediglich etwa 0,7 % der gesamten Landesfläche ein und verfolgen primär waldökologische bzw. forstwirtschaftliche Ziele. In diesen Schutzgebieten wurden nur in sehr geringem Umfang Vorkommen der untersuchten Orchideenarten erfasst, was aufgrund der Schutzziele zu erwarten war. Nichtsdestotrotz wurden die WSG in die Bewertung einbezogen, da ein Teil der untersuchten Arten regelmäßig in Wäldern oder an Waldrändern anzutreffen ist. Für die weitere naturschutzfachliche Bewertung sind die WSG jedoch von untergeordneter Bedeutung, da sie keine spezifischen Maßnahmen zum Schutz der Orchideenvorkommen vorsehen.

Von zentraler Relevanz sind demgegenüber die Naturschutzgebiete (NSG), obwohl sie mit lediglich ca. 2,5 % einen vergleichsweise geringen Anteil an der Gesamtfläche Baden-Württembergs (BW) repräsentieren. Diese Gebiete bestehen oft schon seit mehreren Jahrzehnten und dienen vorrangig dem Schutz gefährdeter Arten und ihrer Lebensräume. Ein Anteil von einem Viertel bis Drittel der Fundorte der meisten untersuchten Arten liegt innerhalb von NSG, was deren hohe naturschutzfachliche Bedeutung für den Orchideenschutz unterstreicht. Es ist anzunehmen, dass der langjährige Schutz dieser Flächen nicht nur zur Sicherung bestehender Fundorte beigetragen hat, sondern auch positive Randeffekte auf angrenzende Flächen beinhaltet. Diese Annahme wird durch zwei Befunde gestützt: Einerseits fällt die Anzahl der kartierten Flächen für die meisten Arten mit zunehmender Distanz zu den NSG, andererseits überlagern sich viele FFH-Gebiete ganz oder teilweise mit NSG.

Landschaftsschutzgebiete (LSG) nehmen mit ca. 22 % der Landesfläche den größten Flächenanteil unter den betrachteten Schutzgebietskategorien ein. Trotz dieser flächenmäßigen Dominanz – zwischen den Schutzgebietstypen - weisen die Fundorte der meisten Arten in den LSG kein höheres Verhältnis auf als in den NSG. Einzig *Ophrys apifera* und *Orchis mascula* weisen höhere relative Anteile in LSG auf, was auf artspezifische Unterschiede in der Habitatbindung hindeutet. Diese Erkenntnisse unterstreichen die Notwendigkeit einer differenzierten Betrachtung der Eignung von LSG für den Orchideenschutz. Die häufige Überschneidung von Naturschutzgebieten (NSG) und LSG, sowie die weitgehend parallele Zuordnung vieler Fundorte zu beiden Kategorien weisen auf einen begrenzten zusätzlichen Schutzwert der LSG hin.

Die - für den Schutz der neun untersuchten Orchideenarten - wichtigste Schutzkategorie stellen neben den NSG, die FFH-Gebiete dar, die etwa 12 % der Landesfläche ausmachen. Obwohl der Flächenanteil der FFH-Gebiete im Vergleich zu den LSG deutlich geringer ist, wurde für sechs der neun untersuchten Arten ein höherer Anteil an Fundorten innerhalb als außerhalb der FFH-

Gebiete nachgewiesen. Dies unterstreicht die hohe naturschutzfachliche Relevanz dieser Schutzkategorie für den Schutz der untersuchten Orchideenarten, die durch die gezielte Auswahl prioritärer Lebensräume im Rahmen der Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie begünstigt wird. Es ist besonders hervorzuheben, dass FFH-Gebiete bestehende Naturschutzgebiete weitgehend integrieren (<https://www.lubw.baden-wuerttemberg.de/natur-und-landschaft/schutzgebietskategorien>, Aufgerufen am 27.09.2021, LUBW-Schutzgebietsstatistik) und darüber hinaus eine substantielle Erweiterung der Schutzgebiete für die betrachteten Arten bewirken. Dieser Effekt konnte bei den Landschaftsschutzgebieten nicht in gleichem Maße festgestellt werden.

Diese Ergebnisse zeigen, dass Naturschutzgebiete (NSG) und FFH-Gebiete (Flora-Fauna-Habitat) die wichtigsten Schutzgebietskategorien für den Erhalt der neun untersuchten Orchideenarten darstellen. In den NSG profitieren die Arten wahrscheinlich von der langen Schutzgeschichte und der spezifischen Zielsetzung, während die FFH-Gebiete aufgrund ihrer größeren Fläche und der weiterführenden naturschutzfachlichen Ausweisung besonders relevanter Biotoptypen einen Zugewinn an geschützten Flächen darstellen. Daher kann auch davon ausgegangen werden, dass die Arten in den FFH-Schutzgebieten vom Management der Flächen und den Erhaltungsmaßnahmen profitieren. Die weitere Analyse der naturschutzfachlichen Bedeutung der neun Orchideenarten wurde daher vorrangig auf Grundlage der FFH-Gebiete durchgeführt, da diese einerseits erst in den letzten zwei Jahrzehnten ausgewiesen wurden und somit eine aktuelle Grundlage bieten, andererseits aber auch die charakteristischen Habitate der berücksichtigten Arten explizit einschließen (Dierssen, 2005) – wodurch sich der gegenwärtige naturschutzfachliche Nutzen dieser Arten gezielter ableiten lässt.

Naturschutzfachlichen Relevanz der neun Arten zueinander nach FFH-Gebieten

Die vorliegenden Ergebnisse beziehen sich ausschließlich auf die neun untersuchten Orchideenarten. Es können demnach keine Rückschlüsse auf den naturschutzfachlichen Nutzen anderer, nicht einbezogener Arten gezogen werden, noch kann die einbezogene Artengruppe mit anderen verglichen werden. Innerhalb der berücksichtigten Artenauswahl zeigt sich jedoch für die meisten Arten ein ähnliches Muster: Das häufige Vorfinden dieser Arten innerhalb von FFH-Gebieten lässt den Schluss zu, dass sie als Zeigerarten für besonders schützenswerte Lebensräume im Sinne der FFH-Richtlinie fungieren können. Das zeigt sich auch darin, dass der FFH-Lebensraumtyp „Naturnahe Kalk-Trockenrasen und deren Verbuschungsstadien (Festuco-Brometea) mit besonderem Bestand bemerkenswerter Orchideen (6210*)“ durch seine Anzahl an Orchideenarten als ein prioritärer Lebensraum im Sinne der FFH-Richtlinie aufgeführt wird. Daraus ergibt sich ein Indiz ihres potenziellen Wertes für die naturschutzfachliche Bewertung von Flächen, beispielsweise bei der Beurteilung des Erhaltungszustandes oder der Qualität von FFH-Lebens-

raumtypen. Da die Ausweisung vieler FFH-Gebiete erst in den letzten zwei vergangenen Jahrzehnten erfolgte, liefern die damit verknüpften Flächendaten zudem eine vergleichsweise aktuelle Grundlage, um den naturschutzfachlichen Nutzen dieser Arten in gegenwärtigen Schutzstrukturen zu bewerten.

Die Zuordnung der untersuchten Orchideenfundorte zu den FFH-Gebieten und die damit verbundene räumliche Überschneidung mit Lebensräumen von gemeinschaftlicher europäischer Bedeutung gemäß der Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie (FFH-RL) lassen - wie bereits angesprochen - Rückschlüsse auf den potenziellen naturschutzfachlichen Nutzen der Arten zu. FFH-Gebiete dienen in erster Linie nicht dem Schutz einzelner, nicht in den Anhängen der FFH-Richtlinie gelisteter Pflanzenarten, sondern ist fokussiert auf den Erhalt charakteristischer und gefährdeter Lebensraumtypen auf europäischer Ebene. Die untersuchten Orchideenarten sind nicht explizit Schutzgegenstand der FFH-Anhänge, profitieren also nicht im Sinne eines gezielten Artenschutzes. Ihr gehäuftes Auftauchen innerhalb dieser Schutzflächen legt jedoch nahe, dass sie bevorzugt in jenen Lebensräumen vorkommen, die im Rahmen der FFH-Richtlinie als schützenswert eingestuft wurden. Das gehäufte Vorkommens der Arten in diesen geschützten Habitaten kann als Indiz angesehen werden, dass die untersuchten Orchideenarten eine hohe Eignung als Indikatoren für Lebensräume mit besonders hoher ökologischer Qualität besitzen. Diese häufige Kartierung innerhalb von FFH-Gebieten legt nahe, dass sie auf schutzwürdige Standorte hinweisen, ohne selbst zwingend im Zentrum des Schutzinteresses zu stehen. Ihr naturschutzfachlicher Nutzen ergibt sich demnach nicht nur aus ihrer Schutzbedürftigkeit, sondern aus ihrer Fähigkeit, auf den ökologischen Zustand und die Schutzwürdigkeit eines Standortes hinzuweisen. Diese Aussage wird gestützt, da bedrohte Arten, wie zum Beispiel *A. morio*, *Gymnadenia conopsea* und *Orchis mascula*, laut der Roten Liste Baden-Württembergs (Breunig & Demuth, 2023), überdurchschnittlich häufig in FFH-Gebieten kartiert wurden. Demgegenüber treten weniger gefährdete Arten tendenziell auch häufiger außerhalb dieser Schutzgebiete auf. Eine Ausnahme stellt *Ophrys apifera* dar, die trotz ihres nicht gefährdeten Status gehäuft in FFH-Gebieten festgestellt wurde. Dies veranschaulicht, dass spezifische Arten – unabhängig von ihrem Gefährdungsgrad – in hochwertigen, naturschutzrelevanten Habitaten bevorzugt auftreten können.

Da sich die Verhältnisse der Fundorte der Arten zu den FFH-Schutzgebieten unterscheiden, kann demnach nur bedingt von einem äquivalenten allgemeinen naturschutzfachlichen Nutzen der Arten ausgegangen werden. Stattdessen sollte jede Art einzeln betrachtet werden. Dies wird deutlich bei der Betrachtung der weitverbreiteten zusätzlich aufgeführten Arten (*Cephalanthera damasonium*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Neottia ovata*) welche als nicht gefährdet gelten (Breunig & Demuth, 2023) sich aber hinsichtlich ihrer FFH-Schutzgebietszuordnung unterscheiden. Da *N. ovata* die einzige dieser drei Arten ist welche häufiger innerhalb von FFH-Schutzgebieten kartiert

wurde, während *D. fuchsii* zu gleichen Teilen und *C. damasonium* häufiger außerhalb kartiert wurden, kann als Indiz für einen höheren naturschutzfachlichen Nutzen angeführt werden. Da alle drei Arten auf gleich vielen unterschiedlichen gesetzlich geschützten Biotoptypen vorkommen, die *D. fuchsii* in relativen Zahlen aber häufiger in diesen Biotoptypen vorkommt, kann eine allgemeine Zuordnung in die FFH-Schutzgebiete nicht als Indikator für einen naturschutzfachlichen Nutzen herangezogen werden. Dem widerspricht die Zuordnung der *A. morio*, *G. conopsea* und *Ophrys apifera* welche - neben der *Orchis mascula* - deutlich häufiger in FFH-Schutzgebieten nachgewiesen wurden als außerhalb und welche gleichzeitig im Verhältnis häufiger in gesetzlich geschützten Biotopen kartiert wurden als außerhalb dieser. Daher ergibt sich kein eindeutiges Bild darüber ob über die Zuordnung zu FFH-Schutzgebieten ein direkter naturschutzfachlicher Nutzen zwischen den Arten abgeleitet werden kann. Eine Einschätzung sollte daher die unterschiedlichen Habitatpräferenzen der Arten über ihre Biotoptypen und deren Schutzstatus berücksichtigen.

Bei der Betrachtung der berücksichtigten *Platanthera*-Arten haben diese nur ein geringes bis mittleres Verhältnis ihrer Fundorte innerhalb der FFH-Schutzgebiete. Dies gilt mit ungefähr gleichen Teilen sowohl in relativen Zahlen als auch beim Vergleich mit den weiteren Arten. Dies kann darauf hinweisen, dass die Habitate der *Platanthera*-Arten weniger häufig bei der Ausschreibung von FFH-Gebieten berücksichtigt wurden als die Habitate anderer aufgeführter Orchideenarten und diese Habitate weniger häufig Teil des europäischen Schutzsystems sind. Dabei wurde *P. bifolia* häufiger in gesetzlich geschützten Biotopen nachgewiesen als außerhalb während *P. chlorantha* ungefähr zu gleichen Teilen in beiden Kategorien nachgewiesen wurden. Daraus kann im direkten Vergleich - der berücksichtigten Arten - für die *Platanthera*-Arten nur ein mittlerer naturschutzfachlicher Nutzen identifiziert werden, welcher höher ist als für *C. damasonium* und *N. ovata* aber geringer als bei den Arten *A. morio*, *D. fuchsii*, *G. conopsea*, *Ophrys apifera* und *Orchis mascula*. Hierbei erscheint der naturschutzfachliche Nutzen der *P. bifolia* höher zu sein als der von *P. chlorantha*, um geschützte Habitate auszuschreiben.

Die im Rahmen dieser Untersuchung ermittelte geringere naturschutzfachliche Bewertung der *Platanthera*-Arten lässt nicht den Schluss zu, dass diese Arten keine naturschutzfachliche Relevanz aufweisen. Der Vergleich zeigt lediglich, dass die *Platanthera*-Arten – bezogen auf die FFH-Richtlinie – seltener in prioritär geschützten Lebensraumtypen vorkommen und daher einen geringeren Indikatorwert für FFH-Habitate besitzen als andere untersuchte Arten. Dies lässt jedoch nicht auf eine allgemeine geringere ökologische Bedeutung schließen, sondern reflektiert vielmehr die Tatsache, dass ihre bevorzugten Lebensräume seltener Bestandteil der europäischen Schutzziele sind. Diese Differenz wird auch deutlich da beide *Platanthera*-Arten in der Roten Liste mit einer hohen naturschutzfachlichen Relevanz aufgeführt werden (Breunig & Demuth,

2023), und damit höher als die der *C. damasonium*, *D. fuchsii*, *N. ovata* und *Orchis mascula*. Orchideen gelten grundsätzlich als Zeigerarten für artenreiche, naturnahe und strukturreiche Lebensräume (Cribb et al., 2003; Taylor et al., 2021; Vitt et al., 2023), wobei sich ihre Eignung als Bioindikatoren je nach Art und Habitatbindung unterscheidet. Die Ergebnisse der vorliegenden Studie stützen diese Annahme, da alle untersuchten Arten in Schutzgebieten und gesetzlich geschützten Biototypen nachgewiesen wurden, jedoch zu unterschiedlichen Anteilen. Dies belegt eine grundsätzliche naturschutzfachliche Relevanz. Die Bewertung der Arten erfolgte dabei ausschließlich innerhalb der untersuchten Arten und lässt keine Rückschlüsse auf andere Arten zu. Der daraus resultierende Nutzen für den Naturschutz ist somit nicht universell, sondern abhängig von der FFH-Relevanz der Lebensräume, der Gefährdungseinstufung und der Habitatpräferenz der jeweiligen Art.

Bewertung der Individuenzahlen als Hinweis auf artenschutzrelevante Fundorte

Die Auswertung der erfassten Individuenzahlen aus dem AHO-Datensatz zeigt, dass über alle untersuchten Arten hinweg die Mehrzahl der kartierten Flächen nur geringe Bestände mit einem bis zehn Individuen aufweist, während nur wenige Fundorte hohe Individuenzahlen von über 100 Individuen aufzeigen. Die Untersuchung der Individuenzahlen pro Fläche unterteilt in die Biotypen zeigt, dass Vorkommen mit über 100 Individuen nur in bestimmten Biotypen nachgewiesen wurden. So wurde für *A. morio* nur in basenreichen Magerrasen (3650) hohe Individuenzahlen nachgewiesen, während andere Arten wie *D. fuchsii*, *N. ovata* oder *G. conopsea* in mehreren Biotypen hohe Individuenzahlen aufweisen. Gleichzeitig weisen nahezu alle Biotypen auch Vorkommen mit sehr geringen Individuenzahlen auf, was auf eine große ökologische Variabilität der Fundorte schließen lässt.

Diese Ergebnisse legen nahe, dass nicht alle Fundorte für den Artenschutz gleichermaßen von Bedeutung sind. Nachgewiesene hohe Individuenzahlen in bestimmten Biotypen könnten als Indikator für günstige Habitatbedingungen und potenziell überlebensfähige Populationen gewertet werden (Geppert et al., 2020; Gijbels et al., 2015; Hens et al., 2017; Kull et al., 2016; Söderquist et al., 2025), während Flächen mit nur wenigen Individuen möglicherweise Randvorkommen darstellen, welche für den langfristigen Erhalt der jeweiligen Art von geringerer Bedeutung sind. Die ungleiche Verteilung der individuenreichen Vorkommen über die Biotypen hinweg unterstreicht die zentrale Bedeutung des Schutzes geeigneter Lebensräume – insbesondere solcher mit stabilen oder großen Beständen – für den effektiven Artenschutz.

In diesem Zusammenhang ist das Ergebnis der beiden *Platanthera*-Arten ebenfalls nennenswert. *P. bifolia* wurde nicht nur häufiger als *P. chlorantha* insgesamt kartiert, sondern kommt auch in mehr unterschiedlichen Biotypen mit hohen Individuenzahlen vor. Diese breitere ökologische

Streuung und das Vorkommen großer Individuenzahlen in mehreren Lebensraumtypen deuten auf eine größere Habitatplastizität und damit eine breitere ökologische Nische hin. Dies lässt darauf schließen, dass *P. bifolia* weniger spezialisiert ist und unter unterschiedlicheren Standortbedingungen stabile Bestände ausbilden kann, was wiederum auf eine insgesamt geringere Gefährdungslage hindeuten kann. Zumindest im Vergleich zu *P. chlorantha*, die sowohl insgesamt seltener kartiert wurde als auch in nur zwei Biotoptypen mit großen Individuenzahlen (> 100) vorkommt.

4.3.2 Vergleich der Ergebnisse mit anderen Studien und dem aktuellen Stand der Forschung

Viele Orchideenarten zeichnen sich durch eine enge Habitatbindung, hohe Spezialisierung und Sensitivität gegenüber Umweltveränderungen aus, was diese Arten zu geeigneten Indikatoren für den Zustand von Ökosystemen machen kann (Taylor et al., 2021; Vitt et al., 2023). Die Ergebnisse der Untersuchung der Fundorte zu den Schutzgebieten und den gesetzlich geschützten Biotoptypen bestätigen, dass Orchideen als Indikatoren für naturschutzfachlich wertige Lebensräume genutzt werden können. Zwischen den Arten wurden allerdings Unterschiede erkannt, welche berücksichtigt werden müssen. Da die weitverbreiteten Arten im Durchschnitt auch auf vielen unterschiedlichen Biotoptypen und seltener in Schutzgebieten nachgewiesen wurden, kann diesen Arten theoretisch eine geringere naturschutzfachliche Eignung zugesprochen werden. Geschützte Arten wie die *A. morio* hingegen scheinen sich grundsätzlich besser für die Ausweisung schützenswerter Habitats zu eignen, wobei das Muster der Arten komplexer ist und auch als solches betrachtet werden sollte. Insgesamt folgen meine Ergebnisse aber den erwarteten Mustern, dass einige Arten enge Habitatspezifität aufweisen, was sie zu empfindlichen Indikatoren für die Gesundheit von Ökosystemen macht (Taylor et al., 2021; Vitt et al., 2023, Cribb et al., 2003).

Dass die aufgeführten Arten, welche in der Roten Liste auf der Vorwarnliste oder mit einer stärkeren Gefährdung aufgeführt werden, größere Anteile in den FFH-Schutzgebieten aufweisen folgt den erwarteten Mustern. In der europaweiten Untersuchung von Jones-Walters et al. (2016) wurde bereits nachgewiesen, dass Pflanzenarten der Roten Liste häufiger innerhalb als außerhalb von FFH-Gebieten vorkommen. Gleichzeitig wurde in der Studie ein Randeffekt der FFH-Gebiete nachgewiesen. Ich konnte in meinen Studien einen Randeffekt für die Naturschutzgebiete in Baden-Württemberg nachweisen, welcher auch durch die FFH-Gebiete abgedeckt wird. Diese Ergebnisse legen nahe, dass nicht nur die Fläche selbst, sondern auch das Umfeld von Schutzgebieten eine wichtige Rolle für den langfristigen Erhalt der untersuchten Orchideenarten hat.

Gleichzeitig zeigt sich auch, dass die Arten von den FFH-Schutzgebieten profitieren, auch wenn diese nicht selbst in den FFH-Anhängen gelistet sind.

In einer Studie wurde festgestellt, dass viele Orchideenarten in Italien in ihrem Verhältnis zu den Schutzgebieten unterrepräsentiert sind (Lussu et al., 2023). Aufgrund dieser unterschiedlichen Berücksichtigung, welche auf den bevorzugten Habitaten der Orchideenarten basiert, wurden sechs Gattungen mit insgesamt 16 als hochprioritär eingeschätzte Orchideenarten identifiziert, für welche der Schutz erweitert werden sollte. Darunter auch die Gattung *Platanthera*, welche mit einer Art als hochprioritär aufgeführt wird. Dazu werden die Lebensräume dieser *Platanthera* Arten in Italien insbesondere in Bezug auf ihre Verbindung zu Feuchtgebieten und Wiesen, als weniger häufig geschützt angegeben. Da in meiner Studie die aufgeführten *Platanthera* Arten - *P. bifolia* und *P. chlorantha* aus den AHO-Daten – ebenfalls deutlich seltener in Schutzgebieten aufgeführt werden als andere Arten, aber in der Roten-Liste mit hoher naturschutzfachlicher Relevanz angegeben werden (Breunig & Demuth, 2023), kann dies auf ein ähnliches Muster hinweisen. Dass die *Platanthera* Arten in der Roten-Liste regional als stark gefährdet eingeschätzt werden, beide Arten in den AHO-Daten häufiger außerhalb von Schutzgebieten kartiert werden als weit verbreitete Arten welche als ungefährdet gelten und *P. chlorantha* insgesamt selten kartiert wurde, spricht als Indiz dafür das die *Platanthera* Arten auch in Baden-Württemberg in ihren Schutzpräferenzen unterrepräsentiert sind. Das diese Differenz – der Schutzpräferenz der *Platanthera* zu den andern weitverbreiteten Orchideenarten - auf eine breitere ökologische Nische zurückgeführt werden kann, die *Platanthera* Arten also auch viele ungeschützte Habitate besiedeln, konnte in der Biotoptypzuordnung ebenfalls nicht eindeutig nachgewiesen werden.

Regionale Unterschiede in der Habitatbindung (Vergleich mit Studien aus Südböhmen)

Ein Vergleich der vorliegenden Ergebnisse mit den Studien von Štípková et al. (2018, 2020) aus Südböhmen (Tschechien) zeigt sowohl inhaltliche als auch methodische Unterschiede. Im Gegensatz zu den Studien aus Südböhmen, in welchen eine explizite Verbreitungsmodellierung - für *Platanthera bifolia* (Štípková et al., 2018) und *P. chlorantha* (Štípková et al., 2020) - durchgeführt wurde, fokussierte sich die vorliegende Analyse auf die tatsächlichen Fundorte der Arten und deren Zuordnung zu Biotoptypen in Baden-Württemberg. Im Gegensatz dazu untersuchte Štípková et al. (2018, 2020) mittels Jackknife-Verfahren, welche Umweltfaktoren - wie Sonneneinstrahlung, Niederschlag, Habitatstruktur - die Verbreitung von *P. bifolia* und *P. chlorantha* beeinflussen, und identifizierte deutliche Unterschiede in der Habitatbindung beider Arten: *P. bifolia* wurde dort stark durch bestimmte Lebensraummerkmale geprägt (insbesondere durch die Ökosysteme), während *P. chlorantha* als ökologisch weniger gebunden beschrieben wurde und als einzige Art keine eindeutige Präferenz für bestimmte Lebensraumtypen zeigte. Die AHO-

Daten aus Baden-Württemberg zeigen demgegenüber keine deutlichen Unterschiede in der Habitatbindung der beiden Arten. Sowohl *P. bifolia* als auch *P. chlorantha* wurden in einer Vielzahl unterschiedlicher Biotoptypen nachgewiesen, wobei sich die meisten Biotoptypen überschneiden und primär unterschiedliche relativen Häufigkeiten nachgewiesen wurden. Dass es nicht aufgeführte Biotoptypunterschiede gibt, die dadurch zustande kommen, dass eine Art häufiger außerhalb der Flächen der Biotopkartierung vorkommt, konnte nicht beobachtet werden. Das *P. chlorantha* im Untersuchungsraum keine ausgeprägte Bindung an bestimmte Biotope zeigt, während *P. bifolia* stärker gebunden ist, lässt sich daher anhand der AHO-Daten nicht bestätigen. Auch die Analyse der Fundorte aus Kapitel (II) ergab keine signifikanten Unterschiede in den Klimavariablen oder dem Höhenprofil zwischen den beiden Arten, was vermutlich auf die hohe räumliche Überlappung ihrer Verbreitungsgebiete innerhalb des untersuchten Raumes in West-Mitteleuropa zurückzuführen ist. Beide Arten kommen in den meisten Fällen in denselben Regionen vor, sodass sich daraus resultierende Differenzen in den Standortbedingungen nicht nachweisen lassen. Die Ergebnisse weisen insgesamt darauf hin, dass die Unterschiede in der Habitatbindung zwischen *P. bifolia* und *P. chlorantha* im mitteleuropäischen Raum regional variieren können.

Höhenprofil der *Platanthera*-Arten: Bestätigung bisheriger Erkenntnisse

Die Höhenverteilung der in dieser Studie untersuchten *Platanthera*-Arten bestätigt und ergänzt die bestehenden Erkenntnisse aus der Literatur: So folgt das Höhenprofil von *P. bifolia* und *P. chlorantha* im Untersuchungsgebiet weitgehend den Mustern, wie sie bereits von Bergfeld et al. (2019) für Baden-Württemberg sowie von Djordjević et al. (2022) für den Balkanraum beschrieben wurden. Das Höhenprofil der Pseudo-Chlorantha-Gruppe, das sich deutlich von den drei anderen Gruppen unterscheidet und lediglich in montanen Lagen der Mittelgebirge nachgewiesen wurde, legt nahe, dass es sich bei dieser Gruppe um eine montan angepasste Gruppe handelt, die – vergleichbar mit anderen montan verbreiteten Pflanzenarten – potenziell auf spezifische ökologische Bedingungen angewiesen ist. Montane Lebensräume gelten dabei in Europa als Hotspots der Biodiversität, zeichnen sich jedoch gleichzeitig durch eine besondere Gefährdung aus. Studien wie die von Thuiller et al. (2005) sowie Engler et al. (2011) zeigen, dass montane Pflanzenarten durch ihre spezialisierten Nischen und begrenzte vertikale Ausweichmöglichkeiten besonders anfällig gegenüber den Auswirkungen des Klimawandels sind.

4.3.3 Weiterführende Interpretation im wissenschaftlichen Kontext

Die Resultate der vorliegenden Untersuchung bestätigen die in der Literatur beschriebene Eignung einiger Orchideenarten als sogenannte Flaggschiffarten im Naturschutz (Cribb et al., 2003; Taylor et al., 2021; Vitt et al., 2023). Die häufige Zuordnung der untersuchten Arten zu gesetzlich geschützten Biotoptypen sowie ihr häufiges Vorkommen innerhalb von Naturschutzgebieten (NSG) und FFH-Gebieten zeigt, dass viele Orchideenarten mit besonders schützenswerten Lebensräumen assoziiert sind. Dadurch kann ein indirekter Beitrag zum Erhalt ganzer Lebensgemeinschaften – auch durch ihre Wechselwirkungen mit spezialisierten Bestäubern oder Mykorrhizapilzen – geleistet werden (Schiestl & Johnson, 2013). Weiter konnte gezeigt werden, dass sich die Arten hinsichtlich ihrer naturschutzfachlichen Bedeutung unterscheiden, was sich in ihrer Zuordnung zu Schutzgebieten und ihrer Bindung zu Biotoptypen widerspiegelt. Das Erkennen der vier *Platanthera*-Gruppen - aus Kapitel (II) - ist daher neben der artenschutzfachlichen, auch von naturschutzfachlicher Bedeutung. Von artenschutzfachlicher Bedeutung ist die Erkennung der vier Gruppen, da durch eine differenzierte Betrachtung dieser Gruppen sich effektive Schutzmaßnahmen entwickeln lassen, welche sowohl die genetische, funktionale und taxonomische Diversität der Gattung in Mitteleuropa schützen.

Die Analyse von Kull et al. (2016) zu den europäischen Roten-Listen zeigte, dass Orchideenarten in Mittel- und Westeuropa im Vergleich zu anderen europäischen Regionen tendenziell stärker bedroht sind, insbesondere wenn diese in Feuchtgebieten vorkommen oder eine begrenzte geografische Verbreitung aufweisen. Diese Kriterien - welche zu einem erhöhten Gefährdungsgrad führen - treffen teilweise auf die in Kapitel (II) erkannten Gruppen, der *P. pervia* und der Pseudo-Chlorantha zu. Die Ergebnisse zeigen, dass die Pseudo-Chlorantha, welche in BW nur im Schwarzwald nachgewiesen wurde, dort bevorzugt in gesetzlich geschützten Offenlandbiotopen auftritt. Aufgrund ihrer räumlich eingeschränkten Verbreitung, der Bindung an potenziell klimawandelanfällige Hochlagen (Engler et al., 2011; Thuiller et al., 2005) sowie ihrer vermuteten engen ökologischen Nische könnte die Pseudo-Chlorantha einer erhöhten Gefährdung unterliegen. Die Tatsache, dass sie im relativen Vergleich zu *P. chlorantha* häufiger in gesetzlich geschützten Biotopen anzutreffen ist, deutet darauf hin, dass sie sich vielleicht zur Identifikation und naturschutzfachlichen Bewertung hochwertiger Lebensräume eignet. Dieser Nutzen der morphologischen *P. chlorantha* im Schwarzwald bleibt unabhängig davon bestehen, ob die Pseudo-Chlorantha formal als eigenes Taxon anerkannt wird.

Auch die wiederentdeckte *P. pervia* weist Merkmale auf, die gemäß den Kriterien von Kull et al. (2016) auf eine erhöhte Schutzbedürftigkeit hinweisen. Diese Art wurde in Baden-Württemberg primär an räumlich konzentrierten Fundorten im Oberrheingraben nachgewiesen, was auf ein

geringeres Verbreitungsareal hinweist. Dazu wurde *P. pervia* von den vier Gruppen am häufigsten in Feuchtgebieten und in Naturschutzgebieten (NSG) nachgewiesen, wobei letztere die höchste Schutzgebietskategorie in Baden-Württemberg darstellen. Diese Tatsache, in Verbindung mit dem nachgewiesenen Randeffekt für Naturschutzgebiete, deutet darauf hin, dass diese Art in besonderem Maße auf strukturreiche, geschützte Lebensräume angewiesen ist. Im Vergleich zu den weiter verbreiteten Arten, *P. bifolia* und *P. chlorantha*, lässt sich somit eine erhöhte naturschutzfachliche Relevanz vermuten. Angesichts ihrer limitierten Verbreitung, ihrer Affinität zu gefährdeten Feuchtlebensräumen und ihrer Präsenz in schutzwürdigen Gebieten könnte *P. pervia* daher zu einer nützlichen Art bei der Ausweisung zukünftiger Schutzgebiete machen.

Die in meiner Studie nachgewiesenen Unterschiede in der Biotopbindung in Baden-Württemberg zwischen *P. chlorantha* und *P. pervia* liefern einen möglichen Erklärungsansatz für die in Kapitel (II) erkannten genetischen Muster. Beide Arten weisen nur wenige gemeinsame Biotoptypen auf, und ihre Verbreitungsgebiete überschneiden sich in Baden-Württemberg nur gering, wodurch von einer räumlichen und ökologischen Separation ausgegangen werden kann. Die geringen Hybridisierungsmuster – aus Kapitel (II) – können daher unter anderem auf diese Barrieren zurückgeführt werden. Im Gegensatz dazu zeigt *P. bifolia* sowohl hinsichtlich ihrer Biotoptypen als auch ihres Verbreitungsgebiets eine hohe Überlappung mit beiden Arten. Dies verstärkt die Annahme, dass es zwischen *P. bifolia* sowohl mit *P. chlorantha* als auch mit *P. pervia* zu einer häufigeren Hybridisierung kommt und dass im Kapitel (II) F1-Hybriden der zwei Artkombinationen nachgewiesen wurden.

Die klimatischen Unterschiede zwischen den drei Arten – *P. bifolia*, *P. chlorantha* und *P. pervia* – sind gering, was darauf hindeutet, dass die berücksichtigten abiotischen Faktoren wie Temperatur und Niederschlag bei der Differenzierung der drei Arten eine untergeordnete Rolle gespielt haben könnten. Stattdessen könnte die ökologische Nische – angezeigt über die Biotopbindung – eine zentrale Rolle eingenommen haben. Dabei könnten auch koevolutionäre Prozesse mit spezialisierten Bestäubern oder Mykorrhizapilzen – wie sie für Orchideen bereits häufig nachgewiesen wurden – entscheidend bei der Artentstehung beigetragen haben. Dies könnte auch die in Kapitel (II) schwachen genetischen Barrieren der Arten erklären, welche dennoch aufrechterhalten werden. Diese Vermutung erscheint insbesondere vor dem Hintergrund der bekannten Spezialisierungen innerhalb der Gattung *Platanthera* plausibel (Maad, 2002; Schiestl & Johnson, 2013), bleibt aber spekulativ.

Aus den beobachteten Biotypunterschieden und den klimatischen Unterschieden der Pseudo-Chlorantha-Gruppe zu den drei Arten lassen sich auch weiterführende Hinweise zur Entstehung dieser kryptischen Gruppe ableiten. Dass die Pseudo-Chlorantha im Schwarzwald auf basenarmen Biotopen nachgewiesen wurde, während *P. chlorantha* über die anderen Regionen in Baden-Württemberg häufig auf basenreichen Standorten nachgewiesen wurde, lässt auf eine klare ökologische Differenzierung schließen. Diese kann das Fehlen der *P. chlorantha* im Schwarzwald als auch das Fehlen der Pseudo-Chlorantha auf der schwäbischen Alb mitbegründen. Diese ökologische Differenzierung steht im Einklang damit, dass die Pseudo-Chlorantha auch im Hochtaunus nachgewiesen wurde, sowie in der Nördlichen Eifel, welche primär bodensaure/basenarme Standorte umfasst (Schmiedel et al., 2019). Das Ausbreitungsmuster dieser Gruppe ist demnach noch nicht hinreichend erforscht und es besteht weiterer Forschungsbedarf, um die offenen Fragen zu klären. Aufgrund der klimatischen Unterschiede zwischen den Fundorten - insbesondere zu *P. chlorantha* - könnte es auch zu einem möglichen phänologischen Unterschied kommen, also zu einer reproduktiven Isolation der Pseudo-Chlorantha aufgrund unterschiedlicher Blütezeiten, was das Fehlen einer geographischen Überlappung von *P. chlorantha* erklären könnte, das heißt, dass die klare geographische Grenze der Pseudo-Chlorantha zur *P. chlorantha* durch die Habitatbindung und die phänologischen Anpassungen - an die ökologischen Bedingungen - aufrechterhalten bleiben.

Die Differenzierung der vier *Platanthera*-Gruppen stellt ein relevantes Ergebnis für den Arten- und Naturschutz dar. Die Abgrenzung der Gruppen, insbesondere der bislang unerkannten Pseudo-Chlorantha und der wiedererkannten *P. pervia*, ist dabei von großer Bedeutung, um die Diversität innerhalb der Gattung zu bewahren. Zudem können sie dazu beitragen, die spezifischen Lebensräume dieser Gruppen besser zu verstehen und zu erhalten. Diese Ergebnisse sind ebenfalls vor dem Hintergrund zu bewerten, dass viele Orchideenarten in Europa - trotz Schutzmaßnahmen und gesetzlicher Schutzregelungen – sich weiterhin im Rückgang begriffen (Damgaard et al., 2020; Jacquemyn et al., 2005; Kull & Hutchings, 2006). Diese Entwicklungen betonen die Notwendigkeit, nicht nur einzelne Arten, sondern insbesondere ihre Lebensräume auf lange Sicht zu schützen. Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit bestätigen zudem, dass Orchideen bevorzugt in Schutzgebieten vorkommen und damit eine bedeutende naturschutzfachliche Rolle einnehmen. Ihr Rückgang in vielen Regionen Europas kann daher als Indikator für eine zunehmende Gefährdung der Biodiversität gewertet werden. Dieser Rückgang wurde für beispielsweise explizite im Landkreis Schwäbisch-Hall nachgewiesen (Wieland et al., 2023). Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit unterstreichen damit die Relevanz von Schutzinstrumenten wie die FFH-Schutzrichtlinien (NATURA-2000) für den langfristigen Erhalt der Biodiversität und verdeutlichen, dass der Schutz von Orchideen nicht nur den Erhalt einzelner Arten, sondern auch den Erhalt artenreicher und ökologisch wertvoller Lebensräume betrifft.

4.3.4 Methodische Einschränkungen und Schwächen der Studie

Flächengröße und räumliche Auflösung der Daten

Eine zentrale methodische Einschränkung dieser Untersuchung liegt in den variierenden Flächengrößen der Fundorte. Diese Unterschiede betreffen sowohl die AHO-Daten als auch die Daten aus Kapitel (II) und haben direkte Auswirkungen auf die Untersuchung. Zwar kann die mittlere Flächengröße im Datensatz als geeignet eingestuft werden, jedoch finden sich sowohl sehr große als auch viele sehr kleine Flächen, was die Vergleichbarkeit einschränkt. Diese Einschränkung betrifft insbesondere die Aussagen zur Individuenanzahl auf einer Fläche, da auf kleinen Flächen der Wahrscheinlichkeit nach weniger Individuen vorgefunden werden können und größere Flächen dafür vermutlich mehrfach mit verschiedenen Koordinaten aufgenommen werden. Die Schutzgebietszuordnung der Flächen ist hingegen weniger stark betroffen, da der Mindestabstand der Koordinaten berücksichtigt wurde und davon auszugehen ist, dass die kartierten Flächen vollständig innerhalb der jeweiligen Schutzgebiete liegen. Dennoch wären Flächen mit einheitlicher Größe zu bevorzugen. Allerdings ließ sich ein Schwellenwert zur Aufteilung großer Flächen oder zur Zusammenführung kleiner benachbarter Flächen nicht festlegen, ohne die ökologische Kohärenz der Standorte zu verletzen. Da benachbarte Kleinflächen beispielsweise unterschiedliche Biotoptypen aufweisen können oder nahe benachbarte Flächen durch geographische oder ökologische Barrieren getrennt sein können, wurde auf die bereits durch die LUBW und FVA abgegrenzten Flächeneinheiten zurückgegriffen. Dieser methodische Kompromiss berücksichtigt die ökologischen Gesichtspunkte primär und ist für die ökologischen Fragestellungen am besten geeignet.

Diese Problematik variierender Flächengrößen ist ebenfalls aus theoretischer Sicht relevant, da unterschiedliche räumliche Auflösungen die Erkennung ökologischer Muster signifikant beeinflussen können. Untersuchungen belegen, dass sowohl die erfasste Artenvielfalt als auch die Einschätzung von Habitatpräferenzen mit der Flächengröße systematisch variieren können (Davies & Gray, 2015; Scheiner, 2003). Die Nichtberücksichtigung räumlicher Skalen kann folglich zu verzerrten Ergebnissen führen, insbesondere bei Vergleichen der Biodiversität. Ein Vergleich der Diversität der Arten auf den Flächen wurde daher nicht weitergehend untersucht. Ob die Flächengröße abhängig ist von den Biotoptypen bleibt aber offen, auch welche genauen Verzerrungen sich für die Untersuchung daraus ergeben.

Das Problem variierender Flächengrößen lässt sich ebenfalls unter dem Begriff des Modifiable Areal Unit Problem (MAUP) beschreiben. Es handelt sich dabei um ein in der Raum- und Landschaftsökologie etabliertes Konzept zur Beschreibung der Verzerrungen, welche durch die räumliche Aggregation von Daten entstehen kann. In diesem Kontext werden insbesondere zwei Effekte differenziert: der Maßstabseffekt - also die Veränderung von Analyseergebnissen durch

unterschiedliche Flächengrößen - sowie der Zoneneffekt, bei welchem die Form oder Anordnung der Flächen (selbst bei gleichbleibender Flächengröße) zu anderen Ergebnissen führen kann. Es konnte nachgewiesen werden, dass beide Aspekte auch in ökologischen Studien zu Veränderungen der ermittelten Korrelationen oder Diversitätsmustern führen kann (Buzzelli, 2020; Jelinski & Wu, 1996). Das MAUP in der Ökologie etablierte Probleme darstellen bestärkt die methodischen Herausforderungen einer weiterführenden Unterteilung von Flächen in möglichst gleichgroße Areale. Die Entscheidung, auf bereits etablierte, ökologisch begründete Flächeneinheiten zurückzugreifen – auch wenn dies zulasten einer formalen Vergleichbarkeit gehen – wird dadurch weiterführend begründet.

Schutzgebietszuordnungen und Bewertung naturschutzfachlicher Relevanz

Ein weiterer methodischer Aspekt betrifft die Ableitung der naturschutzfachlichen Relevanz auf Grundlage der Schutzgebietszuordnung. Zwar werden auf dieser Basis Hinweise auf den potenziellen Schutzwert der Fundorte und damit der verschiedenen Arten geliefert, jedoch erlaubt sie keine genauere Einschätzung der naturschutzfachlichen Bedeutung, wie sie z. B. in den Roten Listen vorgenommen wird (Breunig & Demuth, 2023; s. Tabelle 5). Diese basiert auf mehreren Indikatoren wie dem Beitrag zur Landschaftscharakteristik oder der Indikatorfunktion für naturnahe Biotope. Zwar besteht eine gewisse Übereinstimmung, etwa dass Arten mit häufigerer Zuordnung zu Schutzgebieten tendenziell auch in der Roten Liste eine höhere naturschutzfachliche Relevanz besitzen – wie bei *A. morio* oder *G. conopsea* –, jedoch zeigt der Vergleich auch Unstimmigkeiten: So weisen Arten wie *C. damasonium*, *D. fuchsii*, *P. bifolia* oder *P. chlorantha* trotz einer mittleren bis hohen Einschätzung in der Roten Liste häufig Fundorte außerhalb von Schutzgebieten auf (hier bilden gerade die Arten der Gattung *Platanthera* eine Ausnahme). Die Zuordnung zu Schutzgebieten allein kann somit nur als theoretischer Indikator für die naturschutzfachliche Bedeutung herangezogen werden.

Zudem ist anzunehmen, dass sowohl die AHO-Daten als auch die Fundorte aus Kapitel (II) eine Verzerrung zugunsten von Schutzgebieten aufweisen. Für die AHO-Daten könnte ein höheres Kartierungsaufkommen in bekannten, geschützten und artenreichen Habitaten der Grund sein. Da die Fundorte aus Kapitel 2 auf Basis von bekannten, gut erreichbaren Populationen ausgewählt wurden und dabei die AHO-Daten berücksichtigt wurden, lässt sich eine ähnliche Verzerrung für diese Daten vermuten. Das Ausmaß dieser Verzerrung lässt sich jedoch nicht quantifizieren, dürfte aber artspezifisch variieren.

Fehlende Abgrenzung von Populationen

Eine weitere bedeutende Einschränkung der Untersuchung liegt in der Tatsache begründet, dass keine biologisch abgrenzbaren Populationen, sondern Fundorte untersucht wurden. Sowohl in den AHO-Daten als auch in den Erhebungen aus Kapitel (II) erfolgte die Analyse auf Basis kartierter Fundorte, ohne dass Populationen abgegrenzt werden konnten. Dazu ist es schwierig, eine belastbare Abgrenzung von Populationen durchzuführen, da bei einer solchen Reproduktionsstrategien (eigen oder Fremdbestäubend), Ausbreitungsmechanismen, geografische Barrieren und weitere Faktoren hätten berücksichtigt werden müssen. Untersuchungen weisen aber explizit darauf hin, dass die Vernachlässigung räumlicher Autokorrelation oder das Fehlen von Informationen zur Populationsstruktur die Interpretation ökologischer Muster beeinträchtigen oder verzerren können, insbesondere in Fällen, in denen die ökologischen Muster durch räumlich abhängige Prozesse beeinflusst werden (Davies & Gray, 2015; Dormann et al., 2007), wie sie beispielsweise in meiner Studie durch die Aufteilung der Polygone in die einzelnen abgeschlossenen Flächen erfolgte. Andere Studien wie eine Untersuchung an *Orchis purpurea* hat allerdings gezeigt, dass es für Orchideen fragwürdig ist, wie man Populationen definiert und ob diese der realen Struktur entsprechen können (Jacquemyn et al., 2007). Bateman et al. (2023) geht in seiner Studie zur *P. chlorantha* beispielsweise davon aus, dass eine genetische Abgrenzung zur *P. bifolia* besteht, da die Entfernung der untersuchten Population zum nächsten nachgewiesenen Fundort der *P. bifolia* ca. 25 km ausmachen würde. Eine Annahme, welche für die berücksichtigten Arten in Baden-Württemberg nicht erfüllt werden kann. In meiner vorliegenden Studie wurde daher auf eine Vereinheitlichung der Fundorte in Form von Populationen verzichtet. Der vorliegende methodische Verzicht bedingt zwar eine Begrenzung der Interpretation naturschutzfachlicher Aussagen, ist dennoch angesichts der Datenlage sowie der Ziele der Studie als zielführend zu erachten.

Regionale Unterschiede und räumliche Heterogenität

Ein weiterer methodischer Aspekt betrifft die fehlende Berücksichtigung regionaler Unterschiede sowie großräumiger Strukturen. Obwohl der Untersuchungsraum Baden-Württemberg eine hohe Eignung aufweist, etwa aufgrund seiner hohen Orchideenvielfalt und des Vorkommens mehrerer Landschaftsräume, hätte eine differenzierte Betrachtung einzelner Regionen zusätzliche Erkenntnisse liefern können. Wie das Beispiel der *P. bifolia* zeigt, existieren regionale Unterschiede im Gefährdungsgrad (Breunig & Demuth, 2023), wie sie etwa im Landkreis Schwäbisch Hall zu beobachten sind, wo diese Art mit starken Rückgängen aufgeführt wird (Wieland et al., 2023). Solche lokalen Bewertungen wurden in der Studie jedoch nicht systematisch einbezogen. Zudem wurde die ungleichmäßige Verteilung von Biotoptypen, Schutzgebieten und Kartierungsschwerpunkten zwischen den Regionen nicht untersucht. Dies stellt eine signifikante Einschränkung dar, weil sowohl die Verfügbarkeit von Habitaten als auch der Kartierungsschwerpunkt regional

stark variieren kann. Stattdessen wurden nur allgemeine Verteilungen zur naturschutzfachlichen Relevanz der Arten über ganz Baden-Württemberg (BW) untersucht, wobei BW als Modellregion für die Untersuchung von Orchideen betrachtet wurde. Da diese Studie aber primär einen allgemeinen Nutzen der Orchideen für den Naturschutz und Unterschiede zwischen diesen aufdecken wollte, kann die Methodik für diese Fragestellungen als geeignet erachtet werden. Zukünftige Untersuchungen, die sich mit den regionalen Unterschieden des naturschutzfachlichen Nutzens beschäftigen, sollten aber diese angesprochene räumliche Heterogenität explizit berücksichtigen, um fundiertere naturschutzfachliche Erkenntnisse ableiten zu können.

Allgemeine Limitierungen der AHO-Daten

Ein wesentlicher methodischer Aspekt betrifft die Nutzung der AHO-Daten, die durch ihre hohe Anzahl an Meldungen eine wertvolle Grundlage für naturschutzfachliche Analysen darstellen, jedoch auch spezifische Einschränkungen aufweisen. Ein bedeutender Teil dieser Limitierungen ist auf die hohe Anzahl unterschiedlicher Kartierer zurückzuführen, die sich in ihrer Methodik, Genauigkeit und Zielsetzung unterscheiden können. Untersuchungen weisen ebenfalls darauf hin, dass im Kontext von Citizen Science und Langzeitkartierungen, wie sie beispielsweise vom AHO durchgeführt werden, systematische Verzerrungen auftreten können. Diese können beispielsweise durch eine ungleichmäßige räumliche Erfassung oder durch das gezielte Aufsuchen bekannter Fundorte entstehen und die Aussagekraft der Daten beeinflussen (Boakes et al., 2010; McDonough MacKenzie et al., 2017). Gleichzeitig ist davon auszugehen, dass systematische Fehler nicht mit der Anzahl der Meldungen und unterschiedlichen Kartierern ansteigen und die Aussagekraft des Datensatzes einschränken, da potenzielle Fehler, wie etwa eine Fehlbestimmung einer Art, im Gesamtbild nur geringen Einfluss haben dürften. Strukturelle Unterschiede bleiben hingegen auch mit Erhöhung der Anzahl der Datensätze weiterhin gegeben.

Die Daten erlauben dazu keine validen Aussagen über die tatsächliche Abwesenheit von Arten an bestimmten Wuchsorten. In der Konsequenz bleibt unklar, ob das Fehlen von Neumeldungen auf einen lokalen Rückgang oder auf eine ausbleibende Kartierung zurückzuführen ist. Aussagen über erloschene Vorkommen können demnach nur durch gezielte Nachkartierungen getroffen werden wie sie in der Untersuchung von Wieland et al. (2023) erfolgte.

Zudem ist die Aussagekraft der Daten für die Familie der Orchideen in Baden-Württemberg begrenzt, da die Analyse lediglich neun ausgewählte Arten umfasst, die nicht zufällig bestimmt wurden. Dennoch wurde versucht, ein möglichst breites Spektrum abzudecken, wobei die Aspekte Bestäubungsbiologie (selbst- vs. fremdbestäubt), Gefährdungsstatus (von stark bedroht bis ungefährdet), Verbreitung sowie taxonomische Zugehörigkeit zu Gattungen berücksichtigt wurden. Dennoch wurden die meisten Arten anhand eines ähnlichen Verbreitungsgebietes zu den

Platanthera Arten ausgewählt. Daher kann die untersuchte Artenvielfalt nicht als repräsentativ für die gesamte Vielfalt der Orchideenflora Baden-Württembergs angesehen werden. Zudem ist ihre Verbreitung regional unterschiedlich, was die Aussagekraft für bestimmte Teilräume einschränkt.

Eine weitere Einschränkung betrifft die Angaben zu den Individuenzahlen. Obwohl die Koordinaten der Fundmeldungen eine Genauigkeit von ca. 10 m aufweisen, erstrecken sich die tatsächlichen Zählungen häufig über größere oder unterschiedlich – nach Kartierern - abgegrenzte Flächen. In der Konsequenz können sich Zählmethoden und Flächenbezüge zwischen den Kartierern unterscheiden. Die Erhebung der Populationsgrößen – bzw. Individuenzahlen - ist jedoch zentral für die Bewertung von Bestandssituation und dem Risiko an einem Ort zu erlöschen (Geppert et al., 2020; Gijbels et al., 2015; Hens et al., 2017; Kull et al., 2016; Söderquist et al., 2025). Bei den beobachteten Unterschieden der gezählten Individuen auf den gleichen Flächen über einen Mindestzeitraum von 20 Jahren ist davon auszugehen, dass diese nicht nach den gleichen Methoden kartiert wurden. Dazu kommt es in Populationen bzw. Fundorten zu Schwankungen zwischen den Jahren auch in stabilen Fundorten (Bateman et al., 2023). Um dennoch vergleichbare Werte zu erzielen, wurde für jede Fläche die höchste gemeldete Individuenzahl herangezogen. Diese Angabe erlaubt zwar keine Aussage über die Populationsdichte, liefert jedoch einen nützlichen Anhaltspunkt zur relativen Größe der Vorkommen. Daraus ergibt sich, dass die zeitlichen Veränderungen innerhalb einzelner Flächen größeren Unsicherheiten unterliegen, was verstärkt wird, da die Zahl der langfristig beobachteten Flächen gering ist. Aus diesem Grund können Veränderungen der Bestandszahlen über Zeit lediglich als Tendenzen interpretiert werden, jedoch nicht als belastbare Trends. Schlussfolgerungen können lediglich aus einem Vergleich zwischen den Flächen insgesamt gezogen werden, da die methodischen Einschränkungen auch durch die große Anzahl an Flächen mit Individuenzahlen verringert werden. Die Ergebnisse sind aber trotzdem nicht als absolute Zahlen zu verstehen, sondern stellen nur einen Trend da.

Große Limitierungen der Fundortdaten aus Kapitel (II)

Die in Kapitel (II) präsentierten Fundortdaten unterscheiden sich sowohl in ihrer Methodik als auch in ihrer Anzahl und den Inhalten von den flächendeckenderen AHO-Daten. Der größte Unterschied liegt in der deutlich geringeren Anzahl an Datensätzen, wodurch die Auswahl einem stärkeren Stichprobeneffekt unterliegen. In der Konsequenz können die Ergebnisse – insbesondere jene, die die Schutzgebietszugehörigkeit der Arten betreffen – nicht als repräsentativ für die Gesamtverbreitung der Arten betrachtet werden. So zeigt sich für die *Platanthera*-Arten in diesem Datensatz ein deutlich höherer Anteil an Fundpunkten innerhalb von Naturschutzgebieten (NSG) als in den AHO-Daten. Diese Diskrepanz lässt sich darauf zurückführen, dass für Kapitel

2 gezielt größere, zugängliche und bereits bekannte Populationen ausgewählt wurden, die häufiger in geschützten Gebieten zu finden sind. Die AHO-Daten hingegen basieren auf einer breiteren und heterogeneren Kartierungsbasis.

Ein weiterer wesentlicher Unterschied – welcher zugleich der Hauptgrund für die Verwendung der Daten in Kapitel (II) darstellt – ist die Angabe, die *Platanthera*-Funde auf vier morphologisch-genetisch differenzierte Gruppen (*P. bifolia*, *P. chlorantha*, *P. pervia* und die Pseudo-Chlorantha-Gruppe) aufzuteilen. Diese Unterteilung ist in den AHO-Daten bislang nicht möglich gewesen, da die wiederentdeckten oder neu identifizierten Gruppen dort noch nicht systematisch erfasst wurden. Die Pseudo-Chlorantha-Gruppe wurde dabei höchstwahrscheinlich durchgehend als *P. chlorantha* kartiert, während eine eindeutige Zuweisung für *P. pervia* aufgrund der morphologischen Ähnlichkeit zur *P. bifolia* als wahrscheinlich anzusehen ist und gelegentlich durch die Angabe der Streuwiesensippe erfolgte. Das in Kapitel (II) verhältnismäßig häufiger sympatrische Vorkommen von *P. bifolia* und *P. chlorantha* aufgeführt werden, als in den AHO-Daten lässt sich darauf zurückführen, dass wir uns für die Analysen aus Kapitel (II) die Populationsstruktur an den Fundorten genauer (jedes Individuum einzeln) angeschaut haben. Eine gleiche allgemeine sorgfältige Untersuchung der Populationsstrukturen bei den AHO-Kartierungen ist dagegen unwahrscheinlich. Dazu wurden in Kapitel (II) gezielt größere Populationen untersucht, welche tendenziell auch häufiger zu gemeinsamem Auftreten beider Arten auf geeigneten Standorten zurückzuführen sein könnte.

Die reale Verbreitung der *P. pervia* und der Pseudo-Chlorantha-Gruppe ist bislang nur unzureichend erforscht und die Untersuchung der Fundorte aus Kapitel (II) stellt eine begrenzte Anzahl von Fundorten da. Zudem stellen viele der Fundpunkte keine unabhängigen geographischen Replikate dar, was insbesondere bei der Pseudo-Chlorantha-Gruppe ersichtlich wird, deren berücksichtigte Vorkommen fast ausschließlich im Schwarzwald liegen (fünf von sieben Fundorten). In der Literatur zu ökologischen Studien stellen geographische Pseudoreplikate, also räumlich nahe beieinanderliegende und schwer abzugrenzende Fundorte, die keine echten Wiederholungen darstellen vermehrt Probleme dar. Diese Pseudoreplikate haben aber erhebliche Einschränkung der statistischen Aussagekraft zur Folge (Dale & Fortin, 2002; Davies & Gray, 2015). Da die Pseudo-Chlorantha-Gruppe die einzige ist, welche sich von den anderen drei Gruppen unterscheidet und diese auf eingeschränkte räumlichen Replikate (Pseudoreplikate) im Schwarzwald zurückzuführen ist, wurde auf weiterführende statistische Auswertungen, insbesondere hinsichtlich der Höhenverteilung oder der Klimavariablen, verzichtet. Zwar zeigen die bisherigen Ergebnisse deutliche Unterschiede in ökologischen Parametern zwischen den Gruppen, diese sind jedoch nur als erste Indizien zu werten und müssen in zukünftigen Studien über ein möglichst vollständiges Verbreitungsgebiet der Gruppen verifiziert werden. Daher besteht

weiterhin Unklarheit beispielsweise darüber, ob *P. pervia* tatsächlich auf niedrigere Lagen beschränkt ist oder ob die häufige Kartierung in diesen Bereichen lediglich einem zufälligen Phänomen geschuldet ist. Dies gilt ebenfalls für die Zuordnung zu Schutzgebieten und der ökologischen Aussagen über die Biotoptypen der Fundorte aus Kapitel (II).

4.3.5 Ausblick mit weiterführenden Fragen und Forschungsmöglichkeiten

Weitere Untersuchung der vier Platanthera-Gruppen

Ein primärer nächster Schritt für die Forschung der *Platanthera* in Europa ist die umfassende Erfassung und Kartierung der tatsächlichen Verbreitungsgebiete der vier in dieser Studie untersuchten

Platanthera-Gruppen. Während die genetische Differenzierung dieser Gruppen bereits nachgewiesen werden konnte, fehlen bislang umfangreiche Daten zur regionalen und überregionalen Ausdehnung der *P. pervia* und der Pseudo-Chlorantha-Gruppe - sowohl für Baden-Württemberg als auch für andere Teile Europas. Erst mit einer räumlichen verlässlichen Datenbasis können valide statistische Vergleiche z.B. zur Einschätzung der Schutzbedürftigkeit von *P. pervia* und der Pseudo-Chlorantha-Gruppe durchgeführt werden. Gleichzeitig lassen sich daraus auch neue Bewertungen für die bekannten Taxa *P. bifolia* und *P. chlorantha* ableiten, die bisher ohne Berücksichtigung der neu erkannten Diversität bewertet wurden. Diese vertiefte Analyse würde auch die Grundlage für die Entwicklung gezielter Schutzstrategien, z. B. für den Erhalt offener, basen- und nährstoffarmer Standorte im Schwarzwald bilden, auf welchen die Pseudo-Chlorantha-Gruppe wächst. Auf dieser Grundlage wäre auch eine erste offizielle Bewertung von *P. pervia* in der Roten Liste denkbar. Darüber hinaus könnten auf der Basis eines belastbaren Fundortdatensatzes Habitat- und Nischenmodelle erstellt werden, die Rückschlüsse auf das potentielle Verbreitungsgebiet und die ökologischen Ansprüche der Art zulassen - etwa, um zu überprüfen, ob *P. pervia* tatsächlich auf Feuchtgebiete beschränkt ist oder eine größere ökologische Nische besetzt, wie es die aktuell bekannten Biotoptypen der berücksichtigten Fundorte vermuten lassen.

Explizierter Forschungsbedarf zur Pseudo-Chlorantha-Gruppe

Für die Pseudo-Chlorantha-Gruppe besteht besonderer Handlungsbedarf. Aufgrund der Tatsache, dass ihre Merkmale bislang lediglich genetisch, jedoch nicht morphologisch eindeutig unterscheidbar sind, sollte diese Gruppe in zukünftigen Arbeiten eigenständig untersucht werden. Ziel muss es sein, auf Basis genetischer, morphologischer und ökologischer Daten zu entscheiden, ob die Gruppe als eigenständige Gruppe neben der *P. chlorantha* geführt werden kann. Ein Vergleich der bislang angenommenen Präferenz für basenarme Standorte gegenüber der Habitatbindung von *P. chlorantha* ist in diesem Zusammenhang von Relevanz, um eine valide Bestimmung der potenziellen ökologischen Nischentrennung zu ermöglichen. Diesbezüglich stellt

sich die Frage wieso die Pseudo-Chlorantha im Schwarzwald aber nicht auf der Schwäbischen-Alp vorkommt und in der Nordeifel nachgewiesen wurde. Dies könnte dazu beitragen, weitere Vorkommen in anderen Mittelgebirgsregionen zu identifizieren und festzustellen, ob es sich bei der Pseudo-Chlorantha um einen regionalen Endemiten handelt. Darüber hinaus eröffnet diese Gruppe neue Perspektiven für die Erforschung koevolutionärer Prozesse – insbesondere im Hinblick auf Blühphänologie, Bestäuberbeziehungen und Mykorrhiza-Spezifität. Es besteht die Möglichkeit, dass isolierende Selektionsmechanismen, wie etwa Verschiebungen der Blütezeiten oder spezialisierte Symbiosen, zur Aufrechterhaltung der genetischen Eigenständigkeit beitragen. Die Untersuchung solcher Prozesse wäre von wissenschaftlichen Interesse und könnte auch über die Gattung *Platanthera* hinaus grundlegende Einsichten in die Artbildung bei Orchideen liefern.

Potenzial und Perspektiven der AHO-Daten

Die AHO-Daten besitzen ein hohes Potenzial für zukünftige naturschutzfachliche Analysen, da sie auf einer umfangreichen Anzahl von Fundmeldungen basieren und eine langjährige sowie vergleichsweise aktuelle Kartierungsgrundlage bieten. Um das volle Potenzial der Daten auszuloten, sollten in weiterführenden Analysen explizit landschaftsräumliche Strukturen berücksichtigt werden. Auf diese Weise könnten kartierungsbedingte Lücken erkannt und regionale Unterschiede in der Aussagekraft besser verstanden werden. Eine systematische Erweiterung der Datenbasis auf möglichst viele Orchideenarten wäre wünschenswert, um daraus belastbare Prioritätenlisten für den Arten- und Biotopschutz in Baden-Württemberg zu entwickeln. Solche Listen könnten insbesondere dabei helfen, Arten zu identifizieren, die aktuell nicht akut vom Aussterben bedroht sind, jedoch eine hohe Wahrscheinlichkeit aufweisen, künftig stärker gefährdet zu werden. Erste Hinweise könnten aus einer Analyse resultieren, welche Arten und Fundorte häufiger als erwartet außerhalb von Schutzgebieten vorkommen. Darüber hinaus könnte der Ansatz, Orchideen als Indikatoren für naturschutzfachlich hochwertige Lebensräume, auf weitere Pflanzenfamilien ausgeweitet werden. Ein solcher Vergleich könnte Aufschluss darüber geben, inwieweit sich Orchideen im Speziellen – oder bestimmte Artengruppen im Allgemeinen – zur flächenbezogenen Bewertung von Lebensräumen eignen und welche Rolle sie langfristig im Monitoring- und Schutzkonzept Baden-Württembergs spielen könnten.

5 LITERATURVERZEICHNIS

- Aceto, S., & Gaudio, L. (2011). The MADS and the Beauty: Genes Involved in the Development of Orchid Flowers. *Current Genomics*, 12(5), 342. <https://doi.org/10.2174/138920211796429754>
- Ackerman, J. D., Phillips, R. D., Tremblay, R. L., Karremans, A., Reiter, N., Peter, C. I., Bogarín, D., Pérez-Escobar, O. A., & Liu, H. (2023). Beyond the various contrivances by which orchids are pollinated: global patterns in orchid pollination biology. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 202(3), 295–324. <https://doi.org/10.1093/BOTLINNEAN/BOAC082>
- Alexander, D. H., Novembre, J., & Lange, K. (2009). *Fast model-based estimation of ancestry in unrelated individuals*. <https://doi.org/10.1101/gr.094052.109>
- Ambroise, V., Esposito, F., Scopece, G., & Tyteca, D. (2020). Can phenotypic selection on floral traits explain the presence of enigmatic intermediate individuals in sympatric populations of *Platanthera bifolia* and *P. chlorantha* (Orchidaceae)? *Plant Species Biology*, 35(1), 59–71. <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12257>
- Andrews, S. (2010). *FastQC: A quality control tool for high throughput sequence data*. Available Online at: <Http://Www.Bioinformatics.Babraham.Ac.Uk/Projects/Fastqc>.
- Arbeitskreis Heimische Orchideen Baden-Württemberg - Artensteckbriefe der Orchideen in Baden-Württemberg*. (2025). https://www.orchids.de/sites/species_botanical.php
- Argue, C. L. (2012). *Platanthera* Group. In *The Pollination Biology of North American Orchids: Volume 1* (pp. 109–121). Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-0592-4_10
- Ascherson, P., & Graebner, P. (1907). *Synopsis der mitteleuropäischen Flora* (Vol. 3).
- Babington, C. C. (1836). XXVI. On several new or imperfectly understood British and European Plants. In a Letter to. *Transactions of the Linnean Society of London*, 17, 451–464.
- Baker, H. G. (1961). The Adaptation of Flowering Plants to Nocturnal and Crepuscular Pollinators. <https://doi.org/10.1086/403276>, 36(1), 64–73. <https://doi.org/10.1086/403276>
- Bateman, R. M. (2021). Challenges of applying monophyly in the phylogenetic shallows: taxonomic reappraisal of the *Dactylorhiza maculata* group. *Kew Bulletin*, 76(4), 675–704. <https://doi.org/10.1007/S12225-021-09971-2>
- Bateman, R. M., Devey, D. S., Malmgren, S., Bradshaw, E., & Rudall, P. J. (2010). Conflicting species concepts underlie perennial taxonomic controversies in Ophrys. In *Cah. Soc. Fr. Orch.*, n° (Vol. 7).
- Bateman, R. M., James, K. E., & Rudall, P. J. (2012). Contrast in levels of morphological versus molecular divergence between closely related Eurasian species of *Platanthera* (Orchidaceae) suggests recent evolution with a strong allometric component. In *New Journal of Botany* (Vol. 2, Issue 2). <https://doi.org/10.1179/2042349712y.0000000013>

- Bateman, R. M., Rudall, P. J., & Moura, M. (2013). Systematic revision of *Platanthera* in the Azorean archipelago: not one but three species, including arguably Europe's rarest orchid. *PeerJ*, 1(1), e218. <https://doi.org/10.7717/peerj.218>
- Bateman, R. M., & Sexton, R. (2008). Is spur length of *Platanthera* species in the British Isles adaptively optimized or an evolutionary red herring? *Watsonia*, 27(January 2008), 1–21.
- Bateman, R. M., Sramkó, G., & Rudall, P. J. (2015). Floral miniaturisation and autogamy in boreal-arctic plants are epitomised by Iceland's most frequent orchid, *Platanthera hyperborea*. *PeerJ*, 2015(3), 1–45. <https://doi.org/10.7717/peerj.894>
- Bateman, R. M., Stott, K. M., & Pearce, D. F. (2023). Trait analysis in a population of the Greater Butterfly-orchid observed through a 16-year period. *Frontiers in Plant Science*, 14. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1213250>
- Baum, H., & Baum, A. (2017). *Platanthera muelleri* – eine dritte Art in der *Platanthera bifolia* / *chlorantha* Gruppe in Mitteleuropa. *Journal Europäischer Orchideen*, 49(1), 133–152.
- Baumann, H. (1981). *Platanthera kuenkelei* H. Baumann spec. nov.-eine neue endemische Art aus Nordafrika. *AHO Mitteilungsheft*, Heft 1, 116–130.
- Baumann, H., Blatt, H., Dierssen, K., Dietrich, H., Dostmann, H., Eccarius, W., Kretzschmar, H., Kühn, H.-D., Möller, O., Paulus, H. F., Stern, W., & Wirth, W. (2005). *Die Orchideen Deutschlands*. Arbeitskreise Heimische Orchideen.
- Baumann, H., Griese, j., Kleinstaub, A., Künkele, S., Phillippi, G., Rösch, M., Rosenbauer, S., Sebald, O., & Seybold, S. (1998). *Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs: Vol. Band 8*.
- Baumann, H., Künkele, S., & Lorenz, R. (2002). Taxonomische Liste der Orchideen Deutschlands. *J. Eur. Orch*, 34, 129–206.
- Baumann, H., Künkele, S., & Lorenz, R. (2006). *Orchideen Europas (Naturführer)*. Eugen Ulmer.
- Baumann, H., Lorenz, R., Peter, R., & Aserbaidshan, T. (2003). Beiträge zur Orchideenflora des östlichen Transkaukasus und Talysch (Aserbaidshan). *Journal Europäischer Orchideen*, 35(1), 163–231.
- Bergfeld, D. (2024). Der Klimawandel in Deutschland und seine Auswirkungen auf heimische Orchideen in Baden-Württemberg. *Journal Europäischer Orchideen*, 56(2–4), 149–167.
- Bergfeld, D., Baumann, H., Boillat, C., Dittrich, M., Ellenbast, F., Erhardt, S., Gemhardt, C., Haynold, B., Heimeier, H., Hiller, W., Hirth, M., Maier, H., Merou, L., Rauschenberger, H., Reinhold, U., Reuwand, R., Schломann, C., Stieglitz, H., Zelesny, H., & Lorenz, R. (2019). Die Orchideen Baden-Württembergs - Arten, Unterarten und Varietäten mit Text, Bild und Verbreitungskarten. *Journal Europäischer Orchideen*, 51, 3–307.
- Biau, G., & Scornet, E. (2016). A random forest guided tour. *Test*, 25(2), 197–227. <https://doi.org/10.1007/s11749-016-0481-7>

- Biederman, L. A., Weldon, S. M., Anderson, D. S., & Leoschke, M. J. (2020). Precipitation contributes to plant height, but not reproductive effort, for western prairie fringed orchid (*Platanthera praeclara* Sheviak & Bowles): Evidence from herbarium records. *Ecology and Evolution*, *10*(17), 9532–9537. <https://doi.org/10.1002/ece3.6647>
- Biewald, G., Marx, J., Dümas, J., Breunig, T., Demuth, S., Weckesser, M., Trautner, J., Bräunicke, M., Herrmann, G., Mayer, J., Bense, U., Colling, M., Schabel, A., Sippel, A., & Rajewski, M. (2014). *Handbuch zur Erstellung von Managementplänen für die Natura 2000-Gebiete in Baden-Württemberg: Vol. 1.3*. LUBW Landesanstalt für Umwelt, Messungen und Naturschutz Baden-Württemberg .
- Bilz, M., Kell, S. P., Maxted, N., & Lansdown, R. V. (2011). *European Red List of Vascular Plants*.
- Bivand, R., Keitt, T., & Rowlingson, B. (2023). *rgdal: Bindings for the Geospatial Data Abstraction Library* (1.6-7).
- Blatt, H. (2020). Zur Typisierung von *Orchis chlorantha*. *Berichte Aus Den Arbeitskreisen Heimische Orchideen*, *37*(1), 81–88.
- Bleilevens, J., Lorenz, R., & Koch, M. A. (2021). *Neue Beobachtungen intermediärer Waldhyazinthen in Europa mit Anmerkungen zu deren historischen Namen*. *53*, 301–329.
- Blinova, I. V. (2012). Intra- and interspecific morphological variation of some European terrestrial orchids along a latitudinal gradient. *Russian Journal of Ecology*, *43*(2), 111–116. <https://doi.org/10.1134/S1067413612020051>
- Boakes, E. H., McGowan, P. J. K., Fuller, R. A., Chang-Qing, D., Clark, N. E., O’Connor, K., & Mace, G. M. (2010). Distorted Views of Biodiversity: Spatial and Temporal Bias in Species Occurrence Data. *PLOS Biology*, *8*(6), e1000385. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PBIO.1000385>
- Boberg, E. (2010). *Evolution of Spur Length in a Moth-pollinated Orchid*. Uppsala Universitet.
- Boberg, E., & Ågren, J. (2009). Despite their apparent integration, spur length but not perianth size affects reproductive success in the moth-pollinated orchid *Platanthera bifolia*. *Functional Ecology*, *23*(5), 1022–1028. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01595.x>
- Boberg, E., Alexandersson, R., Jonsson, M., Maad, J., Ågren, J., & Nilsson, L. A. (2014). Pollinator shifts and the evolution of spur length in the moth-pollinated orchid *Platanthera bifolia*. *Annals of Botany*, *113*(2), 267–275. <https://doi.org/10.1093/aob/mct217>
- Bolger, A. M., Lohse, M., & Usadel, B. (2014). *Genome analysis Trimmomatic: a flexible trimmer for Illumina sequence data*. *30*(15), 2114–2120. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu170>
- Breiman, L. (2001). *Random Forests* (Vol. 45).
- Breunig, T. (2002). Fundort-Standort-Wuchsort: Wann welchen Begriff verwenden? *Die Pflanzenpresse*, *5*.
- Breunig, T., Buttler, K. P., & Demuth, S. (2019). *Florenliste von Baden-Württemberg 2019* . LUBW Landesanstalt für Umwelt Baden-Württemberg .

- Breunig, T., & Demuth, S. (2023). *Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs, 4. Fassung*.
- Breunig, T., Demuth, S., Wahl, A., Grüttner, A., Gerstner, H., Dümas, J., & Schwandner, J. (2018). *Arten, Biotope, Landschaft*. LUBW Landesanstalt für Umwelt Baden-Württemberg.
- Brügger, C. G. (1885). Mittheilungen über neue und kritische Pflanzenformen. *Jahresbericht Der Naturforschenden Gesellschaft Graubünden*, 29.
- Brummitt, R., Lack, R., Ohashi, H., Perry Perth, G., Prado, J., & Roux, J. (2011). Report of the Nomenclature Committee for Vascular Plants: 62. *Taxon*, 60(1), 226–232.
- Brzosko, E. (2003). The dynamics of island populations of *Platanthera bifolia* in the Biebrza National Park (NE Poland). *Annales Botanici Fennici*, 40, 243–253. <https://www.researchgate.net/publication/242136614>
- Brzosko, E., Wróblewska, A., Tałałaj, I., & Adamowski, W. (2009). Patterns of genetic diversity in *Platanthera bifolia* (Orchidaceae) with respect to life history traits and recent range expansion. *Folia Geobotanica*, 44(2), 131–144. <https://doi.org/10.1007/s12224-009-9033-1>
- Büsser, D. (2022, November 14). *Geschichte der Flora Mitteleuropas*. <https://www.erdflo.com/post/geschichte-der-flora-mittleuropas#viewer-fu9jo>
- Buttler, K. P. (2011). Revision von *Platanthera bifolia* sensu lato Taxonomisch-nomenklatorische Neubewertung des Formenkreises um die Weiße Waldhyazinthe mit 1 Abbildung Kurzfassung. *Jber. Wetterau. Ges. Ges. Naturkunde*, 93–108.
- Buzzelli, M. (2020). Modifiable Areal Unit Problem. *International Encyclopedia of Human Geography, Second Edition*, 169–173. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-102295-5.10406-8>
- Camus, E. G., & Camus, A. (1928). *Iconographie des Orchidées d'Europe et du Bassin Méditerranéen* (Vol. 2).
- Catchen, J. M., Amores, A., Hohenlohe, P., Cresko, W., & Postlethwait, J. H. (2011). *Stacks: Building and Genotyping Loci De Novo From Short-Read Sequences*. <https://doi.org/10.1534/g3.111.000240>
- Catchen, J. M., Hohenlohe, P., Bassham, S., Amores, A., & Cresko, W. (2013). *Stacks: an analysis tool set for population genomics*. <https://doi.org/10.1111/mec.12354>
- Chase, M. W., Cameron, K. M., Freudenstein, J. V., Pridgeon, A. M., Salazar, G., van den Berg, C., & Schuiteman, A. (2015). An updated classification of Orchidaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 177(2), 151–174. <https://doi.org/10.1111/BOJ.12234>
- Chupp, A. D., Battaglia, L. L., Schauber, E. M., & Sipes, S. D. (2015). Orchid–pollinator interactions and potential vulnerability to biological invasion. *AoB PLANTS*, 7, plv099. <https://doi.org/10.1093/AOBPLA/PLV099>
- CITES - American Orchid Society. (2024). <https://www.aos.org/about-us/cites>

- Claessens, J., & Kleynen, J. (2006). Anmerkungen zur Hybridbildung bei *Platanthera bifolia* und *P. chlorantha*. *Journal Europäischer Orchideen*, 38(1), 3–28. www.europeanorchids.com/index.php/en/publications
- Claessens, J., & Kleynen, J. (2011). *THE FLOWER OF THE EUROPEAN ORCHID FORM AND FUNCTION*. www.europeanorchids.com
- Clugston, J. A. R., Kenicer, G. J., Milne, R., Overcast, I., Wilson, T. C., & Nagalingum, N. S. (2019). RADseq as a valuable tool for plants with large genomes—A case study in cycads. *Molecular Ecology Resources*, 19(6), 1610–1622. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13085>
- Cribb, P. J., Kell, S. P., Dixon, K. W., & Barrett, R. L. (2003). *Orchid conservation: a global perspective*. <https://www.researchgate.net/publication/234814294>
- Custer, J. G. (1827). Zusätze und Berichtigungen zu dem Verzeichnisse der phanerogamischen Gewächse des Rheinthals und der dasselbe begränzenden Gebirge. *Neue Alpina* 2, 381–436.
- Cutler, D. R., Edwards, T. C., Beard, K. H., Cutler, A., Hess, K. T., Gibson, J., & Lawler, J. J. (2007). Random forests for classification in ecology. *Ecology*, 88(11), 2783–2792. <https://doi.org/10.1890/07-0539.1>
- Dale, M. R. T., & Fortin, M.-J. (2002). Spatial autocorrelation and statistical tests in ecology. *Source: Écoscience*, 9(2), 162–167.
- Damgaard, C., Moeslund, J. E., & Wind, P. (2020). Changes in the abundance of Danish orchids over the past 30 years. *Diversity*, 12(6). <https://doi.org/10.3390/D12060244>
- Danecek, P., Bonfield, J. K., Liddle, J., Marshall, J., Ohan, V., Pollard, M. O., Whitwham, A., Keane, T., McCarthy, S. A., & Davies, R. M. (2021). Twelve years of SAMtools and BCFtools. *GigaScience*, 10(2). <https://doi.org/10.1093/gigascience/giab008>
- Darwin, C. (1862). On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilized. *Murray, London*, 365.
- Davies, G. M., & Gray, A. (2015). Don't let spurious accusations of pseudoreplication limit our ability to learn from natural experiments (and other messy kinds of ecological monitoring). *Ecology and Evolution*, 5(22), 5295–5304. <https://doi.org/10.1002/ECE3.1782>
- Delforge, P. (2006). *Orchids of Europe, North Africa and the Middle East*. A. & C. Black.
- Delforge, P. (2020). Détermination d'une *Platanthère* dans les Hautes-Alpes (France): tout se complique. *L'Orchidophile*, 51(225), 177–186.
- Delforge, P., Devillers, P., & Lambrechts, T. (2016). Section Orchidees d'Europe Bilan des activités 2014--2015. *Nat Belg*.
- Demuth, S., Niegetiet, V., Schach, J., Gerstner, H., & Breunig, T. (2016). *Kartieranleitung Offenland-Biotopkartierung Baden-Württemberg* (9th ed., Vol. 2). LUBW Landesanstalt für Umwelt, Messungen und Naturschutz Baden-Württemberg .

- Dierssen, K. (2005). Orchideenreiche Lebensräume in Deutschland. In *Die Orchideen Deutschlands* (pp. 54–70). Arbeitskreise Heimische Orchideen Deutschlands.
- Djordjević, V., Tsiftsis, S., Kindlmann, P., & Stevanović, V. (2022). Orchid diversity along an altitudinal gradient in the central Balkans. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *10*, 929266. <https://doi.org/10.3389/FEVO.2022.929266/BIBTEX>
- Durka, W., Baum, A., Michalski, S. G., & Baum, H. (2017). Darwin's legacy in *Platanthera*: are there more than two species in the *Platanthera bifolia/chlorantha* group? *Plant Systematics and Evolution*, *303*(3), 419–431. <https://doi.org/10.1007/s00606-016-1381-8>
- Efimov, P. G. (2016). A revision of *platanthera* (Orchidaceae; Orchidoideae; Orchideae) in Asia. In *Phytotaxa* (Vol. 254, Issue 1). <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.254.1.1>
- Eichenberg, D., Bowler, D. E., Bonn, A., Bruelheide, H., Grescho, V., Harter, D., Jandt, U., May, R., Winter, M., & Jansen, F. (2021). Widespread decline in Central European plant diversity across six decades. *Global Change Biology*, *27*(5), 1097–1110. <https://doi.org/10.1111/GCB.15447>
- Ellwanger, C., Steger, L., Pollack, C., Wells, R., & Benjamin Fant, J. (2022). Anthropogenic fragmentation increases risk of genetic decline in the threatened orchid *Platanthera leucophaea*. *Ecology and Evolution*, *12*(2). <https://doi.org/10.1002/ece3.8578>
- Engler, R., Randin, C. F., Thuiller, W., Dullinger, S., Zimmermann, N. E., Araújo, M. B., Pearman, P. B., Le Lay, G., Piedallu, C., Albert, C. H., Choler, P., Coldea, G., De Lamo, X., Dirnböck, T., Gégout, J. C., Gómez-García, D., Grytnes, J. A., Heegaard, E., Høistad, F., ... Guisan, A. (2011). 21st century climate change threatens mountain flora unequally across Europe. *Global Change Biology*, *17*(7), 2330–2341. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2486.2010.02393.X>
- Esposito, F., Merckx, T., & Tyteca, D. (2017). Noctuid moths as potential hybridization agents for *Platanthera* Orchids. *Lankesteriana*, *17*(3), 375–393. <https://doi.org/10.15517/lank.v17i3.31576>
- Esposito, F., Vereecken, N. J., Gammella, M., Rinaldi, R., Laurent, P., & Tyteca, D. (2018). Characterization of sympatric *Platanthera bifolia* and *Platanthera chlorantha* (Orchidaceae) populations with intermediate plants. *PeerJ*, *2018*(1), 1–34. <https://doi.org/10.7717/peerj.4256>
- Eum, S. M., & Lee, N. S. (2012). First report for *Platanthera brevicarata* (Orchidaceae) in Korea. *Korean Journal of Plant Taxonomy*, *42*(3), 211–214. <https://doi.org/10.11110/KJPT.2012.42.3.211>
- Eurostat. (2021). *NUTS - Nomenclature of territorial units for statistics*. <https://ec.europa.eu/eurostat/web/nuts>
- Evertz, R., & Büge, S. (2022). Spectral Clustering. In *Algorithmen für die Entdeckung von Communities in sozialen Netzwerken* (Vol. 2). RWTH Aachen. http://ocd.git.dbis.rwth-aachen.de/Online-Buch/Auflage_2/SpectralClustering/
- Dormann, C. F., M. McPherson, J., B. Araújo, M., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., G. Davies, R., Hirzel, A., Jetz, W., Daniel Kissling, W., Kühn, I., Ohlemüller, R., R. Peres-Neto, P., Reineking, B., Schröder, B., M. Schurr, F., & Wilson, R. (2007). Methods to account for

- spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography*, 30(5), 609–628. <https://doi.org/10.1111/J.2007.0906-7590.05171.X>
- Favre-Godal, Q., Gourguillon, L., Lordel-Madeleine, S., Gindro, K., & Choisy, P. (2020). Orchids and their mycorrhizal fungi: an insufficiently explored relationship. *Mycorrhiza*, 30(1), 5–22. <https://doi.org/10.1007/S00572-020-00934-2>
- Fay, M. F. (2018). Orchid conservation: how can we meet the challenges in the twenty-first century? *Botanical Studies*, 59(1), 1–6. <https://doi.org/10.1186/S40529-018-0232-Z/METRICS>
- Fenster, C. B., Armbruster, W. S., Wilson, P., Dudash, M. R., & Thomson, J. D. (2004). Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35(Volume 35, 2004), 375–403. <https://doi.org/10.1146/ANNUREV.ECOL-SYS.34.011802.132347/CITE/REFWORKS>
- Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12), 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/JOC.5086>
- Gargiulo, R., Ilves, A., Kaart, T., Fay, M. F., & Kull, T. (2018). High genetic diversity in a threatened clonal species, *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae), enables long-term stability of the species in different biogeographical regions in Estonia. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 186(4), 560–571. <https://doi.org/10.1093/BOTLINNEAN/BOX105>
- Gargiulo, R., Kull, T., & Fay, M. F. (2021). Effective double-digest RAD sequencing and genotyping despite large genome size. *Molecular Ecology Resources*, 21(4), 1037–1055. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13314>
- Garrison, E., & Marth, G. (2012). *Haplotype-based variant detection from short-read sequencing*.
- Geppert, C., Perazza, G., Wilson, R. J., Bertolli, A., Prosser, F., Melchiori, G., & Marini, L. (2020). Consistent population declines but idiosyncratic range shifts in Alpine orchids under global change. *Nature Communications* 2020 11:1, 11(1), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-19680-2>
- Gijbels, P., De Hert, K., Jacquemyn, H., & Honnay, O. (2015). Reduced Fecundity and Genetic Diversity in Small Populations of Rewarding Versus Deceptive Orchid Species: A Meta-Analysis. *Plant Ecology and Evolution*, 148(2), 153–159. <https://doi.org/10.5091/plecevo.2015.914>
- Givnish, T. J., Spalink, D., Ames, M., Lyon, S. P., Hunter, S. J., Zuluaga, A., Doucette, A., Caro, G. G., McDaniel, J., Clements, M. A., Arroyo, M. T. K., Endara, L., Kriebel, R., Williams, N. H., & Cameron, K. M. (2016). Orchid historical biogeography, diversification, Antarctica and the paradox of orchid dispersal. *Journal of Biogeography*, 43(10), 1905–1916. <https://doi.org/10.1111/JBI.12854>
- Hahsler, M., Piekenbrock, M., & Doran, D. (2019). {dbscan}: Fast Density-Based Clustering with {R}. *Journal of Statistical Software*, 91(1), 1–30.
- Han, J., Kamber, M., & Pei, J. (2011). *Data Mining. Concepts and Techniques, 3rd Edition (The Morgan Kaufmann Series in Data Management Systems)*.

- Hapeman, J. R., & Inoue, K. (1997). *15 Plant-pollinator interactions and floral radiation in Platanthera*.
- Hassler, V. M., & Meyer, V. T. (2022). *Flora Germanica: Band 1* (1st ed., Vol. 1). Verlag Regionalkultur.
- Hatz, M., Boulesteix, A.-L., & Probst, P. (2018). *Einfluss von mtry auf Random Forests*. https://e-pub.ub.uni-muenchen.de/59094/1/MA_Hatz.pdf
- Haynold, B., Bleilevens, J., Koch, M. A., Widmer, A., Lorenz, R., & Maier, H. (2021a). Underexplored and overlooked intermediate morphotypes of European *Platanthera*, a critical re-evaluation. *Journal Europäischer Orchideen*, 53(Heft 1), 81–88.
- Haynold, B., Lorenz, R., Bergfeld, D., Hiller, W., & Maier, H. (2019). Anmerkungen zu Verbreitung, Häufigkeit, Bestandsentwicklung, Gefährdung und Schutz der Orchideen Baden-Württembergs und Schlussfolgerungen. *Journal Europäischer Orchideen*, 51(1–2), 269–285.
- Hegi, G. (1909). *Illustrierte Flora von Mittel-Europa* (Vol. 2).
- Hens, H., Pakanen, V. M., Jäkäläniemi, A., Tuomi, J., & Kvist, L. (2017). Low population viability in small endangered orchid populations: Genetic variation, seedling recruitment and stochasticity. *Biological Conservation*, 210, 174–183. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.04.019>
- Hijmans, R. J. (2024). *geosphere: Spherical Trigonometry* (1.5-18).
- Holsinger, K. E., & Wallace, L. E. (2004). Bayesian approaches for the analysis of population genetic structure: An example from *Platanthera leucophaea* (Orchidaceae). *Molecular Ecology*, 13(4), 887–894. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02052.x>
- IPBES. (2018). *The IPBES assessment report on land degradation and restoration*. <https://doi.org/10.5281/ZENODO.3237393>
- IUCN. (2018, January 17). Guidelines for Species Conservation Planning - Version 1.0; IUCN, International Union for Conservation of Nature. <https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2017.18.EN>
- Jacquemyn, H., Brys, 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(2), 257–263. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2004.05.002>
- Jacquemyn, H., Brys, R., Vandepitte, K., Honnay, O., Roldán-Ruiz, I., & Wiegand, T. (2007). A spatially explicit analysis of seedling recruitment in the terrestrial orchid *Orchis purpurea*. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02179.x>
- Jain, A. K., Murty, M. N., & Flynn, P. J. (2000). *Data Clustering: A Review*.
- Janes, J. K., Miller, J. M., Dupuis, J. R., Malenfant, R. M., Gorrell, J. C., Cullingham, C. I., & Andrew, R. L. (2017). The K = 2 conundrum. *Molecular Ecology*, 26(14), 3594–3602. <https://doi.org/10.1111/MEC.14187>

- Janes, J. K., van der Voort, G. E., & Huber, D. P. W. (2024). We know very little about pollination in the *Platanthera Rich* (Orchidaceae: Orchidoideae). *Ecology and Evolution*, *14*(4), e11223. <https://doi.org/10.1002/ECE3.11223>
- Jelinski, D. E., & Wu, J. (1996). The modifiable areal unit problem and implications for landscape ecology. *Landscape Ecology*, *11*(3), 129–140. <https://doi.org/10.1007/BF02447512/METRICS>
- Jersáková, J., Johnson, S. D., & Kindlmann, P. (2006). Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, *81*(2), 219–235. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006986>
- Johnson, S. D., & Anderson, B. (2010). Coevolution between Food-Rewarding Flowers and Their Pollinators. *Evolution: Education and Outreach*, *3*(1), 32–39. <https://doi.org/10.1007/S12052-009-0192-6/FIGURES/5>
- Johnson, S. D., Hobbhahn, N., & Bytebier, B. (2013). Ancestral deceit and labile evolution of nectar production in the African orchid genus *Disa*. *Biology Letters*, *9*(5). <https://doi.org/10.1098/RSBL.2013.0500>
- Jones-Walters, L. M., Gillings, S., Groen, T. A., Hennekens, S. M., Noble, D., Huskens, K., Santini, L., Sierdsema, H., van Kleunen, A., van Swaay, C., & van der Sluis, T. (2016). *The “Umbrella Effect” of the Natura 2000 network : an assessment of species inside and outside the European Natura 2000 protected area network : executive summary*. <https://doi.org/10.18174/385796>
- Joshi, A. R. (2024, April 26). *It's tough to be a wild orchid*. <https://news.mongabay.com/2024/04/its-tough-to-be-a-wild-orchid-interview-with-conservation-biologist-reshu-bashyal/>
- Kerner, A., & Geisel, M. (2017). *Waldbiotopkartierung Baden-Württemberg - Kartierhandbuch* (11th ed.). Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg (FVA).
- Kirillova, I. A., & Kirillov, D. V. (2023). Impact of Weather Conditions on the Population Dynamics and Reproductive Success of *Platanthera bifolia* (L.) Rich. in the Komi Republic. *Contemporary Problems of Ecology*, *16*(6), 819–830. <https://doi.org/10.1134/S1995425523060136>
- Koch, W. D. J. (1836). *Synopsis florum germanicæ et helveticæ*.
- Kretzschmar, H., & Blatt, H. (2005). Statistische Auswertung der Orchideenkartierung. In *Die Orchideen Deutschlands* (pp. 686–692). Arbeitskreise Heimische Orchideen Deutschlands.
- Kühn, R., Pedersen, H., & Cribb, P. (2019). *Field guide to the orchids of Europe and the Mediterranean* (Vol. 1). Royal Botanic Gardens, Kew.
- Kühn, R., Pedersen, H., & Cribb, P. (2024). *Field Guide to the Orchids of Europe and the Mediterranean. Second edition* (2nd ed.). Royal Botanic Gardens, Kew.
- 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*(1), 31–39. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2005.09.046>

- Kull, T., Selgis, U., Peciña, M. V., Metsare, M., Ilves, A., Tali, K., Sepp, K., Kull, K., & Shefferson, R. P. (2016). Factors influencing IUCN threat levels to orchids across Europe on the basis of national red lists. *Ecology and Evolution*, 6(17), 6245. <https://doi.org/10.1002/ECE3.2363>
- Künkele, S. (1978). Zum Stand der Orchideenkartierung und ihrer Auswirkung. *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ.*, 11, 55–98.
- Künkele, S., & Baumann, H. (1998). Orchidaceae. *Die Farn-Und Blütenpflanzen Baden-Württembergs*, 8, 286–462.
- Lamarck, J.-B.-P.-A. de M., & Candolle, A. P. de. (1806). *Synopsis plantarum in flora Gallica descriptarum* (Vol. 2).
- Leitch, I. J., Kahandawala, I., Suda, J., Hanson, L., Ingrouille, M. J., Chase, M. W., & Fay, M. F. (2009). Genome size diversity in orchids: consequences and evolution. *Annals of Botany*, 104(3), 469–481. <https://doi.org/10.1093/AOB/MCP003>
- Li, H., & Durbin, R. (2009). *Fast and accurate short read alignment with Burrows-Wheeler transform*. 25(14), 1754–1760. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp324>
- Li, M. H., Liu, K. W., Li, Z., Lu, H. C., Ye, Q. L., Zhang, D., Wang, J. Y., Li, Y. F., Zhong, Z. M., Liu, X., Yu, X., Liu, D. K., Tu, X. De, Liu, B., Hao, Y., Liao, X. Y., Jiang, Y. T., Sun, W. H., Chen, J., ... Liu, Z. J. (2022). Genomes of leafy and leafless *Platanthera* orchids illuminate the evolution of mycoheterotrophy. *Nature Plants*, 8(4), 373–388. <https://doi.org/10.1038/s41477-022-01127-9>
- Li, T., Wu, S., Yang, W., Selosse, M. A., & Gao, J. (2021). How Mycorrhizal Associations Influence Orchid Distribution and Population Dynamics. *Frontiers in Plant Science*, 12. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2021.647114>
- Li, T., Yang, W., Wu, S., Selosse, M.-A., & Gao, J. (2021). Progress and Prospects of Mycorrhizal Fungal Diversity in Orchids. *Frontiers in Plant Science*, 12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.646325>
- Lin, D., Li, J., Ye, C., Wen, H., & Jin, X. (2024). A new species of *Platanthera* (Orchidaceae, Orchidoideae) from southeast of Xizang, China. *Phytotaxa*, 646(2), 116–124. <https://doi.org/10.11646/PHYTOTAXA.646.2.2>
- Lin, D., Zhang, L., Ye, C., Li, J., & Jin, X. (2024). Two new species of *Platanthera* (Orchidaceae, Orchidoideae) from Xizang, China. *Phytotaxa*, 646(2), 203–212. <https://doi.org/10.11646/PHYTOTAXA.646.2.9>
- Linnaeus, C. (1753). *Species plantarum*. 2.
- Lorenz, R., Akhalkatsi, M., Baumann, H., Cortis, P., Africa, N., Tyrol, S., Tyrol, N., & Britain, G. (2012). *Platanthera kuenkelei* s. l. auf Sardinien und in Georgien, eine für Europa neue Art – ein Beitrag zu ihrer Taxonomie. *Journal Europäischer Orchideen*, 44(1), 3–62. http://www.researchgate.net/profile/Maia_Akhalkatsi/publication/232275175_Platanthera_kuenkelei_s.l._on_Sardinia_and_in_Georgia_a_species_new_for_Europe_a_contribution_to_its_taxonomy/links/09e415080497f7428a000000.pdf

- Lorenz, R., Akhalkatsi, M., Cortis, P., Galesi, R., Giotta, C., Madl, J., Obrist, E., Piccitto, M., Romano, V. A., Romolini, R., & Soca, R. (2015). Morphometrische Untersuchungen zur Variabilität und Gliederung der Gattung *Platanthera* in Italien. *Journal Europäischer Orchideen*, 47(1), 123–238.
- Lussu, M., Ancillotto, L., Labadessa, R., Musciano, M. Di, Zannini, P., Testolin, R., Santi, F., Dolci, D., Conti, M., Marignani, M., Martellos, S., Peruzzi, L., & Chiarucci, A. (2023). *Prioritizing conservation of terrestrial orchids: A gap analysis for Italy*. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.110385>
- Maad, J. (2002). *Selection and floral evolution in Platanthera bifolia and P. chlorantha (Orchidaceae)* [ACTA UNIVERSITATIS UPSALIENSIS UPPSALA 2002]. g:%5CBibliografia%5C Maad 2002.PDF
- Mäder, P., Boho, D., Rzanny, M., Seeland, M., Wittich, H. C., Deggelmann, A., & Wäldchen, J. (2021). The Flora Incognita app – Interactive plant species identification. *Methods in Ecology and Evolution*, 12(7), 1335–1342. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13611>
- Mafakheri, M., Bakhshipour, M., Omrani, M., Gholizadeh, H., Rahimi, N., Mobaraki, A., & Rahimi, M. (2022). The impact of environmental and climatic variables on genetic diversity and plant functional traits of the endangered tuberous orchid (*Orchis mascula* L.). *Scientific Reports 2022 12:1*, 12(1), 1–18. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-19864-4>
- Marchand, L. (1827). *Verhandeling over de Standelkruiden (Orchideae) van het Groothertogdom Luxemburg* (Vol. 2). Bijdr. natuurk. wetensch.
- McDonough MacKenzie, C., Murray, G., Primack, R., & Weihrauch, D. (2017). Lessons from citizen science: Assessing volunteer-collected plant phenology data with Mountain Watch. *Biological Conservation*, 208, 121–126. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2016.07.027>
- Mckenna, A., Hanna, M., Banks, E., Sivachenko, A., Cibulskis, K., Kernytsky, A., Garimella, K., Altshuler, D., Gabriel, S., Daly, M., & Depristo, M. A. (2010). *The Genome Analysis Toolkit: A MapReduce framework for analyzing next-generation DNA sequencing data*. <https://doi.org/10.1101/gr.107524.110>
- Meirmans, P. G. (2018). Subsampling reveals that unbalanced sampling affects Structure results in a multi-species dataset. *Heredity 2018 122:3*, 122(3), 276–287. <https://doi.org/10.1038/s41437-018-0124-8>
- Metzing, D., Garve, E., Matzke-Hajek, G., Adler, J., Bleeker, W., Breunig, T., Caspari, S., Dunkel, F., Fritsch, R., & Gottschlich, G. (2018). Rote Liste und Gesamtartenliste der Farn- und Blütenpflanzen (Trachaeophyta) Deutschlands. *Naturschutz Und Biologische Vielfalt*, 70(7), 13–358.
- Meynen, E., Schmithüsen, J., Gellert, J., Neef, E., Müller-Miny, H., & Schultze, J. H. (1962). Handbuch der naturräumlichen Gliederung Deutschlands. *Bundesanstalt Für Landeskunde*.
- Ministerium für Umwelt, K. und E. B.-W. (2014). *Im Portrait - die Arten und Lebensraumtypen der FFH-Richtlinie* (Vol. 6). Ministerium für Umwelt, Klima und Energiewirtschaft Baden-Württemberg.

- Möttep, M., Ilves, A., Tali, K., Sild, E., & Kull, T. (2021). Artificial crossing and pollen tracking reveal new evidence of hybridization between sympatric *Platanthera* species. *Plant Systematics and Evolution*, 307(2). <https://doi.org/10.1007/s00606-020-01736-x>
- Müller, F., Ritz, C. M., Welk, E., & Wesche, K. (2021). Rothmaler - Exkursionsflora von Deutschland. Gefäßpflanzen: Grundband. In *Rothmaler - Exkursionsflora von Deutschland. Gefäßpflanzen: Grundband* (Vol. 22). Springer Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-61011-4>
- Müller, H. (1868). Beobachtungen an westfälischen Orchideen. *Verhandlungen Des Naturhistorischen Vereins Der Preussischen Rheinlande Und Westfalens*, 1–62.
- Nakagawa, S., & Freckleton, R. P. (2008). Missing inaction: the dangers of ignoring missing data. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(11), 592–596. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.06.014>
- Neumann, R. (1908). *Weitere Beiträge zur Kenntnis der badischen Orchideen*.
- Nilsson, L. A. (1983). Processes of isolation and introgressive interplay between *Platanthera bifolia* (L.) Rich and *P. chlorantha* (Custer) Reichb. (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 87(4), 325–350. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1983.tb00997.x>
- Orchidee des Jahres - Dachverband der Arbeitskreise Heimische Orchideen*. (2025). <https://www.orchideen-deutschlands.de/orchidee-des-jahres/>
- Orchideen - Lexikon der Biologie*. (1999). <https://www.spektrum.de/lexikon/biologie/orchideen/48059>
- Osborne, A., & Mossman, H. (2025). Comparing the accuracy and precision of smartphone and specialist handheld GNSS receivers for use in ecological fieldwork. *Ecol Solut Evid*, 6, 70015. <https://doi.org/10.1002/2688-8319.70015>
- Pavarese, G., Tranchida-Lombardo, V., Cogoni, A., Cristaudo, A., & Cozzolino, S. (2011). Where do Sardinian orchids come from: A putative African origin for the insular population of *Platanthera bifolia* var. *kuenkelei*? *Botanical Journal of the Linnean Society*, 167(4), 466–475. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2011.01190.x>
- Pebesma, E., Bivand, R., Rowlingson, B., Gómez-Rubio, V., Hijmans, R., Sumner, M., MacQueen, D., Lemon, J., Lindgren, F., O'Brien, J., O'Rourke, J., & Hausmann, P. (2025). *sp: Classes and Methods for Spatial Data* (2.0.0).
- Pedersen, H., & Lange, C. B. A. (2021). Biosystematics of *Platanthera bifolia* s.l. (Orchidaceae): inferences from analysis of Scandinavian population samples. *Nordic Journal of Botany*, 39(10), 1–13. <https://doi.org/10.1111/njb.03199>
- Perazza, G., & Lorenz, R. (2013). Le orchidee dell Italia nordorientale. *Atlante Corologico e Guida al Riconoscimento. Osiride, Rovereto (Trento)*.
- Pérez-Escobar, O. A., Bogarín, D., Przelomska, N. A. S., Ackerman, J. D., Balbuena, J. A., Belot, S., Bühlmann, R. P., Cabrera, B., Cano, J. A., Charitonidou, M., Chomicki, G., Clements, M. A., Cribb, P., Fernández, M., Flanagan, N. S., Gravendeel, B., Hágsater, E., Halley, J. M., Hu, A. Q., ... Antonelli, A. (2024). The origin and speciation of orchids. *New Phytologist*, 242(2), 700–716. <https://doi.org/10.1111/NPH.19580>

- Petermann, W. L. (1841). *Flora des Bienitz und seiner Umgebungen*. Teubner.
- Petermann, W. L. (1846). *Analytischer Pflanzenschlüssel für botanische Excursionen in der Umgegend von Leipzig*. Carl Heinrich Reclam sen.
- Petermann, W. L. (1849). *Deutschlands flora: mit Abbildungen sämtlicher Gattungen auf 100 Tafeln* (Vol. 1). G. Wigand.
- Picornell, A., Caspersen, L., & Luedeling, E. (2025). The influence of calibration data diversity on the performance of temperature-based spring phenology models for forest tree species in Central Europe. *Agricultural and Forest Meteorology*, 360, 110302. <https://doi.org/10.1016/J.AGRFORMET.2024.110302>
- Piñeiro Fernández, L., Byers, K. J. R. P., Cai, J., Sedeek, K. E. M., Kellenberger, R. T., Russo, A., Qi, W., Aquino Fournier, C., & Schlüter, P. M. (2019). A Phylogenomic Analysis of the Floral Transcriptomes of Sexually Deceptive and Rewarding European Orchids, *Ophrys* and *Gymnadenia*. *Frontiers in Plant Science*, 10, 486233. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2019.01553/BIBTEX>
- Prasad, K. (2023). The genus *Platanthera* (Orchidaceae) in India with two new species. *Rheedea*, 33(2), 31–52. <https://doi.org/10.22244/rheedea.2023.33.02.01>
- Puritz, J. B., Hollenbeck, C. M., & Gold, J. R. (2014). dDocent: a RADseq, variant-calling pipeline designed for population genomics of non-model organisms. *PeerJ*, 2, e431. <https://doi.org/10.7717/peerj.431>
- Rasmussen, H. N. (1995). *Terrestrial orchids: from seed to mycotrophic plant*. Cambridge University Press.
- Reichenbach, H. G. (1851). Die Orchideen der deutschen Flora: nebst denen des übrigen Europa, des ganzen russischen Reichs und Algiers also ein Versuch einer Orchideographie Europas; 170 Kupfertafeln. *Hofmeister*.
- Reichenbach, H. G. L. (1831). *Iconographia botanica seu plantae criticae*.
- Rennwald, E. (1985). Zur Verbreitung und Gefährdung der Orchideen in der Ortenau: unter besonderer Berücksichtigung des NSG Taubergiessen. *Landesanstalt Für Umweltschutz Baden-Württemberg, Institut Für Ökologie Und Naturschutz*, 42.
- Richard, L. C. (1817). *De orchideis Europaeis annotationes*.
- Rowlingson, B. (2019). *geonames: Interface to the “Geonames” Spatial Query Web Service* (0.999).
- Rudall, P. J., Perl, C. D., & Bateman, R. M. (2013). Organ homologies in orchid flowers re-interpreted using the Musk Orchid as a model. *PeerJ*, 1(1), e26. <https://doi.org/10.7717/PEERJ.26>
- Saryan, P., Gupta, S., & Gowda, V. (2020). Species complex delimitations in the genus *Hedychium*: A machine learning approach for cluster discovery. *Applications in Plant Sciences*, 8(7), e11377. <https://doi.org/10.1002/APS3.11377>

- Scheiner, S. M. (2003). Six types of species-area curves. *Global Ecology and Biogeography*, 12(6), 441–447. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00061.x>
- Schiestl, F. P., & Johnson, S. D. (2013). Pollinator-mediated evolution of floral signals. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(5), 307–315. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.01.019>
- Schmidt, F. W. (1793). *Neue und seltene Pflanzen, nebst einigen andern botanischen Beobachtungen: herausgegeben bei Gelegenheit der ihm ertheilten philosophischen Doctorswürde.* bei JG Calve.
- Schmiedel, I., Goedecke, F., & Bergmeier, E. (2019). Plant communities of the Eifel National Park (Germany)-An assessment based on the first Permanent Plot Inventory Die Pflanzengesellschaften des Nationalparks Eifel-Auswertung der ersten Permanenten Stichprobeninventur. *Tuexenia*, 39, 41–74. <https://doi.org/10.14471/2019.39.015>
- Schmitt, T. (2007). Molecular biogeography of Europe: Pleistocene cycles and postglacial trends. *Frontiers in Zoology*, 4, 11. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-4-11>
- Schönswetter, P., Stehlik, I., Holderegger, R., & Tribsch, A. (2005). *Molecular evidence for glacial refugia of mountain plants in the European Alps.* <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02683.x>
- Schulze, M. (1894). *Die Orchidaceen Deutschlands, Deutsch-Oesterreichs und der Schweiz.*
- Sears, C. J. (2008). Morphological Discrimination of *Platanthera aquilonis*, *P. huronensis*, and *P. dilatata* (Orchidaceae) Herbarium Specimens. <https://doi.org/10.3119/07-24.1>, 110(944), 389–405. <https://doi.org/10.3119/07-24.1>
- Sexton, R. (2014). The Moth Pollinators of Greater Butterfly Orchids *Platanthera chlorantha* in Central Scotland. *JOURNAL of the HARDY ORCHID SOCIETY*, 11(1), 14–22.
- SNP Filtering Tutorial.* (2023). <https://ddocent.com/filtering/>
- Söderquist, L., Dahlgren, J. P., & Sletvold, N. (2025). Population viability of the orchid *Gymnadenia conopsea* increases with population size but is not related to genetic diversity. *Journal of Ecology*, 113, 635–648. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14484>
- Song, C., Wang, Y., Manzoor, M. A., Mao, D., Wei, P., Cao, Y., & Zhu, F. (2022). In-depth analysis of genomes and functional genomics of orchid using cutting-edge high-throughput sequencing. *Frontiers in Plant Science*, 13, 1018029. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2022.1018029/BIBTEX>
- Stebbins, G. L. (1970). Adaptive Radiation of Reproductive Characteristics in Angiosperms, I: Pollination Mechanisms. *Source: Annual Review of Ecology and Systematics*, 1, 307–326. <https://about.jstor.org/terms>
- Steen, R. (2012). Pollination of *Platanthera chlorantha* (Orchidaceae): New video registration of a hawkmoth (Sphingidae). *Nordic Journal of Botany*, 30(5), 623–626. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2012.01574.x>
- Steen, R., & Mundal, D. (2013). New video registration of *Autographa pulchrina* (Haworth, 1809) (Lepidoptera, Noctuidae) and *Sphinx pinastri* L., 1758 (Lepidoptera, Sphingidae)

- pollinating *Platanthera bifolia latiflora* (Orchidaceae) in Norway. *Norwegian Journal of Entomology*, 60(1), 57–61.
- Steen, R., Norli, H. R., & Thöming, G. (2019). Volatiles composition and timing of emissions in a moth-pollinated orchid in relation to hawkmoth (Lepidoptera: Sphingidae) activity. *Arthropod-Plant Interactions*, 13(4), 581–592. <https://doi.org/10.1007/s11829-019-09682-3>
- Štípková, Z., & Kindlmann, P. (2021). Factors determining the distribution of orchids – a review with examples from the Czech Republic. *European Journal of Environmental Sciences*, 11(1), 21–30. <https://doi.org/10.14712/23361964.2021.3>
- Štípková, Z., Kosánová, K., Romportl, D., & Kindlmann, P. (2018). Determinants of Orchid Occurrence: A Czech Example. In *Selected Studies in Biodiversity*. InTech. <https://doi.org/10.5772/intechopen.74851>
- Štípková, Z., Romportl, D., & Kindlmann, P. (2020). Which Environmental Factors Drive Distribution of Orchids? A Case Study from South Bohemia, Czech Republic. *Reference Series in Phytochemistry*, 1–33. https://doi.org/10.1007/978-3-030-11257-8_27-1
- Strobl, C., Boulesteix, A. L., Zeileis, A., & Hothorn, T. (2007). Bias in random forest variable importance measures: Illustrations, sources and a solution. *BMC Bioinformatics*, 8(1), 1–21. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-8-25/FIGURES/11>
- Struck, T. H., Feder, J. L., Bendixby, M., Birkeland, S., Cerca, J., Gusarov, V. I., Kistenich, S., Larsson, K. H., Liow, L. H., Nowak, M. D., Stedje, B., Bachmann, L., & Dimitrov, D. (2018). Finding Evolutionary Processes Hidden in Cryptic Species. In *Trends in Ecology and Evolution* (Vol. 33, Issue 3, pp. 153–163). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.11.007>
- Surveswaran, S., Gowda, V., & Sun, M. (2018). Using an integrated approach to identify cryptic species, divergence patterns and hybrid species in Asian ladies' tresses orchids (Spiranthes, Orchidaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 124, 106–121. <https://doi.org/10.1016/J.YMPEV.2018.02.025>
- Swainbank, T., & Swainbank, A. (2019). An 8-year Study of The Dynamics of Intermingled Populations of *Platanthera bifolia* and *P. chlorantha*. *Journal Europäischer Orchideen*, 3–4, 363–404.
- Szűgyi-Reiczigel, Z., Ladányi, M., Bisztray, G. D., Varga, Z., & Bodor-Pesti, P. (2022). Morphological Traits Evaluated with Random Forest Method Explains Natural Classification of Grapevine (*Vitis vinifera* L.) Cultivars. *Plants*, 11(24), 3428. <https://doi.org/10.3390/PLANTS11243428/S1>
- Tałałaj, I., Ostrowiecka, B., Włostowska, E., Rutkowska, A., & Brzosko, E. (2017). The ability of spontaneous autogamy in four orchid species: *Cephalanthera rubra*, *neottia ovata*, *gymnadenia conopsea*, and *platanthera bifolia*. *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica*, 59(2), 51–61. <https://doi.org/10.1515/abcsb-2017-0006>
- Taylor, A., Keppel, G., Weigelt, P., Zotz, G., & Kreft, H. (2021). Functional traits are key to understanding orchid diversity on islands. *Ecography*, 44(5), 703–714. <https://doi.org/10.1111/ECOG.05410>

- Tenschert, B. (2019). Erstfund von *Platanthera muelleri* A. Baum & H. Baum in Bayern? *Berichte Aus Den Arbeitskreisen Heimische Orchideen*, 36(2), 37–42.
- Thielens, A. (1873). Les Orchidées de la Belgique et du grand-duché de Luxembourg. *Bulletin de La Société Royale de Botanique de Belgique / Bulletin van de Koninklijke Belgische Botanische Vereniging*, 12(1), 26–108.
- Thompson, J. B., Davis, K. E., Dodd, H. O., Wills, M. A., & Priest, N. K. (2023). Speciation across the Earth driven by global cooling in terrestrial orchids. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 120(29), e2102408120. https://doi.org/10.1073/PNAS.2102408120/SUPPL_FILE/PNAS.2102408120.SAPP.PDF
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M. B., Sykes, M. T., & Prentice, I. C. (2005). Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(23), 8245–8250. <https://doi.org/10.1073/PNAS.0409902102/ASSET/4EB374B9-253C-49D1-9FD3-936F910EF365/ASSETS/GRAPHIC/ZPQ0230584990005.JPEG>
- Tian, H. Z., Han, L. X., Zhang, J. L., Li, X. L., Kawahara, T., Yukawa, T., López-Pujol, J., Kumar, P., Chung, M. G., & Chung, M. Y. (2018). Genetic diversity in the endangered terrestrial orchid *Cypripedium japonicum* in East Asia: Insights into population history and implications for conservation. *Scientific Reports 2018* 8:1, 8(1), 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-24912-z>
- Tinant, F. A. (1836). *Flore luxembourgeoise, ou description des plantes phanérogames, recueillies et observées dans le Grand-Duché de Luxembourg, classées d'après le système sexuel de Linnée*.
- Trontelj, P., & Fier, C. (2009). Cryptic species diversity should not be trivialised. *Systematics and Biodiversity*, 7(1), 1–3. <https://doi.org/10.1017/S1477200008002909>
- Trunskke, J., Sletvold, N., & Ågren, J. (2019). The independent and combined effects of floral traits distinguishing two pollination ecotypes of a moth-pollinated orchid. *Ecology and Evolution*, 9(3), 1191–1201. <https://doi.org/10.1002/ece3.4808>
- Turland, N. J., Wiersema, J. H., Barrie, F. R., Greuter, W., Hawksworth, D. L., Herendeen, P. S., Knapp, S., Kusber, W.-H., Li, D.-Z., Marhold, K., May, T. W., McNeill, J., Monro, A. M., Prado, J., Price, M. J., & Smith, G. F. (2018). International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants. In N. Turland, J. Wiersema, F. Barrie, W. Greuter, D. Hawksworth, P. Herendeen, S. Knapp, W.-H. Kusber, D.-Z. Li, K. Marhold, T. May, J. McNeill, A. Monro, J. Prado, M. Price, & G. Smith (Eds.), *Koeltz Botanical Books* (Vol. 159). Koeltz Botanical Books. <https://doi.org/10.12705/CODE.2018>
- Tyagi, A., Singh, S., Mishra, P., Singh, A., Tripathi, A. M., Jena, S. N., & Roy, S. (2016). Genetic diversity and population structure of *Arabidopsis thaliana* along an altitudinal gradient. *AoB PLANTS*, 8. <https://doi.org/10.1093/AOBPLA/PLV145>
- Tyteca, D., & Esposito, F. (2018). Recent proposals in *Platanthera* (Orchidaceae) systematics in Western Europe, with focus on intermediate looking plants. *Journal Europäischer Orchideen*, 50(2–4), 393–408.
- v Seemen, O. (1894). *Platanthera bifolia* Rchb. var. *robusta*. *Österreichische Botanische Zeitschrift*, 44, 448–448.

- Vitt, P., Taylor, A., Rakosy, D., Kreft, H., Meyer, A., Weigelt, P., & Knight, T. M. (2023). Global conservation prioritization for the Orchidaceae. *Scientific Reports* 2023 13:1, 13(1), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-30177-y>
- Wallroth, F. W. (1822). *Schedulae criticae de Plantis Florae Halensis selectis. 1.*
- Wallroth, F. W. (1842). Zur Naturgeschichte der Orchis bifolia Thali (Conopsideum Wallr.). *Beiträge Zur Botanik*, 1, 79–109.
- Wei, Z., Xia, Z., Shu, J., Shang, H., Maxwell, S. J., Chen, L., Zhou, X., Xi, W., Adjie, B., Yuan, Q., Cao, J., & Yan, Y. (2021). Phylogeny and Taxonomy on Cryptic Species of Forked Ferns of Asia. *Frontiers in Plant Science*, 12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.748562>
- Wettewa, E., Bailey, N., & Wallace, L. E. (2020). Comparative Analysis of Genetic and Morphological Variation within the Platanthera hyperborea Complex (Orchidaceae). *Systematic Botany*, 45(4), 767–778. <https://doi.org/10.1600/036364420X16033962925303>
- Wettewa, E., & Wallace, L. E. (2021). Molecular phylogeny and ancestral biogeographic reconstruction of Platanthera subgenus Limnorchis (Orchidaceae) using target capture methods. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 157. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2021.107070>
- WFO Plant List | World Flora Online. (2024). <https://wfoplantlist.org/taxon/wfo-7000000429-2024-06?page=1>
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York.
- Wieland, A., Haynold, B., & Ockert, W. (2023). Bestandsentwicklung der Orchideen im Landkreis Schwäbisch Hall – Revisionskartierung 2018 bis 2022. *J. Eur. ORch.*, 55, 251–469.
- Willner, W., Moser, D., Plenk, K., Ačić, S., Demina, O. N., Höhn, M., Kuzemko, A., Roleček, J., Vassilev, K., Vynokurov, D., & Kropf, M. (2021). Long-term continuity of steppe grasslands in eastern Central Europe: Evidence from species distribution patterns and chloroplast haplotypes. *Journal of Biogeography*, 48(12), 3104–3117. <https://doi.org/10.1111/JBI.14269>
- Wucherpennig, W. (2021). Von Orchis bifolia bis Platanthera fornicata - die verzwickte Geschichte der Weißen Waldhyazinthen. *Berichte Aus Den Arbeitskreisen Heimische Orchideen*, 38(1), 163–176.
- XV International Botanical Congress, Amsterdam. (1935).

6 PHYSISCHER ANHANG

6.1 Physischer Anhang: Textdokumente

6.1.1 ddRAD Protokoll

Restriktionsverdau: Es wurden die Restriktionsenzyme EcoRI-HF und TaqI-v2 verwendet. Die Reaktionsansätze für den Verdau enthielten: 100 ng DNS, 2,5 µl Smartcut Puffer (NEB), 2 µl Wasser, 0,4 µl EcoRI-HF (NEB) und 0,4 µl TaqI (NEB). Der Restriktionsansatz wurde für 30 Minuten bei 37 °C und anschließend für 30 Minuten bei 65 °C inkubiert. Danach wurden die Enzyme durch eine Inkubation bei 80 °C für 2 Minuten deaktiviert.

Adaptervorbereitung: Zu den Restriktionsstellen passende Adapter wurden vorbereitet, indem komplementäre Einzelstränge zu Doppelsträngen zusammengefügt wurden. Dazu wurden komplementäre Oligonukleotide in ein Reaktionsgefäß gegeben und mit Annealing Puffer gemischt, sodass eine Endkonzentration der Adapter von 40 µM entstand. Die Reaktionsansätze wurden für 2,5 Minuten bei 97,5 °C in einem Thermocycler inkubiert und anschließend mit < 3 °C/min auf 21 °C heruntergekühlt, um das Annealing der beiden DNS-Stränge zu ermöglichen. Schließlich wurden die Ansätze auf 4 °C gekühlt und bis zur Weiterverwendung belassen. Vor dem Gebrauch wurde die Endkonzentration auf 0,3 µM für den P1-Adapter und 3 µM für den P2-Adapter eingestellt.

Ligationsreaktion: Die vorbereiteten Adapter wurden zusammen mit den aus dem Verdau resultierenden DNS-Fragmenten in eine Ligationsreaktion eingesetzt. Diese enthielt: 3 µl rATP (10 mM), 2 µl P2-biotin Adapter (3 µM), 0,8 µl T4 Ligase Puffer (10x konzentriert, NEB), 1 µl T4 Ligase (400 U/µl, NEB) und 2 µl samplespezifischen P1 Adapter

Reinigung der Ligation: Nach der Ligation wurden die Proben mit AMPure Beads (BECKMAN) aufgereinigt. Dazu wurden zuerst 57 µl AMPure Beads pro 100 µl ligierte DNS hinzufügen und für 10 Minuten bei Raumtemperatur inkubieren. Dann wurde die Beads mit einem magnetischen Reaktionsgefäßständer pelletieren und der Überstand abgenommen. Dann wurde erneut mit 19 µl AMPure Beads gereinigt, die Beads pelletiert und der Überstand entfernt. Die Beads wurden zweimal mit 70% Ethanol gewaschen und anschließend mit der gebundener DNS für 5 Minuten trocknen gelassen. Anschließend wurde 30 µl Wasser hinzugefügt und für 2 Minuten inkubiert. Die Beads wurden pelletiert und die aufgereinigte DNS in ein neues Reaktionsgefäß überführen.

Entfernung von Fragmenten mit P1 Adaptor an beiden Enden: Mit Streptavidin ummantelte Beads wurden verwendet, um Fragmente zu entfernen, welche an beiden Enden den P1-Adapter enthielten. Hierzu wurden Beads durch Waschen mit B&W Puffer vorbereiten und resuspendiert. Diese wurden für 15 Minuten mit der vorbereiteten DNS bei Raumtemperatur und gelegentlichem Mischen inkubiert. Die Beads wurden durch einen magnetischen Reaktionsgefäßständer entfernen und der Überstand entfernt. Es wurde zwei weitere Male mit 100 µl B&W Puffer inkubiert und der Überstand entfernt. Anschließend in 45 µl Wasser überführt.

Vorbereitung der Sequenzierbibliotheken: Weitere Adaptersequenzen wurden an die Enden der DNS-Fragmente angefügt, um ein Binden an die Oberfläche der Flow Cell des Sequenziergerätes zu ermöglichen. Dafür wurden 45 µl der resuspendierten Beads, 3 µl Primer 1 (10 µM), 3 µl Primer 2 (10 µM) und 50 µl KAPA HiFi Hotstart Ready mix pro Ansatz hinzugefügt.

Die PCR wurde unter den folgenden Bedingungen durchgeführt: 2 Minuten bei 95 °C. Anschließend 10 Zyklen á 20 Sekunden bei 98 °C, 20 Sekunden bei 65 °C und 30 Sekunden bei 72 °C.

Reinigung und Qualitätssicherung der Bibliotheken: Zum Schluss wurden die einzelnen PCR-Ansätze für die verschiedenen Proben kombiniert und die magnetischen Beads entfernt. Die kombinierten Proben wurden wiederum mit AMPure Beads (Beckman) aufgereinigt, zweimal mit 70% Ethanol gewaschen und schließlich in 20 µl Wasser eluiert. Die Qualität der Sequenzierbibliotheken wurde auf einer Tapestation (Agilent) überprüft und die Konzentration mittels Qubit (Invitrogen) bestimmt. Die Sequenzierung wurde auf einem NovaSeq Sequenzierer (Illumina) durch die Firma Novogene (Cambridge, UK) durchgeführt.

6.1.2 Trimmomatic Einstellungen

Die Reads wurden mit dem Programm Trimmomatic unter Verwendung der Paired-End-Einstellung getrimmt, der Phred-Score war auf 33 gesetzt. Die ILLUMINACLIP-Funktion wurde verwendet, um verbleibende Adaptersequenzen zu entfernen. Das Trimmen erfolgte mit einem Slidingwindow mit einer Fenstergröße von 4 Basen und einer Mindestqualität von 25. Basen mit einer Qualität unter 20 wurden am Anfang und am Ende der Reads mithilfe der "LEADING"- und "TRAILING"-Funktion entfernt. Reads, die nach dem Trimmen kürzer als 50 Basen waren, wurden aus der Analyse entfernt.

6.1.3 Erstellung des Referenzgenom

Die Referenz wurde von Dr. Niklaus Zemp (ETH Zürich) aus 12 MiSeq-sequenzierten Proben erstellt. Die Rohdaten wurden mittels Stacks process_radtags (Version 2.41) demultiplexiert (Catchen et al., 2011, 2013). (Verwendeter Befehl: process_radtags -i gzfastq -P -1 Undetermined_S0_L001_R1_001.fastq.gz -2 Undetermined_S0_L001_R2_001.fastq.gz -s 1 -o ./samples_300 -b barcods --renz_1 ecoRI --renz_2 taqI --inline_null --retain_header). Dieser Befehl verarbeitete gepaarte Eingabedateien im GZIP-komprimierten FASTQ-Format, verwendete eine Barcode-Datei zur Probenidentifikation und spezifizierte EcoRI und TaqI als Restriktionsenzyme. Anschließend wurde die dDocent-Pipeline mit Standardeinstellungen verwendet, um aus den demultiplexierten MiSeq-Reads ein Referenzgenom zu assemblieren (Puritz et al., 2014). Dies resultierte in einem Referenzgenom, das aus 163.234 Contigs bestand, deren Länge von 60 bp bis 550 bp reichte.

6.1.4 Freebayes Einstellungen

Basenpaare mit einer Mapping-Qualität sowie Allele mit einer Basisqualität unter 5 wurden ausgeschlossen; der zulässige maximale Abstand zwischen Polymorphismen betrug 1; Haplotype-Aufrufe mit zusammenhängenden eingebetteten Übereinstimmungen wurden auf 1 beschränkt; die Einbeziehung vorheriger Erwartungen wurde ausgeschaltet, der zulässige minimaler Anteil, der ein alternatives Allel unterstützt wurde auf 0,01 gesetzt, die Bewertung der besten SNP-Allele betrug 4; Bereiche mit einer Abdeckung über 13430 wurden übersprungen.

6.1.5 Filtern des SNP-Panel

Das Variant Calling wurde durch Aufteilung der Referenz in 246 Regionen parallelisiert. Die einzelnen VCF-Dateien wurden mit VCF-tools zusammengefügt und mit GATK indiziert (Mckenna et al., 2010). Die VCF-Datei wurde in zehn einzelnen Schritten gefiltert, um nur zuverlässige SNPs im SNP-Panel zu behalten. Die Filterung umfasste: Im ersten Schritt wurden INDELS und nicht biallelische Allele herausgefiltert (Filter 1). Danach wurden nur Genotypen beibehalten, die in über 50 % der Proben aufgefunden wurden, sowie SNPs mit einer minimalen Allelzahl über 3 und einem minimalen Qualitätswert von 20 (Filter 2). Dann wurden Genotypen mit weniger als 3 Reads neu kodiert (Filter 3) und Proben mit über 35 % fehlenden Daten ausgeschlossen (Filter 4). Im nächsten Schritt wurden SNPs ausgeschlossen, die mehr als 95 % fehlende Daten, eine Minor-Allel-Häufigkeit unter 5 % oder unter 10 Reads im Mittel als Grundlage des Genotyps hatten (Filter 5). Anschließend wurden SNPs mit Allelbilanzen über 80 % und unter 20 % oder mit Allelbilanzen unter 1 % oder über 99 % herausgefiltert. Es wurden nur

Genotypen beibehalten, deren Summe der Qualität der Referenz und der Referenzbeobachtungen über 0 lag, sowie Stellen mit einem Verhältnis von Qualitätswert zur Read-anzahl über 0,2. Stellen mit Verhältnissen der Mapping-Qualität von alternativen zu Referenzallelen unter 0,25 und über 1,75 wurden ebenfalls herausgefiltert (Filter 6). SNPs, die von Vorwärts- und Rückwärtssträngen abgedeckt waren, sowie Allele, die nur von ungepaarten Reads unterstützt wurden, wurden entfernt (Filter 7 und 8). Um potenzielle Paraloge auszuschließen, wurden Stellen mit einer durchschnittlichen Tiefe über 35 ausgeschlossen (Filter 9). Schließlich wurden nur solche SNPs beibehalten, die mindestens 550 bp voneinander entfernt waren (Filter 10). Beim letzten Filterschritt wird zufällig ein SNP pro Contig ausgewählt. Dies war notwendig da für Admixture nur unabhängig segregierende SNPs verwendet werden sollten. Der Abstand von 550 bp wurde durch Zählen der Länge des längsten Contigs des Referenzgenoms festgelegt.

Mit den verbleibenden SNPs wurde ein erneutes Variant Calling für die ausgewählten Proben durchgeführt. Die resultierende VCF-Datei wurde nochmals gleich gefiltert. Weiter wurden die Plastiden-SNPs aus den verbleibenden SNPs entfernt und die Proben- und SNP-Namen in der VCF-Datei umbenannt, um den Anforderungen des Programms PLINK (Version v1.90b6.26 64-bit) zu entsprechen. Anschließend wurden mit PLINK die BED-, BIM- und FAM-Dateien aus der VCF erstellt. In einem weiteren Schritt wurden die SNP-Namen in der BIM-Datei formatiert, indem nur Zahlen beibehalten wurden, um den Anforderungen von Admixture zu entsprechen. Schließlich wurde Admixture für $K = 1-20$ gestartet, um eine Kreuzvalidierung durchzuführen. Die CV-Error Rate wurde für alle K geplottet und die Ergebnisse des Admixtures in einer CSV-Datei gespeichert. Für die spätere Visualisierung der Ergebnisse und für spätere Vergleiche der Ergebnisse mit den morphologischen Ergebnissen, auf Individuen Level, wurden die Ergebnisse für $K = 2-6$ in eine Übersichtstabelle übertragen (s. el. Anhang Tabelle: eS1).

6.1.6 SNP Filter

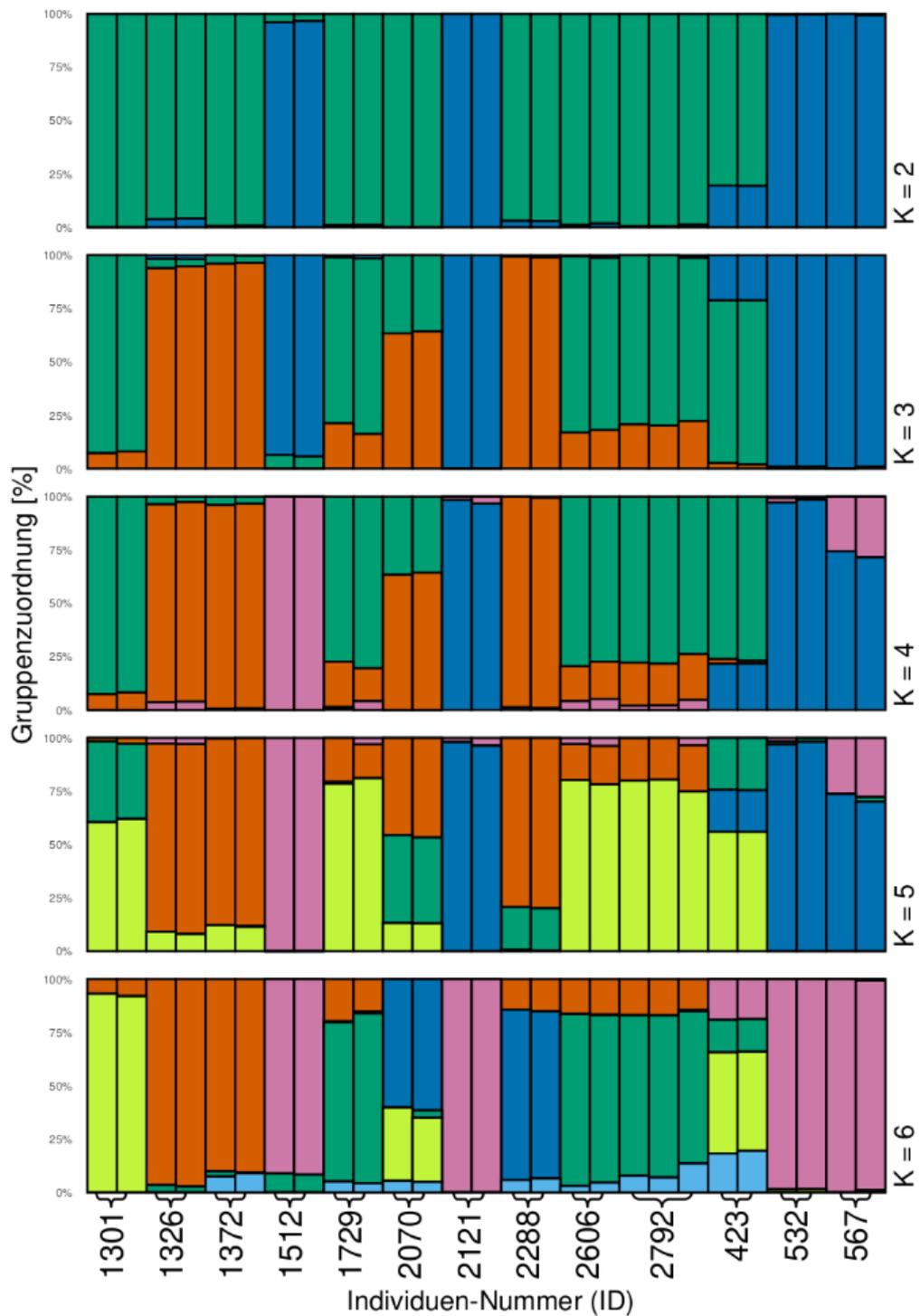
Die drei Schritte der Filterung umfassten: (1.) Es wurden INDELS und nicht biallelische Allele herausgefiltert. (2.) Wurden nur Genotypen beibehalten, die in über 50 % der Proben aufgefunden wurden, sowie SNPs mit einer minimalen Allelzahl über 3 und einem minimalen Qualitätswert von 20. (3.) Proben mit über 10 % fehlenden Daten ausgeschlossen.

6.2 Physischer Anhang: Tabelle

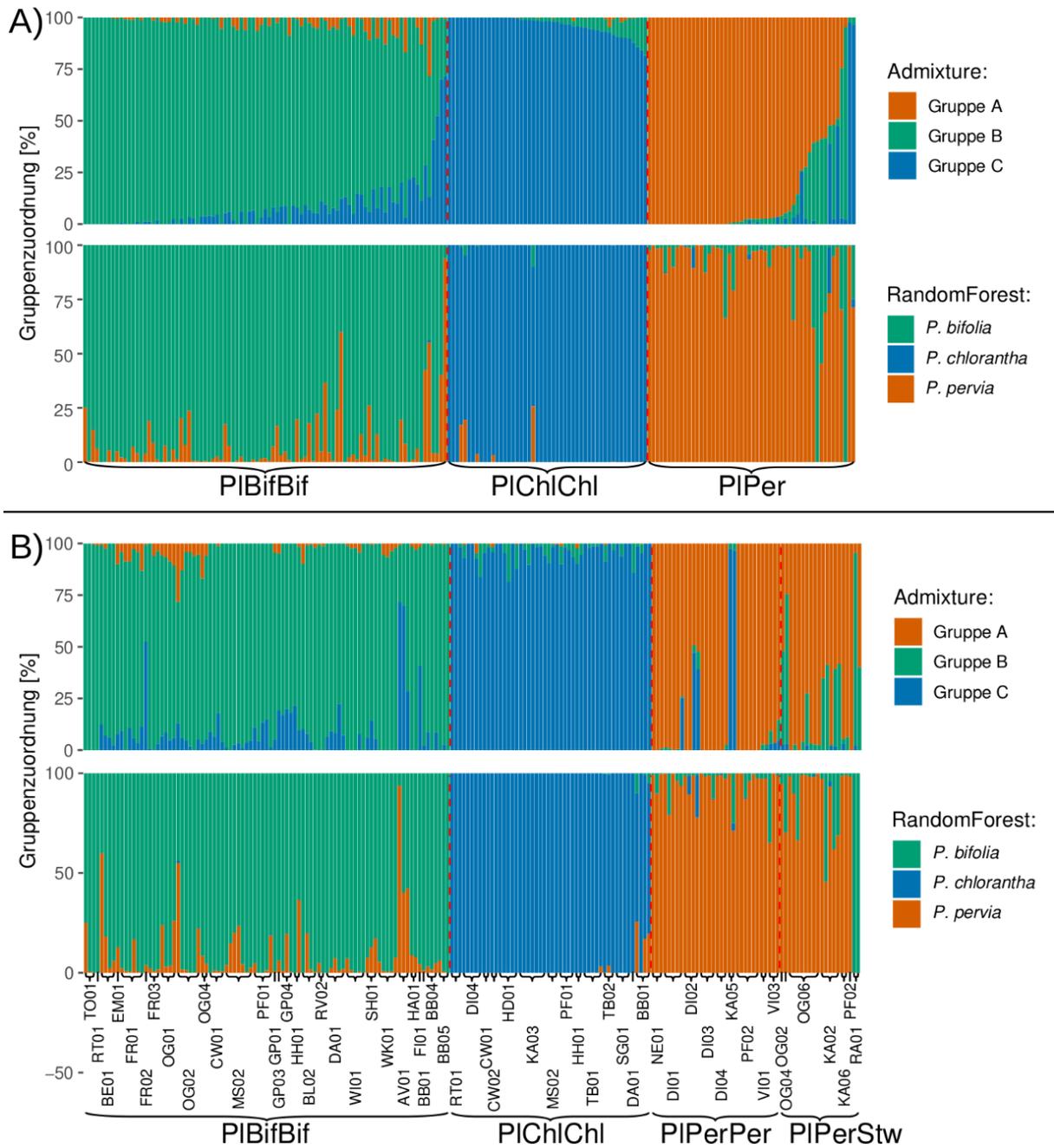
*Ergänzende Tabelle 1: unaussagekräftige Spectral-Cluster-Analyse genetisch Eindeutiger Individuen: Ergebnisse der Spectral-Cluster-Analyse für den morphologischen Datensatz von Individuen mit einer genetischen Abweichung von max. 5 % in der Admixture-Analyse (n = 103); nur Individuen der Taxa *P. bifolia*, *P. chlorantha* und *P. pervia* (inkl. *P. muelleri*) berücksichtigt; Gruppenanzahl basierend auf dem besten WSS-Wert (K = 3, s. Ergänzende Abbildung 5); Analyse durchgeführt für alle morphologischen Messlängen gemeinsam sowie separat nach Messgruppen (s. Tabelle 4);*

Messgruppe Taxa\Gruppe	Alle Messlängen			Feldmessungen			Blüten-& Pollinienbilder			Blütenbelege		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>P. bifolia</i>	13	21	0	22	7	5	34	0	0	16	18	0
<i>P. chlorantha</i>	3	0	32	10	4	21	0	14	21	0	4	31
<i>P. pervia</i>	33	0	1	10	17	7	34	0	0	0	21	13

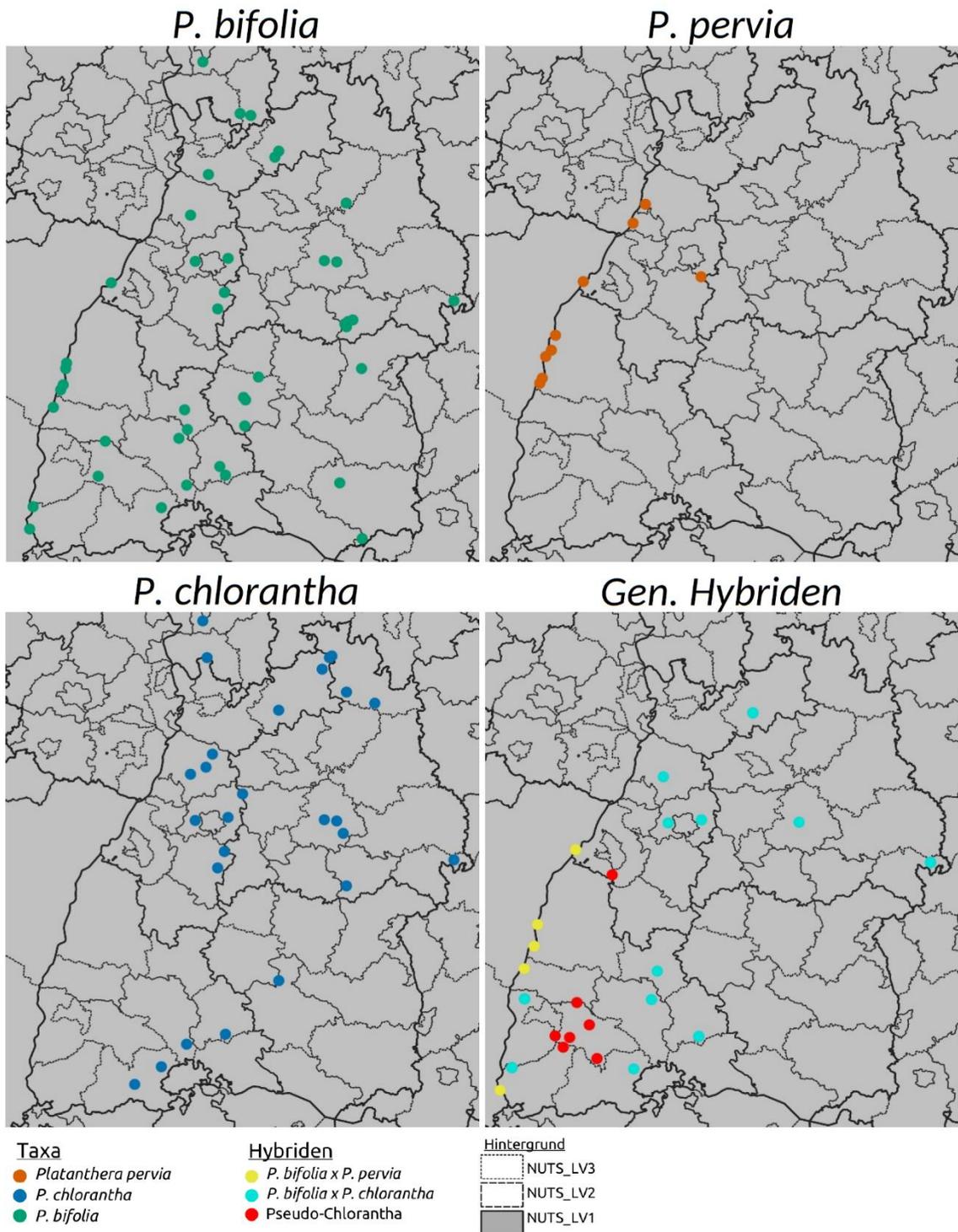
6.3 Physischer Anhang: Abbildungen



*Ergänzende Abbildung 1 - Admixture-Zuordnung verschiedener Gruppenstärke
Admixture-Zuordnung der duplizierten Individuen für $K = 2$ bis $K = 6$ ($K =$ Anzahl zugelassener Gruppen); basierend auf der Admixture-Analyse der ddRAD-Sequenzdaten der Taxa *Platanthera bifolia*, *P. chlorantha*, *P. pervia* und *P. muelleri*; Variation der K -Werte zur Untersuchung der Gruppenstabilität*

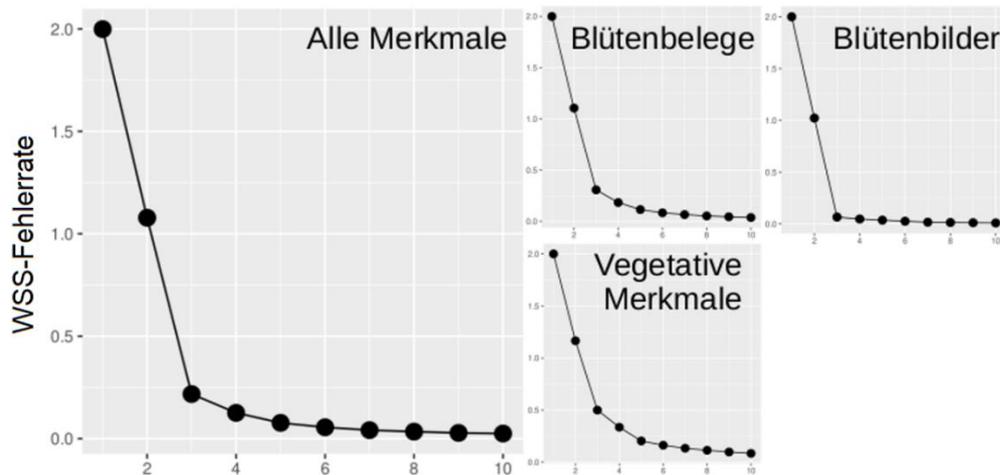


Ergänzende Abbildung 3 - Vergleich der Admixture- und Random-Forest-Zuordnung: Individuen, die sowohl in der Admixture-Analyse als auch in der Random-Forest-Analyse enthalten sind (gleiche Reihenfolge der Admixture und RandomForest Individuen); (A) Gruppierung nach genetischer Zugehörigkeit zur taxonomischen Gruppe (jeweils absteigend sortiert); (B) Gruppierung nach Taxa und Standorten; Für die Random-Forest-Zuordnung wurde die Einteilung der Individuen in die drei Taxa anhand der 1000 Modellläufe mit unterschiedlichen Subsets dargestellt. *P. pervia* wurde weiter in die Streuwiesensippe unterteilt, welche auf den Oberrheingraben beschränkt ist.

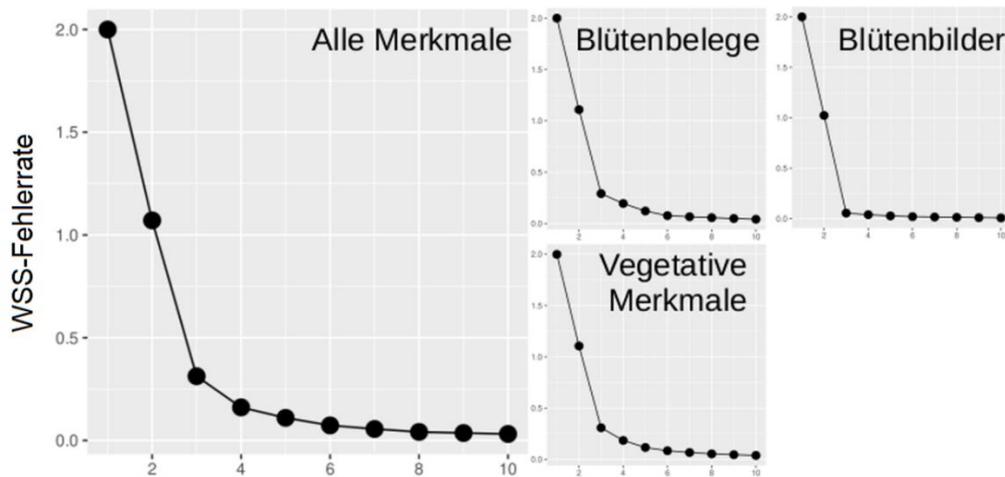


Ergänzende Abbildung 4 - Geografische Verteilung der genetischen Zuordnungen in BW
 Genetische Zuordnung der morphologisch nicht hybriden Taxa und ihrer genetischen Hybridisierungsmustern auf vier Karten; genetische Hybride definiert als $\geq 1/3$ genetische Admixture-Zugehörigkeit zu einem weiteren Taxon; Standort-Eintrag ab einem Individuum; Fundpunkte nach genetischer Gruppe farblich eingetragen; ersten drei Karten zeigen die eindeutigen Taxon-Zuordnungen (*P. pervia*, *P. chlorantha*, *P. bifolia*) mit über 2/3 taxonomisch passender genetischer Zuordnung; vierte Karte: genetische Hybride und Pseudo-Chlorantha Gruppe; Hintergrundkarte basierend auf NUTS-System (Quelle: Eurostat, NUTS 2021)

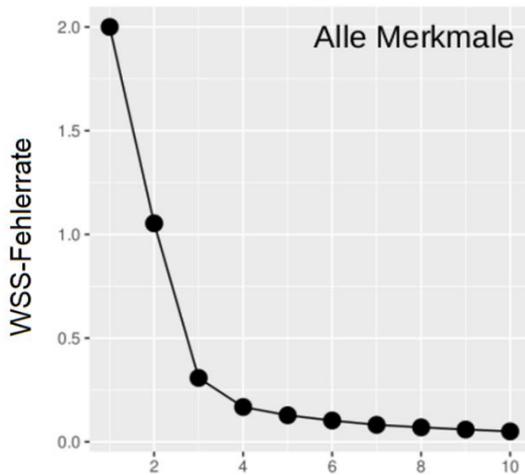
Genetisch eindeutige Individuen: max. 5% Variabilität [103 Individuen]



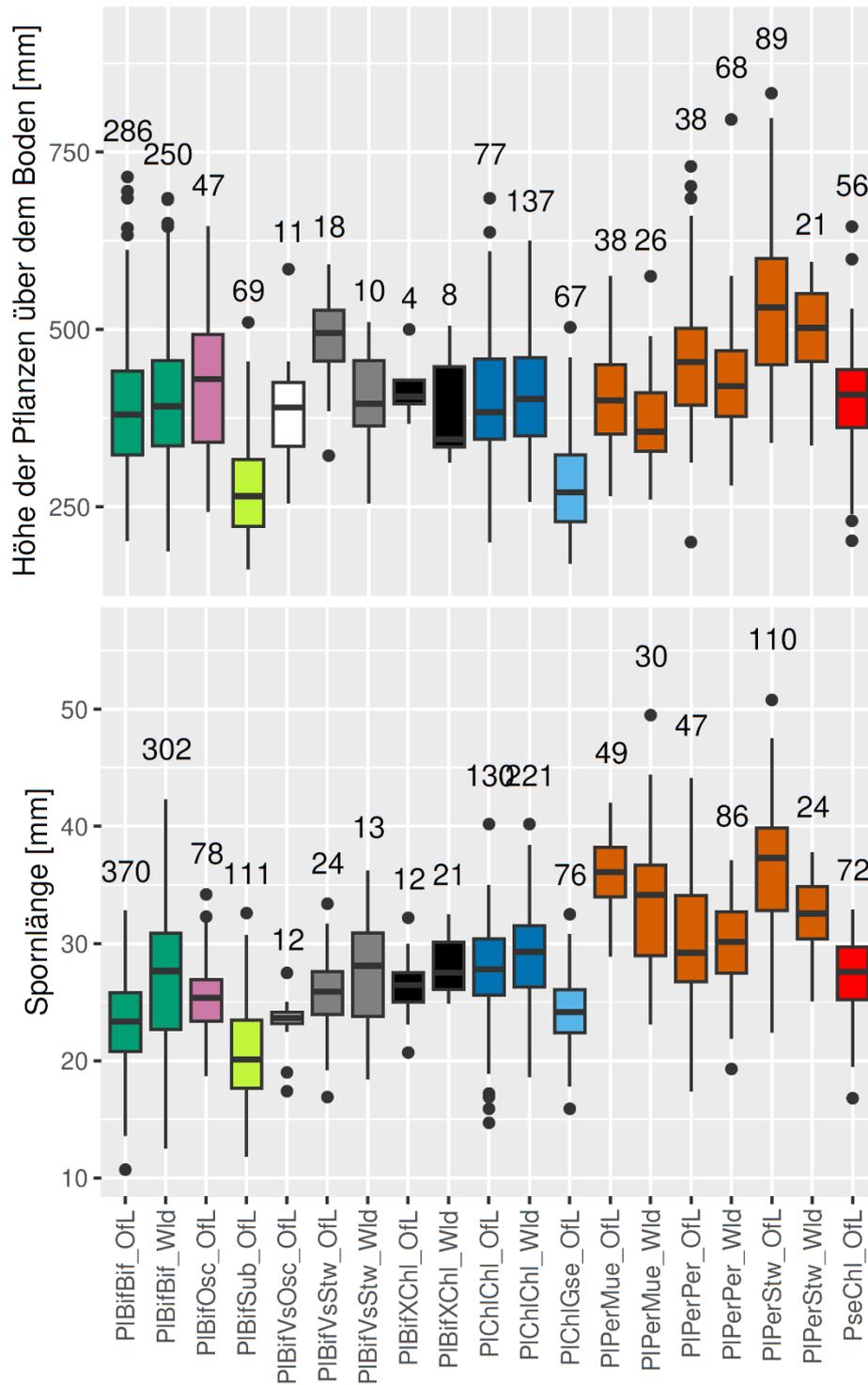
Erweiterte genetische Eindeutigkeit: max. 15% Variabilität [155 Individuen]



Gesamter Datensatz: [477 Individuen]

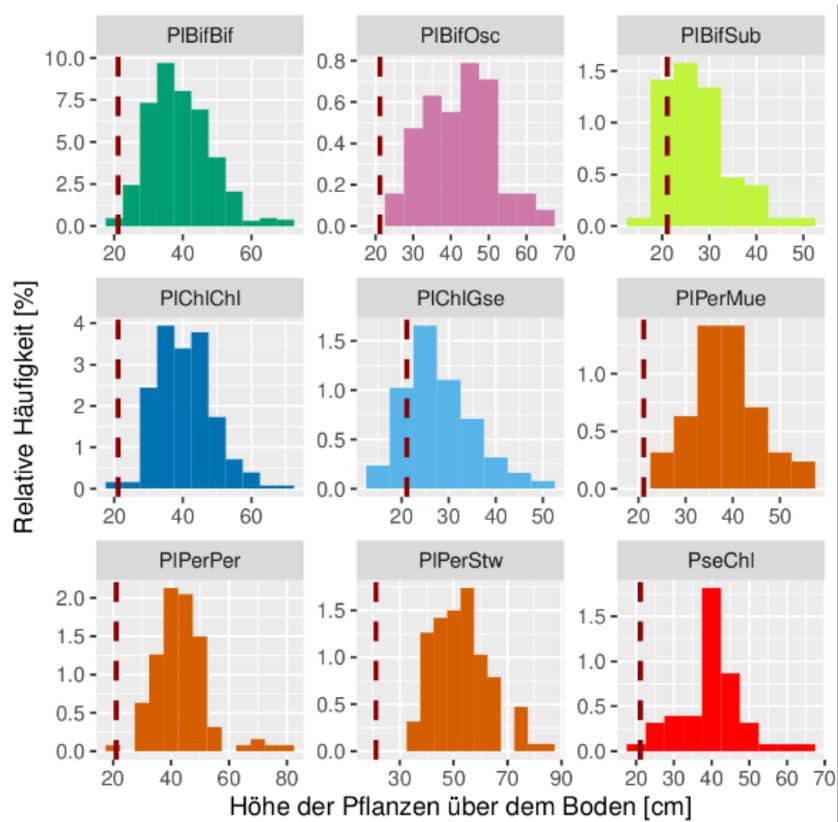


Ergänzende Abbildung 5 - WSS-Error der Spectral-Cluster-Analysen:
WSS-Fehler der Spectral-Cluster-Analysen für verschiedene Datengrundlagen; oben: nur genetisch eindeutig zugeordnete Individuen der Admixture-Analyse (max. 5% Abweichung zur genetischen Taxa-Zuordnung); Mitte: Individuen mit bis zu 15% Abweichung; unten: alle Individuen unabhängig von der genetischen Admixture-Zuordnung; X-Achse: $K = 1$ bis 10 (zugelassene Gruppengröße); Y-Achse: WSS-Fehler (Within-Cluster Sum of Squares); verwendete morphologische Messlängen gemäß Tabelle 4

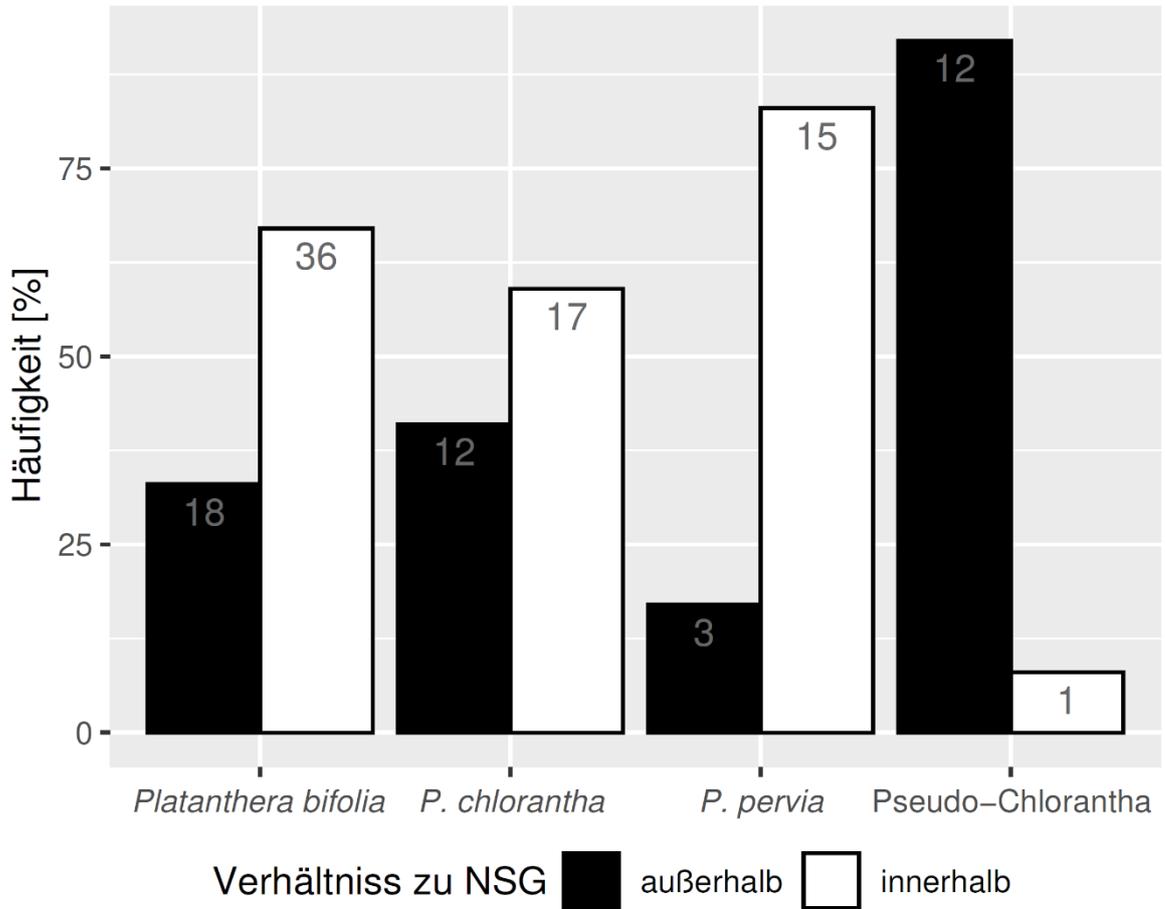


Ergänzende Abbildung 6 - Größenverteilung aller Taxa nach Habitat:

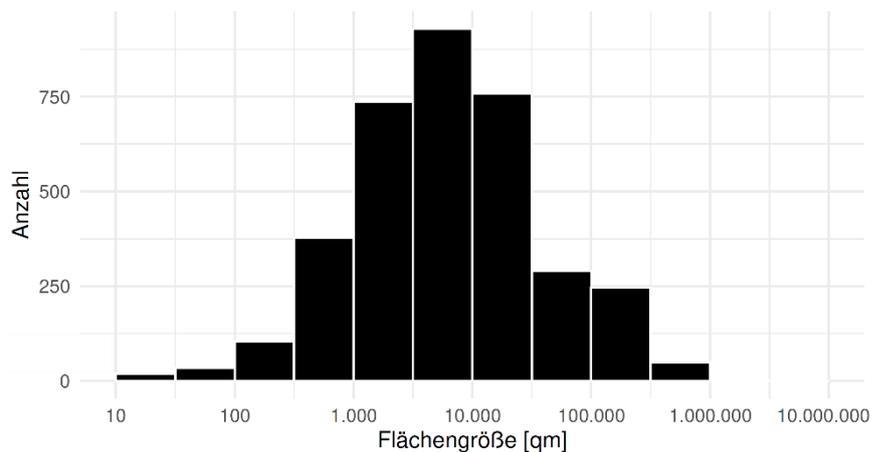
Boxplot der gemessenen Blütenstandshöhe über dem Boden (oben) und Spornlänge (unten), unterteilt nach Offenland (OfL) und Waldhabitaten (Wld); Taxa gemäß den im ersten Kapitel definierten Merkmalen differenziert; Farben der Boxplots entsprechend der Taxa; Abkürzungen: PIBifBif (*P. bifolia* subsp. *bifolia*), PChlChl (*P. chlorantha* var. *chlorantha*), PPerPer (*P. pervia*), PPerMue (*P. muelleri*), PPerStw (*P. pervia* Streuwiesensippe vom Oberrhein), PseChl (*Pseudo-chlorantha*-Gruppe), PChlGse (*P. chlorantha* var. *gselliana*), PIBifSub (*P. bifolia* subsp. *subalpina*), PIBifOsc (*P. bifolia* subsp. *osca*); Taxa mit „Vs“ für Mischpopulationen der angegebenen Taxa; PIBifXChl für Einzelhybriden zwischen *P. bifolia* und *P. chlorantha* (*P. × hybrida*).



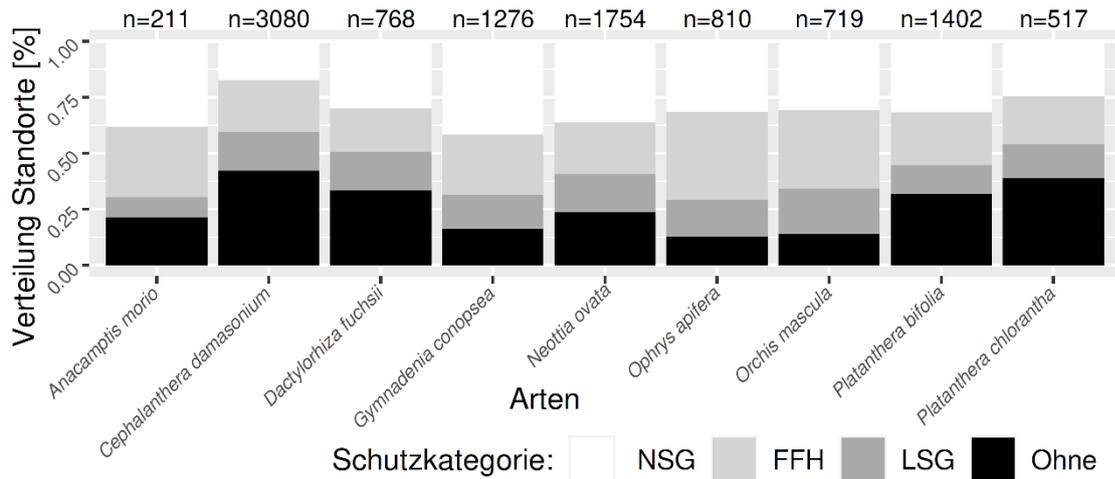
Ergänzende Abbildung 7 – Histogram Größenverteilung nach Taxa:
 Histogramm der gemessenen Blütenstandshöhe über dem Boden, Taxa gemäß den im ersten Kapitel definierten Merkmalen differenziert; Farben der Boxplots entsprechend der Taxa; Abkürzungen: *PIBifBif* (*P. bifolia* subsp. *bifolia*), *PIChChl* (*P. chloantha* var. *chloantha*), *PIPerPer* (*P. pervia*), *PIPerMue* (*P. muelleri*), *PIPerStw* (*P. pervia* Streuwiesensippe vom Oberrhein), *PseChl* (*Pseudo-chloantha*-Gruppe), *PIChGse* (*P. chloantha* var. *gselliana*), *PIBifSub* (*P. bifolia* subsp. *subalpina*), *PIBifOsc* (*P. bifolia* subsp. *osca*)



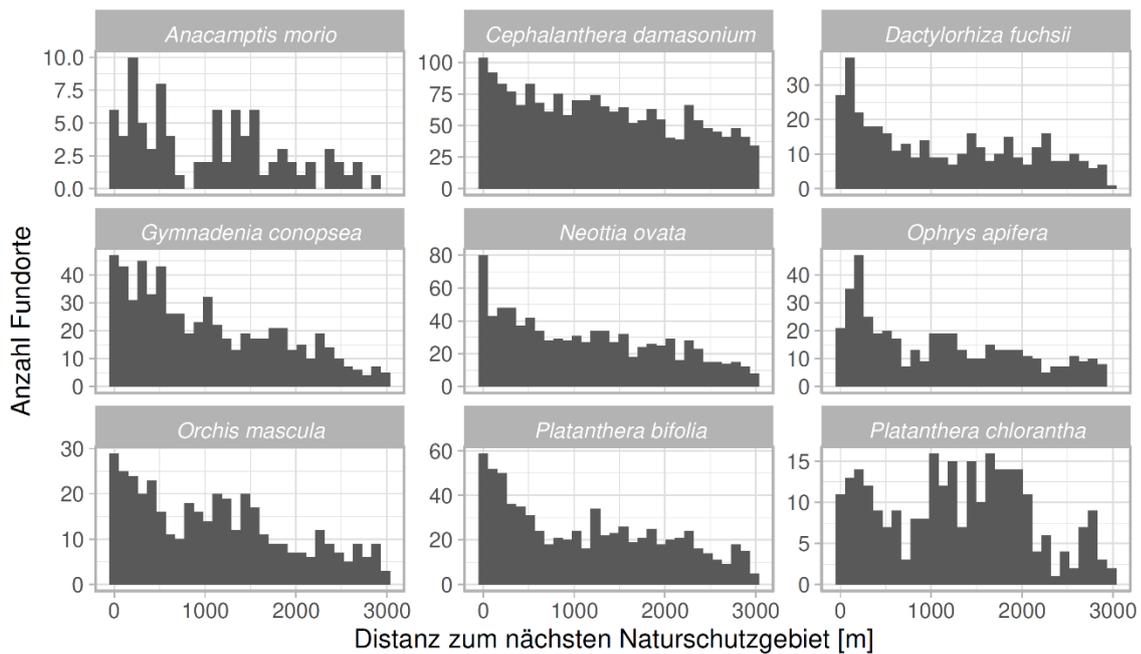
Ergänzende Abbildung 8 - Abstand der Fundorte (Kapitel II) zu Naturschutzgebieten: Histogramm der Fundorte nach den vier Gruppen aus Kapitel II; nur Koordinaten aus Baden-Württemberg berücksichtigt; Zuordnung über Verschnitt mit LUBW-Biotopkartierung und Abstand zur nächsten NSG-Fläche ermittelt; innerhalb bei ≤ 10 m (weiß), außerhalb bei > 10 m (schwarz) Distanz; Angaben als relative Häufigkeit (%) mit grau hinterlegten absoluten Zahlen je Box, Nur Fundorte aus Kapitel II berücksichtigt.



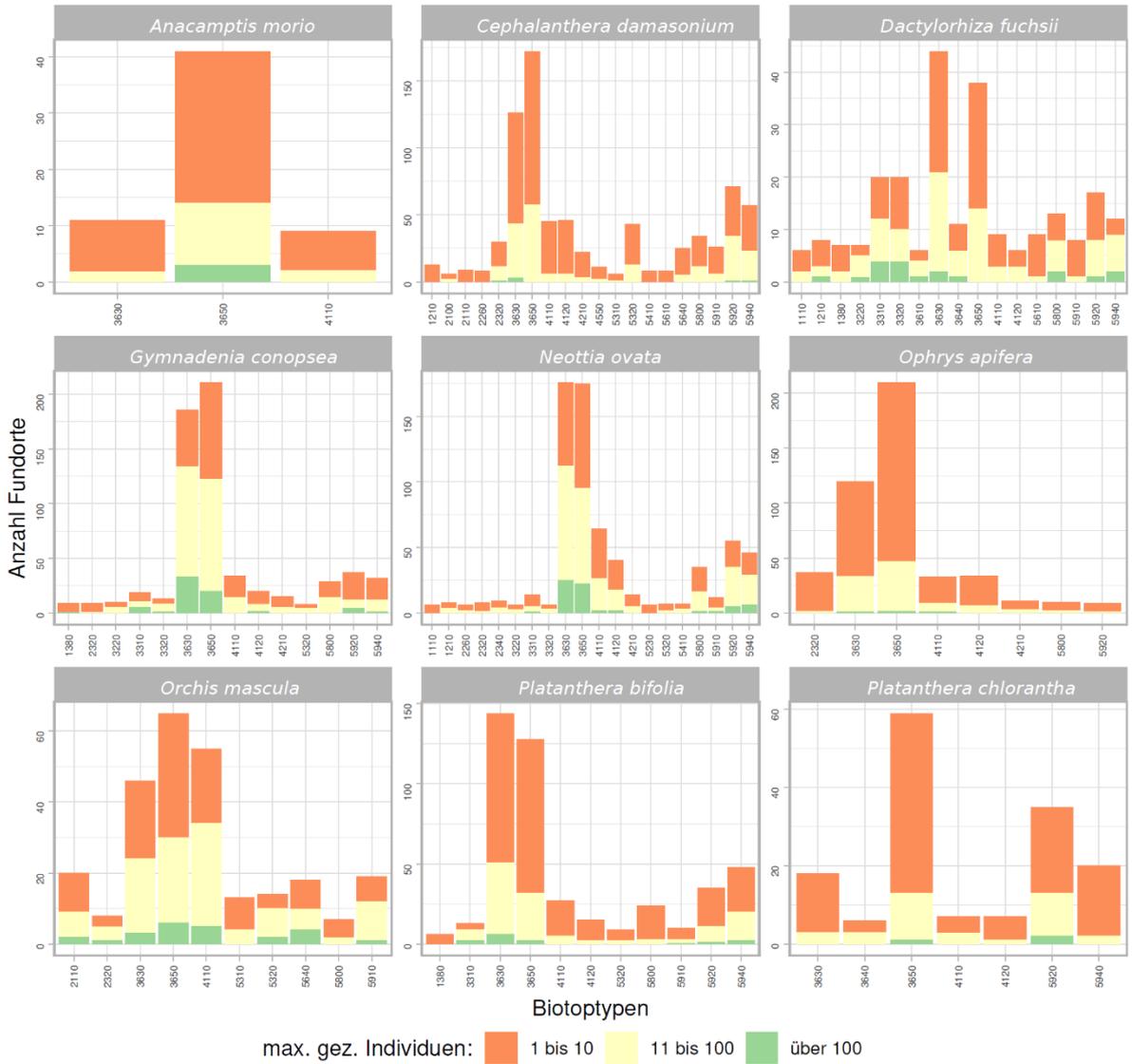
Ergänzende Abbildung 9 - Histogramm der Flächengrößen auf logarithmischer Skala: dargestellte Bereich umfasst Flächen von 10 bis 10.000.000 Quadratmetern.



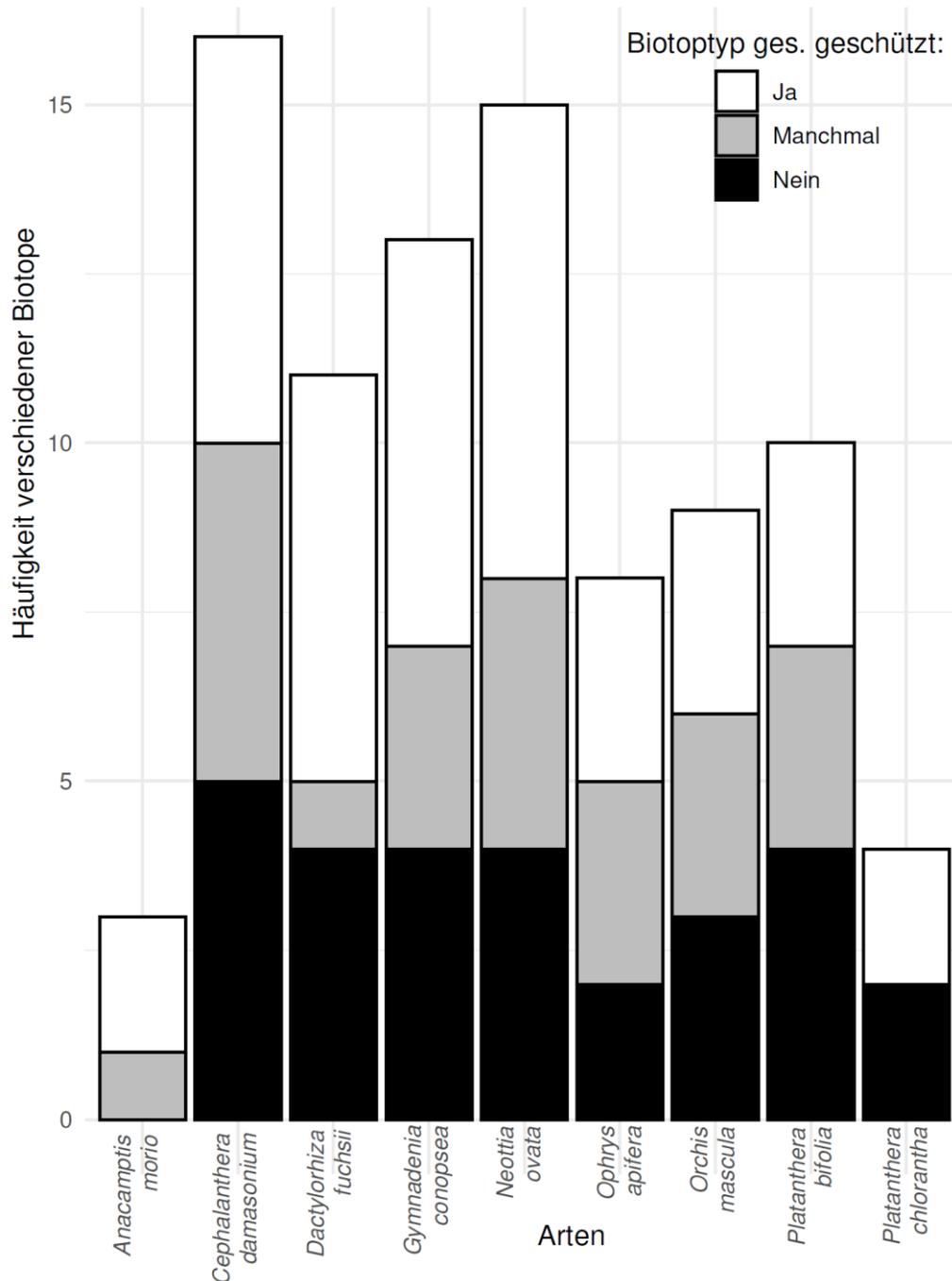
Ergänzende Abbildung 10 - Relative Schutzgebietszuordnung der AHO-Fundorte: Prozentuale Verteilung der Fundorte der neun Arten nach Schutzgebietsstatus; Zuordnung jeweils zur höchsten Schutzkategorie einer Fläche (NSG > FFH > LSG > ohne Schutz); Darstellung der Daten aus Abbildung 24 als relative Häufigkeit; Anzahl der Fundorte (n =); NSG = Naturschutzgebiet (weiß), FFH = FFH-Schutzgebiet (hellgrau), LSG = Landschaftsschutzgebiet (dunkelgrau), Ohne = ohne NSG-/FFH-/LSG-Schutzstatus (Schwarz).



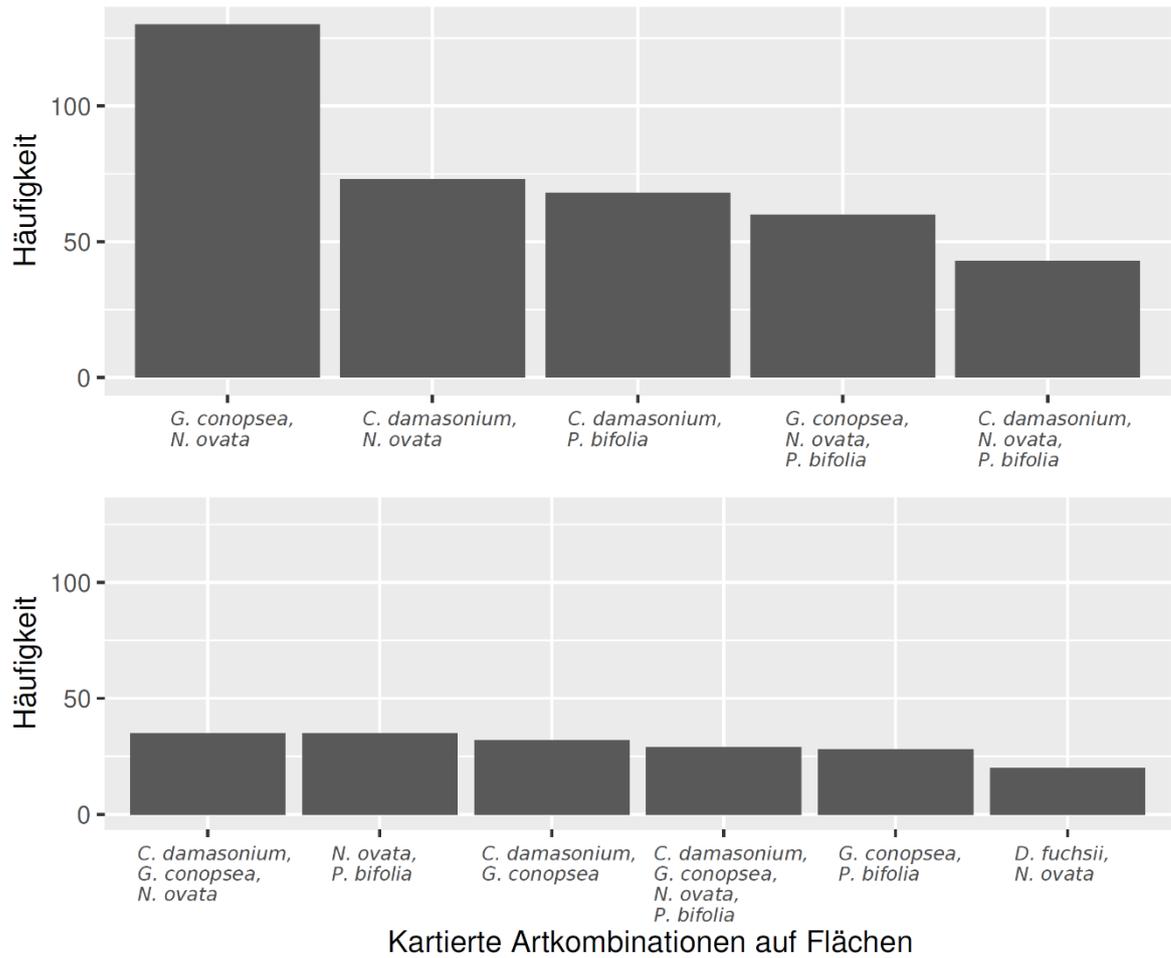
Ergänzende Abbildung 11 - Abstand der Fundorte zum nächstgelegenen Naturschutzgebiet: Histogramm der Fundorte der neun Arten in Baden-Württemberg (AHO-Daten) nach Entfernung zum nächstgelegenen Naturschutzgebiet; berücksichtigt wurden nur Fundorte mit einem Abstand von bis zu 3 km.



Ergänzende Abbildung 12 - Verteilung der Anzahl der Individuen pro Fundort nach Biotypen: Histogramm der höchsten gemeldeten Individuenzahl (der AHO-Daten) pro Fläche, unterteilt in drei Kategorien (bis 10, 11 bis 100, über 100 Individuen); dargestellt getrennt nach den neun berücksichtigten Arten und deren zugeordneten Biotypen gemäß LUBW-Kartierung ab n=5 kartierten Flächen eines Biotypen; auf Biotypenlevel dafür Biotopuntertypen zu Biotypen zusammengefasst; Erweiterung der Abbildung 26.



Ergänzende Abbildung 13 - Anzahl der unterschiedlichen Biotoptypen je Art nach Schutzstatus: Histogramm der Anzahl der unterschiedlichen Biotoptypen auf welchen die Arten kartiert wurden; aufgetragen nach dem gesetzlichen Schutzstatus der Biotope: weiß = gesetzlich geschützt, grau = teils geschützt, schwarz = ohne Schutzstatus; Darstellung als absolute Häufigkeit pro Art; Berücksichtigung der Biotope auf Biotoptypenlevel ab einer Mindestzahl der Flächenzuordnungen von n=10 für jede Art zum Biotoptypen.



Ergänzende Abbildung 14 - Häufigkeit gemeinsamer Vorkommen mehrerer Arten auf derselben Fläche: Histogramm der absoluten Häufigkeit, mit der zwei oder mehr der untersuchten Arten gemeinsam auf einer Fläche kartiert wurden; dargestellt sind die elf häufigsten Artkombinationen, aufgeteilt in zwei Ebenen zur besseren Übersichtlichkeit. Es wurden nur Flächen mit mindestens 10 Individuen der jeweiligen Art berücksichtigt; Artenliste: *Cephalanthera damasonium*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Gymnadenia conopsea*, *Neottia ovata*, *Platanthera bifolia*

7 ELEKTRONISCHER ANHANG

Der elektronische Anhang ist unter der DOI online abrufbar:

<https://doi.org/10.5281/zenodo.15232661>

El. Anhang Abbildung 1-75: Verteilung der Messlängen nach Taxon und Fundorten

Boxplot-Darstellung der aller vermessenen Messlängen aus den Originaldaten, unterteilt nach Taxon und Fundorten. Die Boxplots sind nach Taxa farblich kodiert und die Gruppen (benannt nach Abkürzung der Taxa und Fundorte-ID) wurden insgesamt alphabetisch sortiert. Das abgebildete Merkmal /Messlänge ist in der Bildüberschrift sowie den Achsenbeschriftungen angegeben. Die zugrunde liegenden Daten sind im el. Anhang Tabelle eS1 zu finden. Gelbe Zahlen zeigen die Anzahl der vermessenen Individuen an, für welche dieser Messwert pro Gruppe erhoben werden konnte. Weitere Details zur Zuordnung der abgekürzten Messlängen zu den definierten Messstrecken sind in der ReadME-Datei enthalten.

El. Anhang Abbildung 76-79: Pearson-Korrelationsmatrix aller Merkmale nach Taxa

Abbildung zeigt die Pearson-Korrelationsmatrix der Messlängen für alle Taxa zusammen (76) sowie für *Platanthera bifolia* (77), *P. pervia* (78) und *P. chlorantha* (79) getrennt. Die Korrelationskoeffizienten sind sowohl als Zahlen als auch durch einen Farbverlauf dargestellt, der die Stärke der Korrelation anzeigt. Die abgekürzten Messlängen sind in der Abbildung dargestellt, und die genaue Zuordnung zu den definierten Messstrecken ist in der ReadMe-Datei zu finden.

El. Anhang Abbildung 80-86: Zeitliche Entwicklung der AHO-Kartierung weiterer Arten

Zeigt die gleiche Analyse wie Abbildung 23 (oben) und Abbildung 27 (unten), für die verschiedenen Arten: *Anacamptis morio*, *Cephalanthera damasonium*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Gymnadenia conopsea*, *Neottia ovata*, *Ophrys apifera* und *Orchis mascula*. Für jede Art wird die zeitliche Entwicklung der gemeldeten Fundorte sowie die Entwicklung der Individuenzahlen auf kartierten Flächen dargestellt. Oben) werden die Fundorte pro Jahr angezeigt, unterteilt in Gesamtzahl und Anzahl neuer Flächen, wobei nur Fundorte mit einer Ortsgenauigkeit von <10 m und aus Baden-Württemberg berücksichtigt wurden. Unten) zeigt die Entwicklung der Individuenzahlen auf Flächen, die mindestens 20 Jahre lang mehrfach kartiert wurden, unterteilt in drei Kategorien nach Anzahl der Individuen und farblich nach Biotopuntertypen codiert.

El. Anhang Tabelle eS1: Datenübersicht der analysierten Individuen

Enthält für jedes Individuum eine Zeile, die umfassende Informationen bereitstellt. Zuerst werden die ID und weitere spezifische Details zu jedem Individuum angegeben. Darauf folgen die morphologischen Messwerte. Anschließend wird die genetische Zuordnung jedes Individuums basierend auf der Admixture-Analyse dargestellt. Schließlich werden die geographischen und klimatischen Variablen des jeweiligen Fundortes aufgeführt. Weitere spezifische Details zur Struktur und den enthaltenen Variablen sind in der ReadMe-Datei zu finden.

8 DANKSAGUNG

An dieser Stelle möchte ich allen danken, die mich während der Zeit meiner Promotion in unterschiedlichster Weise unterstützt, begleitet und ermutigt haben. Ohne eure Hilfe, das Verständnis, die Gespräche, Anregungen und die vielen kleinen und großen Gesten wäre diese Arbeit nicht möglich gewesen.

Mein besonderer Dank geht an meinen Doktorvater Prof. Dr. Marcus Koch – danke für die Möglichkeit, an diesem spannenden Projekt zu arbeiten, für die offene und unkomplizierte Betreuung und für die hilfreichen Gespräche.

Ein weiterer ganz besonderer Dank gilt Richard Lorenz, der seit Jahrzehnten einen wichtigen Beitrag zur Kartierung, Erforschung und dem Schutz unserer heimischen Orchideen leistet – und der dieses Projekt mit seiner langjährigen Erfahrung und seinem unglaublichen Wissen maßgeblich bereichert hat. Danke auch für deine tatkräftige Hilfe bei der Feldarbeit, fürs unermüdliche Fahren zu zahllosen Fundorten und Treffen beim AHO, dafür, dass du mir immer als „Orchideenorakel“ mit Rat und Tat zur Seite gestanden hast, für das Ausleihen so mancher wichtiger Bücher, fürs Korrekturlesen meines ersten und dritten Kapitels und für deine Unterstützung bei allen taxonomischen und nomenklatorischen Fragen – dein geschulter Blick und deine Erfahrung waren eine Inspiration und riesige Hilfe.

Ich möchte mich auch herzlich bei der gesamten AG-Koch bedanken – für die offene, hilfsbereite und angenehme Arbeitsatmosphäre, in der ich mich in den letzten vier Jahren immer gut aufgehoben gefühlt habe. Ein großes Dankeschön geht besonders an Nora Walden, Christiane Kiefer und Sarina Jabbusch dafür, dass ihr euch die Zeit genommen habt, meine Einleitung sowie mein zweites Kapitel zu lesen, Feedback zu geben und mir bei inhaltlichen und organisatorischen Fragen jederzeit weitergeholfen habt – oft auch spontan und zwischen Tür und Angel. Besonderer Dank geht an Christiane, die mich nach so manchem Durchhänger wieder aufgebaut hat – deine positive Art und deine Ermutigung haben mir sehr geholfen, wenn’s mal gar nicht so lief. Außerdem danke ich Markus Kiefer für den IT-Support und Peter Sack für Hilfe bei der kuratorischen Arbeit.

Ein großes Dankeschön geht auch an meine Mitpromovierenden Alexandra Schöne, Laura Kellermann, Johanna Möbus und Eric Stein, die diese Zeit nicht nur fachlich und menschlich bereichert haben und mit denen jede Konferenz Spaß gemacht hat.

Ein herzliches Dankeschön geht an mein TAC, PD Dr. Mike Thiv und Prof. Dr. Alex Widmer, die mich in den letzten vier Jahren begleitet und mir im Rahmen dieses gemeinsamen Projektes wertvolle Impulse gegeben haben.

Mein herzlicher Dank gilt auch dem Arbeitskreis Heimische Orchideen Baden-Württemberg, der mir für dieses Projekt umfangreiche Daten zur Verfügung gestellt hat. Ohne diese Grundlage wäre ein großer Teil dieser Arbeit nicht möglich gewesen. Ein großes Dankeschön geht daher an alle Mitglieder und die vielen engagierten Kartierer*innen, die sich mit viel Zeit, Fachwissen und Leidenschaft ehrenamtlich für die Erfassung und den Schutz unserer heimischen Orchideen einsetzen. Ein besonderes Dankeschön geht dabei an Hardy Mayer, Bernd Haynold, Dietrich Bergfeld und Helmut Zelesny – für eure Daten und eure Bereitschaft, euer Wissen zu teilen.

Ich möchte mich außerdem bei allen bedanken, die mir aktiv Proben zur Verfügung gestellt haben, die in dieser Arbeit untersucht werden konnten, oder die sich auf andere Weise an der Feldarbeit beteiligt haben, darunter: U. Ade, A. & H. Baum, H. Baumgartner, G. Becker, E. De Bernardin, P. Costa, D. Doro, W. Durka, F. Ellenbast, J.L. Gathoye, C. Giotta, M. Hedrén, K. Heyde,

M. Hild, W. Hiller, M. Hirth, H. Hurka, I. Karatzas, M. Krichbaum, V. Kögler, K. Lorenz, R. Nauke, M. Ottonello, M. Piccitto, U. Reinbold, R. Riether, P. Rode, A. V. Romano, R. Romolini, S. Tsiftsis, D. Tyteca.

Ein weiterer Dank geht an die Herbarien, die mir Zugang zu wertvollem Material ermöglicht haben – sei es durch die Bereitstellung von Blattmaterial, digitalen Scans oder durch die freundliche Erlaubnis, diese auch im Rahmen der Veröffentlichung zu verwenden.

Ebenfalls möchte ich mich bei den Behörden, mit denen ich während meines Projekts zusammenarbeiten durfte und welche mir die Arbeit in vielerlei Hinsicht erleichtert haben, bedanken. Mein Dank gilt Frau Person vom RP Freiburg, die unsere zentrale Anlaufstelle zu den Regierungspräsidien in Baden-Württemberg war und dazu beigetragen hat, dass ich meine Genehmigungen rechtzeitig und unkompliziert erhalten konnte. Besten Dank für die erforderlichen Genehmigungen auch an Herrn P. Vogel/RP Karlsruhe, Herrn J. Haasis/RP Stuttgart, Herrn Ruedel/RP Tübingen, Frau P. Gießmann/RP Darmstadt, Frau Y. Krüssel/UNB Steinfurt, Herrn P. Rode/Landratsamt Saale-Holzland-Kreis, Frau F. Perl/Kanton St. Gallen und Frau M.L. Kiem/Amt für Natur, Bozen. Ich danke außerdem Herrn Dümas von der LUBW Karlsruhe, über den wir Zugang zu den Kartierdaten erhalten haben, sowie Frau Kreimeier, die mich bei der Kartierung im Odenwald unterstützt hat.

Ein herzlicher Dank geht auch an „Onkel Lina“ (besonders David Jäger) die mich in ihren Räumlichkeiten aufgenommen und mich dort, wie ein eigenes fleißiges Bienchen behandelt hat – für die herzliche Atmosphäre und die produktiven Arbeitsstunden bin ich euch sehr dankbar.

Last but not least möchte ich meiner Familie und meinen Freund*innen von Herzen danken, die mich während des Schreibens dieser Arbeit begleitet und unterstützt haben. Danke an meine Eltern, die sich die Zeit genommen haben, meine Arbeit Korrektur zu lesen, und an meine beiden Geschwister, die immer für mich da sind und mir seit jeher mit gutem Beispiel vorangehen. Ein großes Dankeschön geht auch an meine Korrekturleser*innen Benni, Selina, Mike und Heiko – eure Rückmeldungen haben mir sehr geholfen. Danke auch an Sophie für die Unterstützung bei der Übersetzung der Zusammenfassung.

Und ein ganz besonderes Dankeschön an Leonie – für deine Unterstützung in allen Bereichen, deine Geduld und dafür, dass du meine schlechte Laune in den letzten Wochen so verständnisvoll ertragen hast.

Ohne euch alle hätte ich das nicht geschafft!

Schreibhilfen und Verwendete KI

Zur Unterstützung beim Verfassen und Überarbeiten dieser Arbeit habe ich das digitale KI-gestützte Hilfsmittel "DeepL Übersetzer + Textverbesserer" (Version 24.2.2) genutzt, um einzelne Abschnitte sprachlich zu überarbeiten, die sprachliche Klarheit zu verbessern sowie gelegentlich Texte zu Übersetzen. Dieses Tool wurde von der DeepL GmbH entwickelt und ist aktuell in der Version vom 13. März 2024 im Einsatz (Stand: März 2025). Quellenangabe: DeepL GmbH. (2024). DeepL Übersetzer + Textverbesserer (Version 24.2.2) [Computersoftware]. Zuletzt abgerufen am 21. April 2025 unter <https://www.deepl.com/de/write>

Eidesstattliche Versicherung / Affidavit

GESAMTFAKULTÄT FÜR MATHEMATIK, INGENIEUR- UND NATURWISSENSCHAFTEN

COMBINED FACULTY OF MATHEMATICS, ENGINEERING AND NATURAL SCIENCES

Eidesstattliche Versicherung gemäß § 8 der Promotionsordnung der Gesamtfakultät für Mathematik, Ingenieur- und Naturwissenschaften der Universität Heidelberg
Sworn Affidavit according to § 8 of the doctoral degree regulations of the Combined Faculty of Mathematics, Engineering and Natural Sciences

1. Bei der eingereichten Dissertation mit dem Titel / The thesis I have submitted entitled “Platanthera pervia: Ein altes Taxon neu erkannt - Systematik und Bewertung der Gattung Platanthera (Orchidaceae) in Mitteleuropa“ handelt es sich um meine eigenständig erbrachte Leistung. / is my own work.
2. Ich habe nur die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt und mich keiner unzulässigen Hilfe Dritter bedient. Insbesondere habe ich wörtlich oder sinngemäß aus anderen Werken übernommene Inhalte als solche kenntlich gemacht. / I have only used the sources indicated and have not made unauthorised use of services of a third party. Where the work of others has been quoted or reproduced, the source is always given.
3. Die Arbeit oder Teile davon habe ich bislang nicht an einer Hochschule des In- oder Auslands als Bestandteil einer Prüfungs- oder Qualifikationsleistung vorgelegt. / I have not yet presented this thesis or parts thereof to a university as part of an examination or degree.
4. Die Richtigkeit der vorstehenden Erklärungen bestätige ich. / I confirm that the declarations made above are correct.
5. Die Bedeutung der eidesstattlichen Versicherung und die strafrechtlichen Folgen einer unrichtigen oder unvollständigen eidesstattlichen Versicherung sind mir bekannt. / I am aware of the importance of a sworn affidavit and the criminal prosecution in case of a false or incomplete affidavit

Ich versichere an Eides statt, dass ich nach bestem Wissen die reine Wahrheit erklärt und nichts verschwiegen habe. / I affirm that the above is the absolute truth to the best of my knowledge and that I have not concealed anything.

.....

Ort und Datum / Place and date

.....

Unterschrift / Signature