

KITAIBELIA	XVI. évf. 1–2. szám	pp.: 67–73.	Debrecen 2011
------------	---------------------	-------------	---------------

A magyarországi orchideák fenológiai viszonyai – áttekintés a *Magyarország Orchideáinak Atlasza* című kötethez *

MOLNÁR V. Attila

Debreceni Egyetem TTK Növényteni Tanszék, 4010 Debrecen, Pf.: 14. mva@science.unideb.hu

Bevezetés

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

A hazai orchideák csoportosítása fenológiai ritmusuk alapján

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

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

2.) Az ősztől tavaszig fotoszintetizálók (téli zöldellők) csoportjába tartozó fajok vegetatív hajtásai ősztől jelennek meg és a zöld színű levelek áttelelnek és tavasszal még újabb leveleket is hozhat a tölevélrózsa. A levelek aztán faji sajátságoktól, egyedfejlődési állapottól, valamint az adott év időjárásától függően eltérő ideig zöldellnek és általában a virágzás elejére-végére hálnak el. Tehát ez esetben az asszimiláló vegetatív hajtás és a virágzó (reproduktív) hajtás megjelenése között általában több hónap különbség van. E fajok kivétel nélkül tölevélrózás növények, többségük szárazabb, napfényben bőven részesülő termőhelyeken él. Késő tavasszal virágoznak, mint az agár sisakoskosbor (*Anacamptis morio*), a tarka pettyeskosbor (*Neotinea tridentata*), a bangófajok (*Ophrys* spp.) és a sömörös pettyeskosbor korai virágzású törzsalakja (*Neotinea ustulata* subsp. *ustulata*) vagy nyáron nyílnak, mint a sallangvirágok (*Himantoglossum* spp.) és a sömörös pettyeskosbor kései virágzású alfaja (*Neotinea ustulata* subsp. *aestivalis*). A nevének megfelelően őszi virágzású faj; az őszi füzértkeres (*Spiranthes spiralis*) esetében a virágzó hajtás és a levelek körülbelül egyidőben kezdenek növekedni, míg azonban a reproduktív hajtás pár hét alatt magokat érlel, majd elhal, addig a levelek tavaszig zöldellnek.

* A szemle a *Magyarország Orchideáinak Atlasza* (Kossuth Kiadó, Budapest 2011) című kötet egy fejezetének szerkesztett, szövegváltozatát, irodalmi hivatkozásokkal ellátott változatát, nevezéktana e könyvét követi.

1. ábra. Ősztől tavaszig asszimiláló kosborfélé (*Himantoglossum adriaticum*) éves életciklusa

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

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

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

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

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

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

Virágzásfenológia

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

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

A bangók (*Ophrys* spp.) esetében is nagyon jelentős szerepe van a virágzás idejének. A rovarok több nagy csoportjában – így a hátyáásszárnyúak körében is – jellemző, hogy a hímek előbb kelnek ki a bábból, mint a nőstények (DARWIN 1871: 260., BULMER 1983, VERECKEN – PATINY 2005). A bangók szexuálisan

megtévészto virágai legnagyobb eséllyel megporzóik frissen kikelt, szüz hímjeit tudják „elcsábítani“, mert a pollinátorok gyorsan tanulnak és legfeljebb néhány alkalommal csaphatók be (PAULUS – GACK – MADDOCKS 1983, PAULUS – GACK 1990, AYASSE et al. 2000, PAULUS 2006). Ebből következik, hogy a legnagyobb szaporodási sikerre akkor számíthatnak, ha virágzásukat akkora időzítik, amikor megporzóik hímjei már rajzanak, de a nőstények még nem jelentek meg.

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

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

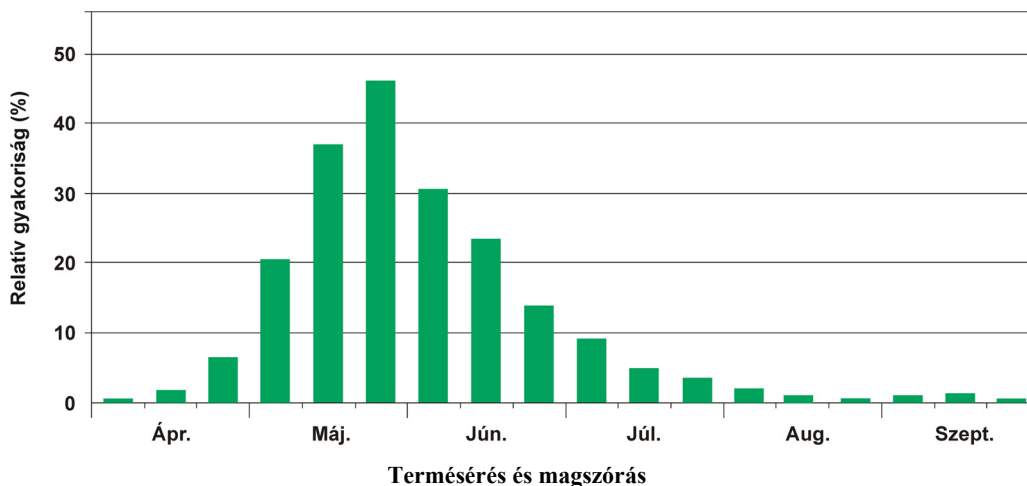
Annak, hogy a virágzási idő nem feltétlenül a növény életteni igényeihez, hanem a megporzó rovar fenológiai sajátosságaihoz idomul, szemléletes példáját adják a rovarmegporzású nőszőfüvek (*Epipactis* spp.). Ezek a fajok július-augusztusban nyílnak, a nyári szárazságban hajtásaik gyakran besülnek, virágaik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

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

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

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

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



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

A klímaváltozás és az orchideák

Az elmúlt évszázadban a Föld átlaghőmérséklete megközelítőleg 0,6 °C-ot emelkedett és további gyors növekedésre számíthatunk (HOUGHTON et al. 2001). Az éghajlatváltozásra természetesen reagálnak az élőlények is (ROOT et al. 2003). A hosszú távú fenológiai adatsorok a változó klíma megbízható indikátorainak tekinthetők. Az elmúlt két évtizedben számos tanulmány született, amelyek Európában (FITTER et al., 1995; SPARKS – CAREY, 1995; SPARKS et al., 2000; MENZEL et al., 2001; AHAS et al., 2002; FITTER – FITTER, 2002) és Észak-Amerikában (BRADLEY et al., 1999; ABU-ASAB et al., 2001) szemléltetik a globális felmelegedés növényekre gyakorolt hatásait. A közelmúltban éppen egy orchideafaj, a pókbangó (*Ophrys sphegodes*) esetében igazolták, hogy a herbáriumi példányok gyűjtési ideje alkalmas a fajok fenológiai viszonyainak rekonstruálására és így az éghajlatváltozásra adott válasz tanulmányozására (ROBBIRT et al. 2010). A pókbangó Dél-Angliában a tavaszi (március–május) hőmérséklet 1 °C-os emelkedésére 6 nappal korábbi virágzással válaszolt.

Az éghajlatváltozás nemcsak az orchideák fenológiai ritmusában idéz elő változásokat. Apró és szélel szállító magvaik révén az orchideák a könnyen terjedő fajok közé tartoznak. Európában az utóbbi évtizedekben több szubmediterrán és atlanti-mediterrán kosborféle elterjedési területe észak felé látszik eltolódni. A bakbüzű sallangvirág (*Himantoglossum hircinum*) populációinak száma és a népességek

egyedszáma növekvőben van Angliában és Németországban (GOOD 1936, CAREY 1999, CAREY et al. 2002, HEINRICH – VOELCKEL 2003). A mediterrán Robert-sallangvirág (*Himantoglossum robertianum*) felbukkant Németországban (VÖGTLIN 2008), a Bertoloni-bangó (*Ophrys bertolonii*) pedig hazánkban. A majomkosbor (*Orchis simia*) újonnan telepedett meg Hollandiában (WILLEMS 1982, WILLEMS 1994). Utóbbi faj hazánkban nemrég még csak a Mecsekből és a Villányi-hegységből volt ismert és jégkorszak előtti maradványfajnak tekintették (SOÓ 1973: 161.). Mára előkerült a Balaton-felvidékről (FARKAS 1999: 309.), a Sümeg-Tapolcai-hátról (RAKSÁNYI 2002), és a Karancsról (CSIKY – JUDIK 1998) és herbáriumi lap tanúskodik Szekszárd melletti 1977-es előfordulásáról is.

Abstract

The phenology of the Hungarian Orchids – A minireview

A. MOLNÁR V.

The paper gives a brief account of the latest results of phenological characteristics of Hungarian orchids by reviewing the current literature. Main parts are: historical background, the phenological characterisation of Hungarian orchids, flowering phenology, timing of fruit- and seed-production and climate change and the orchids.

The main aim of this account is to provide a more detailed scientific background to the chapter entitled 'The phenology of the Hungarian Orchids' in the forthcoming title Atlas of Hungarian Orchids published in Hungarian.

Irodalom

- ABU-ASAB, M. S. – PETTERSON, P. M. – SHETLER, S. G. – ORLI, S. S. (2001): Earlier plant flowering in spring as a response to global warming in the Washington DC. area. – *Biodiversity and Conservation* **10**: 597–612.
- AHAS, R. – AASA, A. – MENZEL, A. – FEDOTOVA, V. G. – SCHEIFINGER, H. (2002): Changes in European spring phenology. – *International Journal of Climatology* **22**: 1727–1738.
- ARDITTI, J. – MICHAUD, J. D. – OLIVA, A. P. (1981): Seed germination of North American Orchids. I. Native California and related species of *Calypso*, *Epipactis*, *Goodyera*, *Piperia*, and *Platanthera*. – *Bot. Gaz.* **142**(4): 442–453.
- ARDITTI, J. – MICHAUD, J. D. – OLIVA, A. P. (1982a): Practical germination of North American and related orchids: *Epipactis atrorubens*, *E. gigantea* and *E. helleborine*. – *American Orchid Society Bulletin* **51**: 162–171.
- ARDITTI, J. – CLEMENTS, M. A. – FAST, G. – HADLEY, G. – NISHIMURA, G. – ERNST, R. (1982b): Orchid seed germination and seedling culture. A manual. In: ARDITTI, J. (ed.): *Orchid biology. Reviews and perspectives II*. Cornell University Press, Ithaca. pp.: 243–370.
- AYASSE, M. – SCHIESTL, F. P. – PAULUS, H. F. – LÖFSTEDT, C. – HANSSON, B. – IBARRA F. – FRANCKE, W. (2000): Evolution of reproductive strategies in the sexually deceptive orchid *Ophrys sphegodes*: How does flower-specific variation of odor signals influence fitness? – *Evolution* **54**(6): 1995–2006.
- BALLARD, W. W. (1987): Sterile propagation of *Cypripedium reginae* from seeds. – *American Orchid Society Bulletin* **56**: 935–946.
- BIELERT, H. G. (1994): Blühkalender. In: *Orchideen in Niedersachsen*. – AHO Niedersachsen e.V. p.: 25.
- BLINOVA, I. – WILLEMS, J. H. – VAN REENEN, J. (2003): Intraspecific variation in orchid populations in two different climatic areas in Europe, Murmansk Region and The Netherlands. I. Phenology. – *J. Eur. Orch.* **35**(1): 79–99.
- BRADLEY, N. L. – A. C. LEOPOLD, J. ROSS, and W. HUFFAKER. (1999): Phenological changes reflect climate change in Wisconsin. – *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **96**: 9701–9704.
- BULMER, M. G. (1983): The significance of protandry in social Hymenoptera. – *The American Naturalist* **121**(4): 540–551.
- CAREY P. D. (1999): Changes in the distribution and abundance of *Himantoglossum hircinum* (L.) Sprengel (Orchidaceae) over the last 100 years. – *Watsonia* **22**: 353–364.
- CAREY P. D. – FARRELL L. – STEWART N. F. (2002): The sudden increase in the abundance of *Himantoglossum hircinum* in England in the past decade and what has caused it. – In: KINDLMANN P. – WILLEMS J. H. – WHIGHAM D. F. (eds): *Trends and fluctuations and underlying mechanisms in terrestrial orchid populations*. – Backhuys Publisher, Leiden. pp.: 187–208.
- CSIKY J. – JUDIK B. (1998): Az *Orchis simia* Lam. előfordulása az Északi-középhegységben. – *Kitaibelia* **3**: 129–130.
- DARWIN, C. R. (1871): *The descent of man, and selection in relation to sex*. – John Murray, London.

- DEPAUW, M. A. – REMPHREY, W. R. (1993): In vitro germination of three *Cypripedium* species in relation to time of seed collection, media, and cold treatment. – *Canadian Journal of Botany* **71**: 879–885.
- FARKAS S. (1999): Magyarország védett növényei. – Mezőgazda Kiadó, Budapest.
- FITTER, A. H. – FITTER, R. S. R. – HARRIS, I. T. B. – WILLIAMSON, M. H. (1995): Relationships between first flowering date and temperature in the flora of a locality in central England. – *Functional Ecology* **9**: 55–60.
- FITTER, A. H. – R. S. R. FITTER. (2002): Rapid changes in flowering time in British plants. – *Science* **296**: 1689–1691.
- GOOD, R. (1936): On the distribution of the Lizard Orchid (*Himantoglossum hircinum* Koch). – *New Phytologist* **35**: 142–170.
- HARRAP, A. – HARRAP, S. (2009): Orchids of Britain – Ireland. A Field and Site Guide. 2nd ed. – A – C Black Publishers Ltd. London. 480 pp.
- HEINRICH, W. – VOELCKEL, H. (2003): Mehr Individuen, mehr Fundorte – Ausbreitung der Bocks-Riemenzunge in Thüringen? – *Journal Europäischer Orchideen* **35**: 307–320.
- HOUGHTON, J. T. et al. (eds.) (2001): The Science of Climate Change. – Cambridge Univ. Press, New York.
- JATIOVÁ, M. – ŠMITÁK, J. (1996): Rozšíření a ochrana orchidejí na Moravě a ve Slezsku. Verbreitung und Schutz der Orchideen in Mähren und Schlesien. – Arca JiMfa, spol. s r. o., Třebíč.
- JÁVORKA S. (1924–1925): A magyar flóra. Magyarország virágos és edényes virágtalan növényeinek meghatározó kézikönyve I–II. – Studium, Budapest. cii + 1307 pp.
- KIRÁLY G. (szerk., 2009): Új magyar fűvészkönyv. Magyarország hajtásos növényei. Határozókulcsok. – Aggteleki Nemzeti Park Igazgatóság, Jósvalő.
- KREUTZ, C. A. J. (1994): Orchideen in Zuid-Limburg. – Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlands Natuurhistorische Vereniging. Utrecht. 320 pp.
- KÜMPEL, H. – MRKVICKA, A. Ch. (1990): Untersuchungen zur Abtrennung der *Orchis ustulata* subsp. *aestivalis* (Kümpel) Kümpel – Mrkvicka. – Mitt. Bl. Arbeitskrs. Heim. Orchid. Baden-Württ. **22**(2): 306–324.
- LIETH, H. (ed., 1974): Phenology and seasonality modeling. – *Ecological studies* 8. Springer, 444 pp.
- LIGHT, M. H. S. – MACCONAILL, M. (1998): Factors affecting germinable seed yield in *Cypripedium calceolus* var. *pubescens* (Wild.) Correll and *Epipactis helleborine* (L.) Crantz (Orchidaceae). – *Botanical Journal of the Linnean Society* **126**: 3–26.
- LINDÉN, B. (1980): Aseptic germination of seeds of northern terrestrial orchids. – *Ann. Bot. Fennici* **17**(2): 174–182.
- LINNÉ, C. (1751): *Philosophia Botanica*. – Godofr. Kieselwetter, Stockholmiae.
- MENZEL, A. – ESTRELLA, N. – FABIAN, P. (2001): Spatial and temporal variability of the phenological seasons in Germany from 1951 to 1996. – *Global Change Biology* **7**: 657–666.
- MITCHELL, R. B. (1989): Growing hardy orchids from seeds at Kew. – *The Plantsman* **11**: 152–169.
- MOLNÁR V. A. (szerk., 2011): Magyarország orchideáinak atlasza. – Kossuth Kiadó, Budapest. 504 pp.
- MOLNÁR V. A. – SÜLYÖK J. – VIDÉKI R. (1995): Vadon élő orchideák. A hazai növényvilág kincsei. – Kossuth Kiadó, Budapest. 160 pp.
- MOLNÁR V. A. – TAKÁCS A. – HORVÁTH O. – E. VOJTKÓ A. – KIRÁLY G. – SONKOLY J. – SRAMKÓ G. (2012): Herbarium Database of Hungarian Orchids I. Methodology, dataset, historical aspects and taxa. – *Biologia* **67** (accepted for publication).
- ØIEN, D.-I. – PEDERSEN, B. (2005): Seasonal pattern of dry matter allocation in *Dactylorhiza lapponica* (Orchidaceae) and the relation between tuber size and flowering. – *Nordic Journal of Botany* **23**: 441–451.
- PARRA-TABLA, V. – VARGAS, C. F. (2004): Phenology and phenotypic natural selection on the flowering time of a deceit-pollinated tropical orchid, *Myrmecophila christinae*. – *Annals of Botany* **94**(2): 243–250.
- PAULUS, H. F. – GACK, C. – MADDOCKS, R. (1983): Beobachtungen und Experimente zum Pseudocopulationsverhalten an *Ophrys*. Das Lernverhalten von *Eucera barbiventris* an *Ophrys scolopax* in Südsanien. – *Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* **36**: 73–79.
- PAULUS, H. F. – GACK, C. (1990): Pollinators as prepollinating isolation factors: evolution and speciation in *Ophrys* (Orchidaceae). – *Israel Journal of Botany* **39**: 43–79.
- PAULUS, H. F. (1996): Zur Bestäubungsbiologie und Artberechtigung von *Ophrys tetraloniae* Techner 1987 und *Ophrys elatior* Gumprecht ex H. F. Paulus spec. nov. (Orchidaceae). – *Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid.* **13**(2): 4–13.
- PAULUS, H. F. (2006): Deceived males – Pollination biology of the Mediterranean orchid genus *Ophrys* (Orchidaceae). – *Journal Europäischer Orchideen* **38**(2): 303–353.
- PELLISSIER, L. – VITTOZ, P. – INTERNICOLA, A. I. – GIRORD, L. D. B. (2010): Generalized food-deceptive orchid species flower earlier and occur

- at lower altitudes than rewarding ones. – *Journal of Plant Ecology* **3**: 243–250.
- PRESSER, H. (2007): Zur Kenntnis einiger Orchideen Italiens. – *Jour. Eur. Orch.* **39**(1): 79–104.
- PUPPI, G. (2007): Origin and development of phenology as a science. – *Italian Journal of Agrometeorology* **3**: 24–29.
- RAKSÁNYI Zs. (2002): *Orchis simia* Lam. a Sümeg-Tapolcai hátón. – *Kitaibelia* **7**: 282.
- RASMUSSEN, H. N. (1995): *Terrestrial orchids from seed to mycotrophic plant*. – Cambridge University Press, New York.
- REDL, K. (2003): *Wildwachsende Orchideen in Österreich – faszinierend und schützenswert*. – 3. Auflage. Kurt Redl Eigenverlag.
- REINHARD H. – GÖLZ P. – PETER R. – WILDERMUTH H. (1991): *Die Orchideen der Schweiz und angrenzender Gebiete*. – Fotorotar, Egg. 348 pp.
- ROBBIRT, K. M. – DAVY, A. J. – HUTCHINGS, M. J. – ROBERTS, D. L. (2010): Validation of biological collections as a source of phenological data for use in climate change studies: a case study with the orchid *Ophrys sphegodes*. – *Journal of Ecology* **99**: 235–241.
- ROOT, T. L. – PRICE, J. T. – HALL, K. R. – SCHENELDEERS, S. H. – ROSENZWELG, C. – POUNDS, J. A. (2003): Fingerprints of global warming on wild animals and plants. – *Nature* **421**: 57–60.
- SIMON T. (2000): A magyarországi edényes flóra határozója. – *Harasztok-virágos növények*. – 4. átdolgozott kiadás, Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest.
- SOÓ R. – JÁVORKA S. (1951): *A magyar növényvilág kézikönyve I–II*. – Akadémiai Kiadó, Budapest. 1120 pp.
- SOÓ R. – KÁRPÁTI Z. (1968): *Növényhatározó II. Harasztok – virágos növények*. – Tankönyvkiadó, Budapest. 846 pp.
- SOÓ R. (1973): *A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve V*. – Akadémiai Kiadó, Budapest.
- SOÓ R. (1973): *Orchidaceae*. In: *A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve V. Synopsis systematico-geobotanica Florae vegetationsque Hungariae V*. – Akadémiai Kiadó, Budapest. pp.: 132–182.
- SPARKS, T. H. – JEFFREE, E. P. – JEFFREE, C. E. (2000): An examination of the relationship between flowering times and temperature at the national scale using long-term phenological records from the UK. – *International Journal of Biometeorology* **44**: 82–87.
- SPARKS, T. H. – CAREY, P. D. (1995): The responses of species to climate over two centuries: an analysis of the Marham phenological record. 1736–1947. – *Journal of Ecology* **83**: 321–329.
- TESCHNER, W. (1987): *Ophrys tetraloniae* spec. nov. – eine spätblühende Verwandte der Hummel-Ragwurz in Istrien. – *Die Orchidee* **38**(5): 220–224.
- VERECKEN, N. J. – PATINY, S. (2005): On the pollination of *Ophrys catalaunica* O. Danesch – E. Danesch by pseudocopulating males of *Chalicodoma pyrenaica* (Lepelletier) (Hymenoptera, Megachilidae). – *Naturalistes Belges* **86**(Orchid. 18): 57–64.
- VÖGTLIN J. (2008): *Himantoglossum robertianum* (Loisel.) Delforge am Isteiner Klotz. – *Ber. Bot. Arbeitsgem. Südwestdeutschland* **5**: 128–130.
- VOROBJEVA, E. G. – MOSKVICHEVA, L. A. (1987): *Materiali po biologii Cypripedium calceolus L. v Kandalshskom zapovednike*. In: *Redkie vidi rastenii v zapovednikah*. – Nauka, Moszkva.. pp: 137–145. (orosz nyelven)
- WAGNER, J. – HANSEL, A. (1994): In vitro seed germination of *Cypripedium calceolus* L. at various embryogenic stages. – *Angewandte Botanik* **68**: 5–9.
- WILLEMS J. H. (1982): Establishment and development of a population of *Orchis simia* Lam. in the Netherlands. – *New Phytologist* **91**: 757–765.
- WILLEMS J. H. (1994): Bottle-necks in establishment and survival of small populations of orchids in Western Europe. – In: BREDEROO P. – KAPTEYN DEN BOUMMEESTER, D. W. (eds): *Euroorchis 92, Proceedings of the International Symposium on European Orchids*. – Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuur-historische Vereniging. Utrecht. pp. 72–82.
- WITHNER, C. L. (1955): Ovule culture and growth of *Vanilla* seedlings. – *American Orchid Society Bulletin* **51**: 380–392.
- YAMAZAKI, J. – MIYOSHI, K. (2006): In vitro asymbiotic germination of immature seed and formation of protocorm by *Cephalanthera falcata* (Orchidaceae). – *Annals of Botany* **98**(6): 1197–1206.